

UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE

Convention d'accueil Université Claude Bernard  Lyon 1

ED 251 Sciences de l'Environnement

UFR Sciences

Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale

Thèse présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur

Discipline : Ecologie

Nicolas LIEURY

Vers une gestion intégrative des populations animales :
l'importance d'intégrer l'immigration à la compréhension
de leur dynamique et à l'évaluation scientifique
des actions de régulation et de conservation

Avec les illustrations de l'auteur

Soutenue le 21/07/2015 devant le jury :

François SARRAZIN, Université Pierre et Marie Curie – Paris 6	Rapporteur
Michael SCHAUB, Université de Berne - Vogelwarte	Rapporteur
Murielle GUINOT-GHESTEM, ONCFS	Examinateur
Xavier LAMBIN, University of Aberdeen	Examinateur
Thierry TATONI, Aix-Marseille Université	Examinateur
Eric VIDAL, IRD	Co-Directeur de thèse
Alexandre MILLON, Aix-Marseille Université	Directeur de thèse

Résumé

Du fait des interactions reliant les espèces d'un même écosystème, les activités humaines peuvent influencer le devenir des espèces animales, et réciproquement, certaines espèces peuvent affecter les activités humaines. Pour que la cohabitation soit possible, les populations animales sont gérées dans de nombreux contextes. La gestion des populations animales comprend la conservation des espèces menacées par les activités humaines, comme l'exploitation/régulation des espèces gibiers ou considérées nuisibles. Elle consiste à modifier la dynamique des populations (les variations de leur densité sur un territoire) soit en favorisant leur croissance, soit en réduisant leur abondance. Face à la complexité des processus écologiques et l'urgence d'agir dans un contexte de ressources financières limitées, une gestion efficiente des populations animales requiert une bonne compréhension de leur dynamique en réponse aux actions mises en œuvre. Durant mon doctorat, j'ai travaillé en partenariat avec des gestionnaires agissant sur deux systèmes biologiques contrastés : la conservation de rapaces méditerranéens (aigles de Bonelli et vautours percnoptères) et la régulation des densités de renards en paysage rural. Pour chaque système en parallèle, mon travail a consisté i) en l'analyse des suivis de populations qui sont réalisés pour ii) évaluer l'effet de la gestion sur la dynamique des espèces gérées. Dans les deux contextes, j'ai pu iii) mettre en évidence la contribution de l'immigration à la croissance des populations menacées, comme à l'atténuation des effets de la régulation. Après iv) avoir extrait de ces résultats des recommandations pouvant améliorer l'efficience de la gestion en tenant compte de ces processus d'immigration, mon travail s'est conclu par v) une réflexion en retour sur l'optimisation des suivis de populations, afin qu'ils génèrent le plus d'informations possibles pour un investissement moindre dans leur mise en œuvre. Dans l'ensemble, ce travail aboutit à une réflexion sur les barrières et les moyens favorisant une gestion efficiente des populations animales.

Abstract

Towards an integrative management of animal populations: integrating immigration in the study of population dynamics and the evaluation of conservation and control actions.

Due to the multiple interactions linking species together, human activities and animal species influence each other. Animal populations are therefore managed to favour long-term cohabitation. Wildlife management includes the conservation of endangered species, the harvest of game species and the control of species considered as pest. It consists in impacting population dynamics (density variation in a territory) either by favouring or limiting population growth. Faced with the complexity of ecological processes and the urgent need for acting in a context of decreasing allocated resources, an efficient management requires a precious understanding of population dynamics in response to actions. During my PhD, I collaborated with managers supervising two contrasted biological systems: the conservation of endangered Mediterranean raptors (Bonelli's eagles and Egyptian vultures) and the control of fox densities in French rural landscapes. For each case of study, my work consisted in i) analysing data from population monitoring designed to ii) evaluate the management impact on population dynamics. In both systems, I highlighted iii) the crucial importance of immigration either in boosting endangered population or compensating for fox regulation. After having iv) derived concrete guidelines to improve management facing with immigration, I concluded my PhD by v) searching in turn for cost-effective designs of population monitoring. Overall, I questioned the contrasted systems I studied to understand pitfalls and solutions favouring an efficient management of animal populations.

Remerciements

Alors que tant d'étudiants en thèse autour de moi ont eu à se plaindre d'un encadrement tyrannique, absent, ou complètement fou, que d'autres n'avaient ni les données ni le matériel pour travailler, j'ai la chance d'écrire ici que j'ai pu travailler pendant trois ans dans un remarquable confort scientifique, humain et matériel. Ma reconnaissance est sans mesure à toutes les personnes ayant permis que je satisfasse ma curiosité de manière un peu égoïste alors que d'autres que moi auraient davantage nécessité de telles conditions favorables au décollage d'une carrière scientifique.

Au premier chef, j'adresse à Alexandre Millon toute ma reconnaissance, et toute mon amitié. Rares sont mes condisciples ayant bénéficié de la construction d'un projet de thèse à partir d'une relation amicale. Or, cela change tout : le plaisir de travailler, la volonté de bien faire, la confiance mutuelle, l'assurance d'être entendu, un partenariat d'égal à égal... Je rends grâce aux hulottes de la forêt de Kielder et au défunt Alain Bashung d'avoir favorisé cette amitié. Je suis heureux que l'on est construit cette thèse ensemble et j'y ai beaucoup appris. Merci de m'avoir formé aux méthodes de suivi et d'analyse en dynamique des populations, de m'avoir initié à l'ornithologie et à la capture d'oiseaux et de m'avoir accepté comme aide-moniteur dans les différents stages avec les étudiants. Je garderai d'excellents souvenirs de Port-Crau. C'est une incroyable chance d'avoir pu travailler dans de tels milieux naturels. Je le remercie aussi d'avoir accepté cette thèse partagée entre Lyon et Marseille. Ce n'était peut-être pas le plus rentable mais c'était essentiel. Et au final, ça s'est plutôt bien goupillé. Très sincèrement, la recherche en écologie a objectivement besoin de plus d'Alexandres Millons, pratiquant une recherche passionnée, sans être névrosée, ancrée sur le terrain, mais enrichie de méthodes rigoureuses, investie en enseignement comme en application, et publiant de belles histoires scientifiques sans courir après la renommée. Je souhaite qu'elle favorise à l'avenir des profils semblables et je souhaite à Alexandre une excellente carrière dans laquelle je suis heureux et honoré d'avoir ouvert la voie de l'encadrement de thésards.

Alexandre n'est pas le seul à qui je confierai volontiers les rênes de la Recherche. Il a un *alter ego* lyonnais en la personne de Sébastien Devillard. Tout ce qui a été écrit au-dessus est valable pour Sébastien, et c'est la même amitié qui s'est développée à quelques mois d'intervalle. Je le remercie de m'avoir accueilli dans son laboratoire au LBBE car cela a déterminé mon confort personnel de travail comme la possibilité de diversifier les échanges scientifiques. Ils ont toujours été précieux avec Sébastien et je lui suis reconnaissant de son investissement et de sa curiosité tout au long de mon doctorat, sans que ce fût sa mission officielle. Pour finir, je suis heureux d'avoir favorisé la rencontre de ces deux chercheurs dont l'émulation scientifique et humaine apportera beaucoup à l'écologie appliquée.

Sébastien forme avec Sandrine Ruette un duo exemplaire dans les relations entre l'ONCFS et la Recherche académique. Et si l'Université devait remettre la palme de la meilleure collaboration, Sandrine en serait certainement le récipiendaire. Qui d'autre peut apporter dès le premier jour de thèse, un jeu de données conséquent, propre et directement exploitable ? Qui d'autre peut s'investir autant dans la compréhension de toutes les analyses réalisées pour apprendre et produire les interprétations les plus justes ? Sans Sandrine, je n'aurais concrètement pas pu faire la moitié de cette thèse et je lui suis reconnaissant de s'être investie autant dans ce travail, malgré toutes les autres tâches qui lui incombent. J'espère en retour avoir honoré au mieux son investissement et je suis très heureux qu'on est pu travailler ensemble. A travers Sandrine, je remercie l'ONCFS pour m'avoir permis de travailler sur la gestion du renard et notamment de participer aux sessions de comptages. Je garderai un excellent souvenir de ces moments passés avec toute l'équipe du CNERA PAD. Merci à Michel Albaret pour son aide et son travail fondamental dans la construction des données que j'ai analysées. Merci à Jean-Michel pour sa curiosité et l'organisation des comptages. Merci à François pour son énergie et ses bienheureuses gaufres de minuit. Enfin, je remercie Murielle Guinot-Gesthem, la chef de toute cette équipe, d'avoir accepté de faire partie de mon jury et de venir examiner mon travail. J'espère que mon implication au côté de l'ONCFS a été à la hauteur de l'attente que cet organisme porte aux collaborations qu'il met en place.

Cécile Ponchon a été le pendant de Sandrine concernant le suivi et la conservation des rapaces méditerranéens. Sans Cécile, c'est l'autre moitié de mon travail qui n'aurait pas vu le jour. Là encore, j'ai bénéficié de données riches et propres, d'un soutien régulier dans les interprétations et de son investissement dans la relecture de mon travail, sachant la diversité des missions dont elle a la responsabilité. Je lui suis reconnaissant de m'avoir invité aux différentes sessions de baguage, et de m'avoir ouvert les portes des réseaux de suivis et de protection des rapaces. J'ai beaucoup appris au contact de ces réseaux et j'en remercie l'ensemble des membres. Je remercie chaleureusement Max Gallardo de m'avoir fait confiance pour analyser les données du suivi des vautours percnoptères qu'il avait mis en place. Je lui souhaite une heureuse et reposante retraite après services rendus à la protection et au suivi d'espèces menacées. A travers Cécile et Max, c'est l'ensemble des réseaux d'opérateurs et d'associations œuvrant à la conservation des espèces menacées que je remercie, en particulier le CEN-PACA de Saint-Martin de Crau et le PNR Luberon. Merci à Olivier Hameau (LPO PACA) de m'avoir invité aux captures de chevêches et de son intérêt dans notre recherche de protocoles de suivi optimisés. Merci aussi à Pascal Gillet (Parc National de Port-Cros) de m'avoir fait découvrir cette île.

Aurélien Besnard et Olivier Gimenez ont accepté de compléter les encadrants précédemment cités en participant au comité de suivi de thèse. Je remercie Aurélien de son investissement dans la réflexion méthodologique, et dans la relecture approfondie des différents articles rédigés. Je lui suis surtout reconnaissant de m'avoir initié aux enjeux entre recherche et gestion. Il comprendra qu'une part importante de ce manuscrit a émergé suite à sa soutenance d'HDR. Je remercie Olivier de m'avoir aguillé sur les pistes de travail les plus pertinentes.

Je clos la liste des encadrants de ce travail de thèse en remerciant Éric Vidal d'avoir accepté d'être co-directeur de thèse et d'avoir suivi même de loin l'avancée de mon travail. Je suis très heureux qu'il puisse assister à ma soutenance de thèse et participer au jury. J'espère que nous aurons le temps de discuter de ce travail en espérant qu'il soit en résonnance avec ses propres questionnements scientifiques.

Après Alexandre et Eric, je remercie l'équipe ECIB et l'ensemble de l'IMBE pour m'avoir accueilli en doctorat, et en particulier de m'avoir permis d'accéder à différents congrès. Je suis particulièrement honoré que son directeur, Thierry Tatoni, ait accepté de présider le jury de ma thèse et d'apporter son éclairage sur les relations entre l'Homme et son environnement dans les discussions qui suivront ma soutenance. J'espère que mon travail l'intéressera même si les populations animales ne constituent pas le cœur de son activité. Enfin, je voudrais m'excuser auprès du personnel de l'Arbois d'avoir si peu participé à la vie du laboratoire. Néanmoins, grâce à Fred, Daniel, Lenka, Agathe, Hélène, Elise, Maryse, Marianick, et tant d'autres, j'ai passé d'excellents moments conviviaux, grâce à leur tempérament et leur humour sudistes. Je remercie Lucile Lévéque d'avoir été l'unique stagiaire à laquelle j'ai pu apporter mon aide officielle. J'espère que celle-ci t'a soutenu un petit peu et je te souhaite bon courage pour la suite. Merci d'avoir accepté que je m'inspire de ton travail pour aborder la dynamique des populations en introduction. Enfin, je remercie Nicolas Kaldonski pour avoir participé à mon comité de thèse et d'avoir pris son rôle au sérieux même si tout se passait bien pour moi. Enfin, je suis reconnaissant à Isabelle Hammad, et l'école doctorale qu'elle représente, du soutien administratif réactif dont elle a fait preuve.

Je reste au Sud pour écrire toute ma gratitude envers ceux m'ont offert l'hospitalité, le gîte et le couvert, durant cette thèse. Sans eux, même si je n'aimais pas devoir déranger ainsi, je n'aurais pas pu travailler dans les bonnes conditions décrites plus haut. J'ai avant tout eu la chance d'être accueilli chaleureusement et amicalement dans la famille Millon. Un immense merci donc, à Carole, Camille et Alexandre. Que de légos, de sabres laser, et d'excellents souvenirs en votre compagnie. J'espère que l'on se reverra régulièrement malgré l'éloignement. Ensuite, merci à Lenka & Olivier, Marine, Aurore et Simon pour leur hospitalité ponctuelle mais essentielle. Enfin, je suis immensément reconnaissant que Daphné Aoustin m'ait accueilli régulièrement en toute générosité. Ce point de chute régulier a été d'un grand soulagement dans l'organisation de mes venues à Aix, et j'ai toujours eu un grand plaisir à partager repas et discussion.

Le lien est tout trouvé pour aborder ma participation à la prépa Agreg de Marseille puisque Anne et Jean-François Mauffrey m'ont amicalement accueilli dans leur foyer à plusieurs reprises. Je suis surtout très honoré qu'ils aient accepté que j'intervienne dans la préparation des candidats à l'Agrégation. Ces enseignements étaient pour moi une bouffée d'oxygène fondamentale, car les lecteurs de ce manuscrit comprendront qu'il est difficile pour moi, malgré la bonne volonté, de me restreindre à une unique discipline de recherche. Il y a trop d'objets et de phénomènes passionnantes autour de nous pour se restreindre. Merci donc à Cécile Charrier de m'avoir aidé dans ces interventions et d'avoir partagé son investissement dans la formation des étudiants. J'espère avoir l'occasion de redescendre vous voir pour entretenir mes maigres connaissances. Je remercie tout particulièrement Jeff pour les discussions passionnantes que nous avons eues et qui m'ont conforté dans mon envie de choisir la voie de l'enseignement. A l'image d'Alexandre et de Sébastien, l'Université, et ici la formation des enseignants, devrait compter plus de Jeffs Mauffreys.

Je reviens enfin à Lyon pour remercier le LBBE de m'avoir accueilli pendant trois ans, et particulièrement Nathalie, et les pôles administratifs et informatiques de leur soutien dans la mise en œuvre d'une convention d'accueil entre deux universités. Ce laboratoire m'a offert un cadre scientifique et humain exceptionnel. Je remercie Jeff, Christophe, Marion, Laurent, Dominique, Jean-Michel et Pascale pour les discussions et réunions scientifiques auxquelles j'ai pu participer. Merci à Vérane, Mariona, Célia, Morgane, Jennifer, Coraline, Etienne, Fabrice, Jérémy, Cécile, Pierre, William, pour leur soutien. Bon courage aux nouveaux thésards : Marie-Pauline, Thibaut et Nicolas. Je salue ceux qui sont déjà partis pour les bons moments ensemble : Marlène, Matthieu, Cécile, Éléonore et Maël. Et pour finir, il me faut bien avouer que je les aime bien mes copines du labo : Anne, Marion, Alice, Aurélie, Stéphanie. Il ne faut pas leur dire, mais cela me manquera certainement de ne plus entendre leurs croustillantes discussions. J'espère que nos parcours divers nous permettront de nous retrouver de temps en temps. Merci Marion pour m'avoir incité à profiter des pièces de théâtres et autres concertos. Un immense merci à toutes pour votre amitié.

Il me reste à remercier toutes les personnes qui m'ont soutenu dans mon parcours, il y a plus ou moins longtemps, et qui ont toutes contribué au fait que je puisse écrire ces lignes. Car presque 20 ans de formation initiale s'achèvent ici. J'ai prolongé le plus possible mais je me réjouis maintenant de pouvoir travailler et partager à mon tour tout ce que d'autres m'ont appris. Je pense à Mme Frioux, pour le tout début, puis à M. Henry pour les sciences naturelles, et à Jean-Marc Demont sans qui je n'aurais pas accédé à cette voie m'ayant permis de construire mon propre projet de thèse avec les personnes que j'estimais. Coté Recherche, je remercie Jean Clobert d'avoir initié mon parcours en écologie puis Dominique Pontier. Enfin, je suis vraiment très heureux que Xavier Lambin ait accepté de participer à mon jury de thèse. Je dois beaucoup à Xavier puisque ma collaboration avec Alexandre Millon a débuté sous son aile. Je garderai un excellent souvenir de ma venue en Ecosse. J'y ai beaucoup appris et Xavier complète la liste des personnes dont j'aimerais que la communauté des chercheurs s'inspire. J'espère qu'il sera intéressé par mon travail et qu'il me dira qu'il s'agit d'un papillonnement de qualité.

Il ne me reste plus qu'à remercier mes proches sans lesquels on ne peut concevoir une vie agréable et donc un travail en paix. Merci à mes parents de m'avoir éduqué, de m'avoir engagé dans la voie des études et de m'avoir légué l'honnêteté, clé dans la vie comme en recherche. Merci à Isabelle et Simon pour leur soutien. Merci à Cécile pour son attention. C'était un bonheur de voir grandir Clémence et naître Maxime durant ma thèse. Je suis heureux d'avoir intégré ma belle-famille. Je remercie Dominique pour son exigence et tout ce qu'elle a transmis à sa fille. Merci à Patrick d'avoir corrigé l'introduction qui va suivre. Merci à Emmanuel, Sandrine, Perrine, Daniel et Juliette. Je vais prier le jury de m'accorder ce diplôme pour que je puisse continuer à profiter de vous. J'ai une pensée pour tous mes amis proches, en particulier Nicolas et Olivier qui m'ont porté dans la poursuite de ces études. On a rendez-vous l'année prochaine, déjà ! Merci à Elise, Roxane, et particulièrement Carole, puisque nos thèses sont en résonnance.

« La vie ne vaut d'être vécue, sans amour », maisachever une thèse, sans amour, ça ne doit pas être évidement. Alice sait combien je l'aime et combien je lui suis reconnaissant de son soutien dans mes moments de panique. Sans sa relecture attentive, en pleine révision d'Agreg, ce manuscrit aurait certainement hérissé bien des poils, tant pour l'orthographe et que pour les tournures de phrase lyriques ou sèches. Ils ne se rendent pas compte de ce qu'ils ont perdu en ne te retenant pas. Tant pis, nous serons bien heureux à aider de tout notre mieux nos futurs élèves. Ce manuscrit termine une aventure, et j'ai hâte que nous nous lancions dans la prochaine. Nous allons faire un charmant couple de profs. En attendant, je te remercie de toujours exiger le meilleur de moi-même.

L'importance de ces remerciements est de montrer que la thèse n'est pas qu'un travail personnel mais bien l'aboutissement de la contribution de toutes les personnes citées ici. C'est ce travail, à la fois personnel et collectif, qu'ont accepté d'évaluer François Sarrazin et Michael Schaub. Je leur sais gré de cet honneur et j'espère que ce manuscrit répondra à leur exigence autant qu'il pourra soulever des questions nouvelles. Je remercie François Sarrazin pour ces commentaires et les discussions que nous avons eues en Camargue. J'espère qu'une partie de mes réflexions feront échos aux siennes et il comprendra que je me suis inspiré de lectures que nous avons en commun. Enfin, je remercie Michael Schaub, sans l'aide de qui, je n'aurais pu aboutir une bonne partie de ce travail. Je ne l'ai pourtant que peu côtoyé. C'est par son investissement dans la rédaction d'articles et de livres didactiques qu'il a facilité la partie technique de ma thèse. J'espère que mon adaptation de ses travaux lui semblera correcte, et qu'il y trouvera des perspectives de recherches futures.

A tous les lecteurs, veuillez pardonner les longueurs de mon écriture et peut être certaines divagations. Cela fait plusieurs années que j'attendais de pouvoir écrire ainsi, alors je me suis un peu laissé aller. J'ai néanmoins fait un grand effort pour que ce manuscrit soit le plus clair, et le plus compréhensible pour vous tous. Bonne lecture et merci.

Nicolas Lieury

Table des matières

Résumé	1
Remerciements	3
Avant-Propos	10
Tome I : Introduction générale	13
Chapitre 1 — Exploitation, régulation et conservation des espèces : les enjeux de la gestion des populations animales scindés en différentes traditions.....	16
i. Exploitation et régulation de la faune sauvage.....	16
ii. La conservation des espèces menacées	20
iii. Les enjeux communs à la gestion des espèces animales	27
Chapitre 2 — Vers une gestion «éclairée et modulable»	33
i. D'une gestion basée sur l'expérience propre du gestionnaire.....	33
ii. A l'intégration des connaissances acquises par d'autres.....	37
iii. Et l'acquisition de connaissances par l'évaluation de la gestion.....	41
iv. Pour une gestion modulable des espèces	50
Chapitre 3 — L'étude de la dynamique des populations : un outil précieux à l'évaluation de la gestion des espèces animales	55
i. Introduction à la dynamique des populations	55
ii. Le suivi des populations animales	59
iii. Les modèles matriciels de dynamique de population et leur application	65
Chapitre 4 — L'importance de l'immigration dans la dynamique des populations	75
i. Le défi de la quantification de l'immigration	76
ii. Les facteurs influençant l'immigration.....	83
iii. L'influence de l'immigration sur la dynamique des populations	88
iv. Application des connaissances sur l'immigration en gestion	96
Tome II : Analyse comparée de la contribution de l'immigration à la dynamique de deux grands rapaces méditerranéens, menacés en marge de leur répartition mais bénéficiant de plans de conservation.....	105
Introduction — L'aigle de Bonelli et le vautour percnoptère, deux grands rapaces menacés par les activités humaines mais bénéficiant de plans de conservation	105
i. Deux rapaces longévifs de démographie similaire	105
ii. Menaces pesant sur les grands rapaces méditerranéens	109
iii. Les plans d'actions pour le Sud-Est de la France	110
Chapitre 1 — L'évaluation des actions de conservation montre une amélioration des taux de survie des deux espèces	118
i. Deux actions de conservation peu évaluées	118
ii. Quantifier les bénéfices des actions de conservation sur les taux de survie.....	120
iii. Apport et validité de l'évaluation réalisée	134

Chapitre 2 — Mise en évidence et quantification de la contribution de l'immigration dans la dynamique de population des rapaces étudiés.....	137
i. Mise en évidence de la contribution de l'immigration	137
ii. Quantification des taux d'immigration par l'utilisation des IPM	143
iii. Conservation vs. immigration : quel responsable ?.....	151
Chapitre 3 — Perspectives et applications à la conservation des grands rapaces	155
i. La conservation de populations connectées démographiquement	155
ii. L'amélioration des actions locales de gestion.....	159
Chapitre 4 — L'optimisation des suivis de Capture-Marquage-Recapture.....	164
i. Un retour sur le terrain après l'analyse des données récoltées	164
ii. Une expérience de simulation identifiant des suivis CMR plus efficents	166
Tome III : Etude de la réponse démographique des populations de renard roux aux prélèvements cynégétiques.	187
Introduction — Le renard roux, un régime opportuniste, une démographie plastique, et de multiples enjeux de régulation	187
i. Un exemple de démographie intermédiaire plastique.....	188
ii. Une diversité d'objectifs et de pratiques de gestion	193
iii. L'efficacité des actions de gestion en question.....	194
Chapitre 1 — Comment étudier la démographie d'un mammifère nocturne, présent dans une multitude d'habitat et étant la cible de prélèvement réguliers ?.....	201
i. L'estimation des densités de renards par « <i>Distance sampling</i> »	201
ii. L'estimation de la fécondité à partir des tableaux de prélèvements	211
iii. L'estimation des taux de survie à partir des tableaux de prélèvements	223
Chapitre 2 — Application de la modélisation matricielle à la dynamique des populations de renards et à l'amélioration de leur gestion	234
i. Reconstruction d'une stratégie démographique intermédiaire.....	234
ii. Une compréhension réduite de l'effet des prélèvements	239
iii. Les limites de l'approche mécaniste face à l'immigration	244
Chapitre 3 — Evaluation des stratégies de régulation du renard roux confrontées à une forte immigration compensatoire.....	250
i. Introduction : Les mécanismes de compensation démographiques	251
ii. Méthodes : Une approche phénoménologique intégrée.	253
iii. Résultats : L'immigration tamponne l'impact des prélèvements.....	258
iv. Discussion : La compensation démographique des populations de renards	262
Chapitre 4 — Applications pratiques de l'évaluation des actions de régulation pour améliorer la gestion des populations de renards.....	268
i. Vers une gestion efficiente et contextuelle des populations de renards.....	268
ii. Vers une gestion éclairée et modulable des populations de renard ?	272
iii. Un retour sur le terrain après l'analyse des données récoltées	276

Tome IV : Discussion générale.....**287**

Chapitre 1 — Tenir compte des processus de dispersion lors de l'étude de la dynamique des populations gérées et de l'évaluation des actions de gestion.....	288
i. Dépasser la gestion localisée des populations	288
ii. Quel apport de la prise en compte de l'immigration en gestion	293
Chapitre 2 — Optimiser l'analyse des suivis démographiques en intégrant les différentes sources de données au sein de modèles combinant approches phénoménologique et mécaniste	298
i. Apports, limites et perspectives des modèles intégrés de populations IPM	298
ii. D'autres approches possibles.....	306
iii. Combiner approche phénoménologique et mécaniste	307
Chapitre 3 — Réunir la gestion par exploitation/régulation et la conservation des espèces menacées en une seule gestion des populations animales	309
i. Comprendre le fossé entre chasseurs et protecteurs de la nature...	309
ii. ...pour unifier la gestion des populations par une éthique écocentrale	311
Chapitre 4 — Renforcer la collaboration entre chercheurs et gestionnaires.....	318
i. Les barrières à l'utilisation de l'évaluation en gestion	318
ii. Comprendre le fossé entre recherche et gestion	321
iii. Les solutions proposées pour comblé le fossé entre recherche et gestion.....	324
Chapitre 5 : Limiter la fragmentation de la pensée issue de la spécialisation des compétences et favoriser le recours à l'évaluation en toutes circonstances	336
i. Le transfert de connaissances limité par la spécialisation des compétences	336
ii. Repenser la formation initiale pour enrayer la fragmentation de la pensée	341
iii. Renforcer le recours à la démarche scientifique en toute circonstance	345
Conclusion : Vers une gestion intégrative des populations animales	347
Références	348
Annexes	362
Article 1 — Relative contribution of local demography and immigration in the recovery of a geographically-isolated population of the endangered Egyptian vulture	362
Article 2 — Conservation actions drove the recovery of a range-margin population of Bonelli's eagles in addition to immigration	371
Article 3 — Designing cost-effective Capture-Recapture surveys for improving monitoring for management: a simulation experiment with structured life-history strategies	384
Article 4 — Compensatory immigration challenges predator control: An experimental evidence-based approach improves management	403
Article 5 — Évolution des populations de renards en France: Analyse des suivis réalisés par comptages nocturnes (2004-2013).....	420
Annexe 6 — Réunir les représentations mathématiques et picturales de la Nature.....	427.

Avant-Propos

Si la rédaction d'une thèse est toujours requise pour obtenir le diplôme de docteur dans un système de recherche où l'article scientifique est le principal moyen d'évaluation, c'est certainement qu'une thèse a autre chose à offrir qu'un message clair et concis destiné à un public partageant le même langage. Ayant travaillé durant mon doctorat à la rédaction d'articles scientifiques, je me suis posé la question de la valeur ajoutée que pourrait proposer mon manuscrit de thèse. Puisque je me destine à l'enseignement, une première condition était qu'il soit compréhensible par le plus grand public possible. Ensuite, je souhaitais que l'ensemble de mon travail d'analyse soit parfaitement transparent pour faciliter son interprétation par les gestionnaires avec qui j'ai collaboré et sa réutilisation par d'autres chercheurs en d'autres contextes. Enfin, ayant focalisé mon attention sur deux sujets d'études très différents, une comparaison des résultats obtenus ne présageait pas d'être informative. A la place, j'ai profité de cette occasion unique pour développer un cadre général de travail tout en apprenant un maximum des enjeux en gestion des populations animales. En vertu de ces éléments, je propose ci-dessous différents niveaux de lecture pour ce manuscrit.

L'objectif de l'introduction était d'apporter toutes les briques élémentaires nécessaires à la compréhension de ce travail. Pour cela, elle devait être compréhensible par tout lecteur. En conséquence, certains chapitres ne seront pas très utiles aux spécialistes de mon domaine de recherche. Ils pourront par exemple se passer d'une introduction à la dynamique des populations (Tome I chapitre 3). Un résumé de l'introduction est aussi proposé en page 102. Ensuite, je précise que les chapitres de résultats ont été réécrits afin de compléter la rédaction des articles, et de présenter le plus précisément possible tous les détails de mon travail. Pour les lecteurs préférant la concision des articles scientifiques, ceux présentés en Annexe 1 et 2 seront une bonne alternative aux chapitres 2 et 3 du tome II. Les articles 3 à 5 ont été intégrés dans le corps du texte : leur lecture en annexe ou dans le texte principal est donc équivalente. Enfin, ayant travaillé sur des systèmes d'étude contrastés, la discussion concrète des résultats se trouve intégrée dans les tomes II et III respectivement. La discussion générale essaye, quant à elle, de remettre en perspective l'ensemble de mon travail avec une vision assez large, et je l'espère originale, des enjeux associés à la gestion des populations animales. Bien que tous les éléments y soient liés, une lecture parcellaire de cette discussion pourra néanmoins être faite sans encombre, en se référant à la table des matières pour que chaque lecteur puisse se focaliser sur ses centres d'intérêts.

Publications et communications relatives au travail de thèse

Lieury N., Gallardo M., Ponchon S., Besnard A. & Millon A. (2015). Relative contribution of local demography and immigration in the recovery of a geographically-isolated population of the endangered Egyptian vulture. *Biological Conservation*, 191, 349-356

Ruette S., Lieury N., Albaret M., Arnauduc, J-P., & Devillard S. (2015). Évolution des populations de renards en France: Analyse des suivis réalisés par comptages nocturnes (2004-2013). *Faune sauvage*, 306, 37-42.

Lieury, N., Ruette, S., Devillard, S., Albaret, M., Drouyer, F., Baudoux, B., & Millon, A. (2015). Compensatory immigration challenges predator control: An experimental evidence-based approach improves management. *The Journal of Wildlife Management*, 79(3), 425-434.

*

Décembre 2014 : « Integrating immigration in the evaluation of conservation actions » par N. Lieury, A. Besnard, C. Ponchon et A. Millon. Communication orale au **colloque BES-SFE à Lille**.

Juillet 2014 : « Evaluer l'impact des actions de conservation » par N. Lieury et A. Millon. Communication orale à la **Journée des doctorants de l'IMBE** à Marseille.

Avril 2014 : « Integrated population modeling of endangered Egyptian vulture : measuring the impact of conservation actions » par N. Lieury, M. Gallardo, C. Ponchon, et A. Millon. Communication orale à la **Mediterranean Conservation Sciences Conference. Tour du Valat**.

Avril 2014 : « Evidence-based control of red fox populations: how experimental design can improve management » par N. Lieury, S. Ruette, S. Devillard et A. Millon. Communication orale à l'assemblée générale du **CIC Wildlife à Milan**. Invité après sélection de candidature.

Mars 2014 : « Integrated population modeling of endangered Egyptian vulture : measuring the impact of conservation actions » par N. Lieury, M. Gallardo, C. Ponchon, et A. Millon. Communication orale à la **Student Conference of Conservation Sciences à Cambridge**.

Aout 2013 : « How to measure and predict the culling impact on red fox population dynamics » par N. Lieury, S. Ruette, M. Albaret, S. Devillard et A. Millon. Communication orale à l'**International Union of Game Biologists à Bruxelles**.

Juin 2013 : « Vers une optimisation des méthodes d'études démographiques pour la gestion des espèces animales : le cas du renard roux » par N. Lieury. Communication orale à la **Journée des doctorants de l'IMBE** à Marseille.

A Alice,

*« Puisqu'on ne peut être universel
et savoir tout ce qu'on peut savoir sur tout,*

il faut savoir un peu de tout.

*Car il est bien plus beau
de savoir quelque chose de tout
que de savoir tout d'une chose.*

Cette universalité est la plus belle. »

Blaise Pascal, Pensées

Tome I : Introduction générale



Illustration 1 : La montagne Sainte-Victoire, face Sud, au coucher du soleil

Observons un paysage. Comme Cézanne face à la Sainte-Victoire. Remplaçons le regard du peintre, son attention sur les lumières et les couleurs, par le regard de l'écologue : intéressons-nous aux mécanismes qui font de ce décor apparent un environnement vivant et dynamique. Un paysage et toutes ses composantes abiotiques (géologie du substratum, exposition au soleil, température et précipitations...) sont réunis sous le terme de **biotope**. Le biotope de la montagne Sainte-Victoire (Bouches-du-Rhône) est caractérisé par une roche à dominante calcaire sous un climat méditerranéen (été chaud et sec, hiver doux et humide). Ce même paysage dispose d'une composante biotique, c'est-à-dire l'ensemble des êtres vivants qu'il porte. C'est la **biocénose**. Chênesverts, aphyllantes de Montpellier, aigles de Bonneli et empuses se côtoient sur le grand site Sainte-Victoire (<http://www.grandsitesaintevictoire.com/>). Enfin, il faut réussir à saisir toutes les interactions entre et au sein de ces composantes qui conduisent notamment à l'adaptation des espèces présentes aux caractéristiques du biotope. Ainsi, la notion d'**écosystème** décrit cet ensemble formé par une communauté d'êtres vivants (biocénose) à un endroit donné (biotope).

Et l'**Homme** ? Comment s'insérons-nous dans cet écosystème ? Ce paysage paraît bien naturel, sauvage. Et pourtant, nous sommes partout : au premier plan avec le champ de blé, au second plan avec la gestion des forêts bordant la montagne, et enfin au sommet de celle-ci que foulent chaque année des hordes de randonneurs, de grimpeurs et de naturalistes. Et n'oublions pas la proche cité d'Aix-en-Provence et son contingent d'activités industrielles et d'infrastructures de transports... L'Homme fait alors visiblement partie de l'écosystème de cette montagne et de ses alentours ! Or, du concept d'écosystème découle que toute modification du biotope (on parlera par la suite de milieu ou d'habitat) comme de la biocénose par l'un des constituants de ce réseau d'interactions peut entraîner une modification de la composition (en espèces et leurs interactions) comme du fonctionnement de l'écosystème dans son entier (épuration de l'eau, pollinisation des plantes, résilience face aux perturbations climatiques...), dont bénéficie pourtant ledit constituant. Autrement dit, cela signifie que toute activité humaine (urbanisation, industrie, agriculture, tourisme, transports...) a nécessairement un impact sur l'environnement, qui, s'il n'est pas clairement identifié et contrôlé, peut modifier en profondeur voir irréversiblement son fonctionnement, dont dépendent pourtant ces mêmes activités humaines.

Une prise de conscience de la nécessité (au sens logique et philosophique du terme) d'un contrôle de l'impact des activités humaines s'est progressivement développée au fur et à mesure de la compréhension scientifique et sociétale de la notion d'écosystème (Larrère and Larrère 1997). Seulement, l'Homme ayant colonisé tous les milieux, s'étant sédentarisé et souhaitant dynamiser ses activités économiques dans une démarche de croissance, la mise en application de cette prise de conscience a nécessité (cette fois en son sens pratique) un inversement de positionnement. En effet, l'objectif n'a pas été de contrôler les activités humaines, mais plutôt de gérer notre environnement naturel afin de limiter sa sensibilité aux perturbations anthropiques, et d'en garantir le bon fonctionnement, à un niveau suffisant pour assurer un développement de long terme (« durable ») des activités humaines. La **gestion de l'environnement** (ou de la nature), qui se définit comme l'administration des écosystèmes, repose sur tout un ensemble d'actions réfléchies et volontaires influençant soit la composition (habitats et communautés d'espèces) soit le fonctionnement de ceux-ci. En pratique, et même quand les mécanismes de fonctionnement sont bien compris, c'est quasiment toujours sur la composition de l'écosystème que la gestion opère. Bien que les deux composantes soient liées, gestion des habitats (protection, aménagement, dépollution ...) et gestion des espèces (exploitation, régulation, conservation) sont généralement séparées sur le terrain, car elles requièrent dans les grandes lignes des compétences différentes. Ainsi, les **gestionnaires** (i.e. les administrateurs, soit ceux qui ont la charge de réfléchir et de décider) se partagent à la fois des objets et des territoires à gérer. Car un plan de gestion se définit aussi pour un territoire donné,

d'une certaine échelle spatiale variant de l'aménagement des chemins forestiers d'une commune à la protection d'une espèce sur toute la surface du globe. En conséquence, les gestionnaires appartiennent, selon l'objet et le territoire considéré, soit à des organismes publics soit à des associations à but non lucratif auprès desquels les Etats confient des missions de gestion.

Enfin, toute gestion nécessite *a priori* une bonne connaissance de l'objet administré : la gestion des ressources humaines requiert de comprendre les personnes, la gestion d'une entreprise de connaître le fonctionnement de l'économie...et la gestion de l'environnement d'appréhender la composition et le fonctionnement des écosystèmes. C'est là le domaine de l'**écologie**, l'étude des êtres vivants dans leurs milieux naturels et de leurs interactions réciproques. Mon travail de doctorat en écologie s'est inscrit dans le cadre de l'application à la gestion de l'environnement, des connaissances acquises et de la méthodologie utilisée dans cette discipline scientifique. Il s'agissait de **comprendre comment ces connaissances étaient utilisées dans la gestion au quotidien et de savoir si et par quels moyens le développement de nouvelles connaissances en écologie pouvait faciliter l'atteinte des objectifs fixés**. Pour cela, mon travail de recherche s'est focalisé sur la gestion des espèces, et en particulier celle de la **gestion des populations animales**, *i.e.* l'ensemble des individus d'une même espèce vivant dans un territoire donné. Cette gestion des populations étant indissociable de celle des milieux qu'elles occupent, de nombreuses et récurrentes passerelles seront faites, parfois inconsciemment, entre ces deux grands ensembles d'objets de gestion, afin d'élargir l'étendue de mes propos. Je commence néanmoins par présenter les enjeux et les pratiques en gestion des populations animales, afin d'expliquer le cadre de travail qui a déterminé les questions que nous (moi-même, mon directeur de thèse Alexandre Millon, ainsi que les personnes avec qui nous avons collaboré) nous sommes posés et le travail que nous avons réalisé.

Chapitre 1 — Exploitation, régulation et conservation des espèces : les enjeux de la gestion des populations animales scindés en différentes traditions

i. Exploitation et régulation de la faune sauvage

Une gestion imposée par la surexploitation des populations animales

Historiquement, la nécessité d'une gestion des populations animales a d'abord émergé en réponse à la **surexploitation jusqu'à l'épuisement de ressources animales**. En effet, les populations animales sont couramment exploitées pour les ressources qu'elles fournissent, essentiellement alimentaires, mais aussi combustibles (*e.g.* huile de baleine), vestimentaires (peaux), récréatives (chasse sportive) ou médicamenteuses (médecine traditionnelle). Seulement, les activités de chasse et de pêche n'ont pas toujours été contrôlées, et ne le sont encore pas toutes aujourd'hui, obéissant aux impératifs de rentabilité économique.

La première figure de ce manuscrit propose deux exemples célèbres de surexploitation à travers l'exemple de la chasse aux cétacés et de la pêche à l'anchois. L'augmentation des pressions d'exploitation jusqu'à des niveaux supérieurs au renouvellement des populations par la reproduction a conduit à la chute des effectifs et à la raréfaction de ces espèces, à des niveaux proches de l'extinction. En outre, ces deux exemples permettent de saisir les conséquences de cette surexploitation bien au-delà du seul devenir des espèces considérées. Elle peut en effet affecter toute une communauté d'espèces semblables (Figure 1.A), de même que les populations des prédateurs de ces espèces exploitées (Figure 1.B : impact du déclin des anchois sur les communautés d'oiseaux marins). Il a aussi été montré que le déclin des cétacés avait des conséquences sur les espèces dont ils se nourrissaient : il était attendu que la principale proie des cétacés à fanons, le krill, ait augmenté en biomasse suite au déclin des baleines, mais cela n'a pas été constaté. L'explication proposée est que les cétacés, en se nourrissant de proies en profondeur et en déféquant en surface des excréments riches en fer (facteur limitant de la photosynthèse en milieu marin, plus abondant en profondeur près des roches océaniques), favorisaient le développement du phytoplancton puis du krill. De plus, en favorisant le phytoplancton qui puise le CO₂ atmosphérique puis sédimente sur les fonds océaniques, les cétacés participaient à limiter le réchauffement climatique (Lavery et al. 2010). Les conséquences de la surexploitation peuvent donc avoir une portée planétaire jouant sur les composantes biotiques et abiotiques des écosystèmes ! Mais plus directement, l'exploitation se nuit à elle-même car les prises diminuent brusquement et l'activité économique s'épuise en même temps que la ressource.

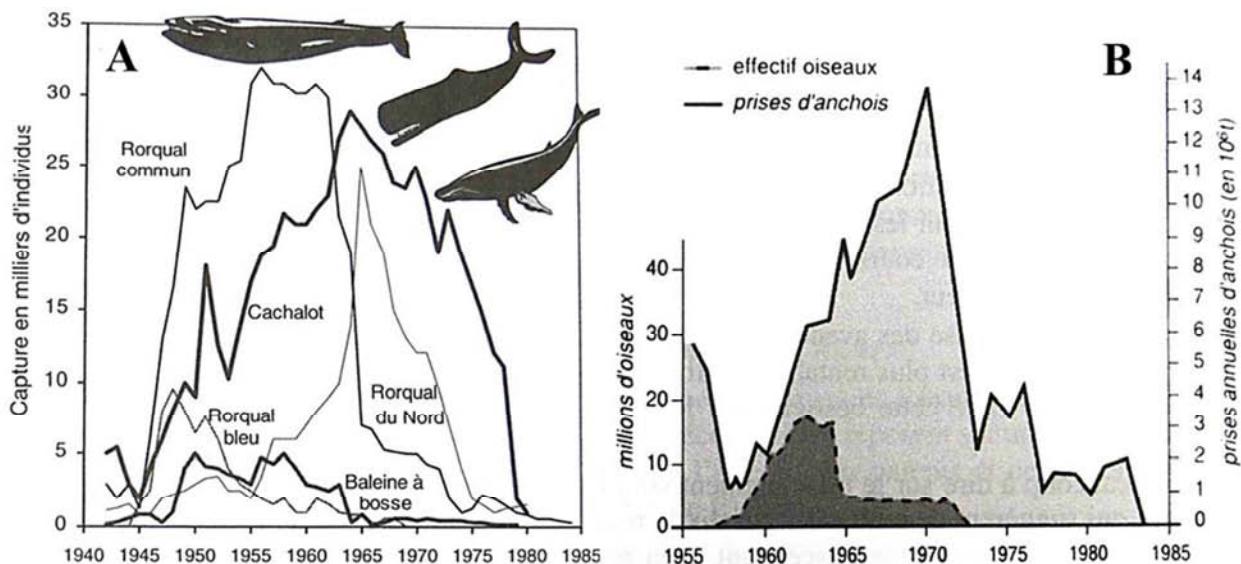


Figure 1 : Conséquences de la surexploitation des espèces animales sur la biocénose. En A, évolution entre 1940 et 1985 des captures à l'échelle mondiale de différentes espèces de baleines avant la mise en place d'une législation mondiale de protection et d'arrêt d'exploitation. En B, évolution conjointe entre 1955 et 1985 des prises d'anchois *Engraulis ringens* dans les eaux territoriales du Pérou et des effectifs d'oiseaux marins sur cette zone. Dans les deux cas, la diminution des prises a été constatée malgré l'augmentation de l'effort de capture (Ramade 2012).

La gestion de la faune sauvage

C'est donc majoritairement pour favoriser des activités économiques durables qu'a émergé la **gestion de la faune sauvage**. Inspirée de l'agriculture puis de la sylviculture, son but est de réussir à gérer les populations exploitées, c'est-à-dire à planifier les prélèvements (en termes de quotas de chasse et de pêche) pour optimiser à la fois les rendements quotidiens et l'utilisation de ces ressources sur le long terme. Un exemple historique est la gestion de la chasse aux oiseaux d'eau en Amérique du Nord (Figure 2). Originellement abondants dans les zones humides Nord-américaines, les oiseaux d'eau, et le canard colvert en particulier, ont subi un déclin sévère de leurs effectifs au début du siècle dernier. Une prise de conscience de l'épuisement potentiel de cette ressource a amené les autorités comme les acteurs locaux à établir, dès les années 50, des schémas de régulation par quotas de chasse basés sur l'estimation des effectifs. Les quotas étaient relevés quand les effectifs croissaient, et inversement, ils diminuaient si les effectifs baissaient. Le résultat de cette gestion a été une stabilisation des effectifs de colverts ayant évité la surexploitation (Figure 2).

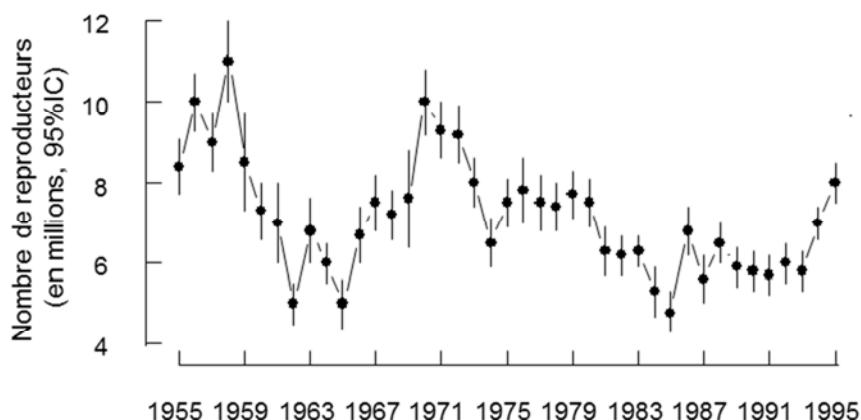


Figure 2 : La régulation de la chasse au canard colvert (*Anas platyrhynchos*) en Amérique du Nord. Variation sur 40 ans du nombre de colverts reproducteurs, établie par un suivi intensif des marécages suivant des tronçons préétablis.

Si le terme de vie sauvage (« *Wildlife* ») désigne *a priori* l'ensemble des organismes vivants (bien qu'essentiellement focalisé sur les animaux et les plantes), il est traditionnellement utilisé pour désigner uniquement les vertébrés terrestres, et en particulier les mammifères et les oiseaux (Sinclair et al. 2006; page 3). Par voie de conséquence, mon propre travail s'est réduit à des cas de ces genres-là, mais ce recentrage ne devrait pas empêcher l'élargissement, au moins implicite, de certaines de nos conclusions à l'ensemble des organismes vivants pouvant être gérés activement. On notera aussi tout de suite l'autonomie de la gestion des stocks de pêche en mer par rapport à l'exploitation des ressources terrestres. L'analyse des pêcheries, pourtant utilisée précédemment en exemple de surexploitation, ne sera presque plus mentionnée dans la suite de ce manuscrit, car constituant quasiment une discipline à part. En fin de compte, le terme *Wildlife* a longtemps été confondu avec la notion de gibier, *i.e.* la faune sauvage qui est chassée pour raison alimentaire ou récréative, et qui n'est ni menacée d'extinction ni protégée strictement.

Le cadre éthique de cette gestion de la faune sauvage repose sur une valeur d'utilité associée à la nature (ou **valeur instrumentale**), qu'elle soit alimentaire, vestimentaire, récréative ou plus largement économique (Larrère and Larrère 1997). Ce contexte de valorisation économique permet d'intégrer une situation légèrement différente de la gestion de l'exploitation des ressources en termes d'objectifs, à savoir **le contrôle, ou la régulation par prélèvements des populations d'une espèce présente en apparente abondance, et qui rentre en compétition avec les activités humaines**. En effet, certaines espèces sont détruites par conflit d'intérêts économiques, lorsqu'elles induisent de lourdes pertes en agriculture ou qu'elles affectent directement le confort et la santé humaine. Il s'agit alors de limiter les densités d'individus jusqu'à réduire leur impact (prédatation sur les élevages, destruction des cultures par les micromammifères, attaque de requins). Il arrive que cet impact devienne psychologique, impliquant peur ou haine de l'espèce, nourrie par les traditions. Le compétiteur passe dès lors dans les rangs de l'ennemi. Le mélange d'une activité de régulation avec l'aspect récréatif complique alors la définition d'objectifs de gestion clairs et univoques. C'est ainsi que souvent, la raison initiale au contrôle (la réduction de l'impact d'une espèce) est oubliée et la réduction des densités devient l'objectif en lui-même (Sinclair et al. 2006; p. 356).

L'exemple du renard roux *Vulpes vulpes* illustre bien cette **diversité d'objectifs sous-jacents à la gestion des espèces gibiers ou considérées nuisibles**. Il y a d'abord une grande tradition de chasse récréative de l'espèce, notamment avec la chasse à courre. Le renard est ainsi considéré comme espèce gibier, même si sa chasse n'est pas alimentaire, ni plus vraiment vestimentaire. En outre, sa prédatation du petit gibier comme des élevages de volailles ainsi que la transmission de maladies qu'il a pu favoriser (rage, échinococcose...) ont caractérisé le renard comme une espèce nuisible dont il fallait réguler les effectifs. Enfin, et pour l'ensemble de ces raisons, le renard est devenu dans certaines régions et pour certains l'ennemi à éradiquer à l'image des grands prédateurs.

Un chapitre du présent manuscrit s'attachera à étudier la réponse de l'espèce aux prélèvements effectués visant à réduire ces effectifs à un niveau souhaité.

La diversité réelle d'objectifs en gestion de la faune sauvage se réunit néanmoins par les méthodes de terrain mises en œuvre, principalement centrées sur la chasse et le piégeage d'individus. De part cette caractéristique, **la gestion de la faune sauvage a un lien social évident avec le monde de la chasse**. Ainsi, en France, les gestionnaires locaux de la faune sauvage sont majoritairement les fédérations départementales de chasseurs même si leurs activités sont suivies et encadrées par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS), aux missions de police, de suivi des espèces et de recherche en écologie appliquée à la gestion.

L'écologie appliquée à la gestion de la faune sauvage

Cette discipline scientifique s'est développée pour répondre aux nombreuses questions qui se posaient dans la gestion au quotidien sur le territoire :

- Comment mesurer l'abondance locale d'une espèce et ses variations spatio-temporelles ?
- Comment mesurer l'impact d'espèces compétitrices sur les activités humaines ?
- Quel quota d'animaux peut/doit être prélevé pour atteindre l'objectif dédié ?
- Quel est l'impact réel des actions de gestion sur l'espèce ? Répondent-elles à l'objectif ?
- Comment prédire l'évolution future des effectifs ?
- Comment optimiser l'efficacité des actions pour limiter le travail de terrain et son coût ?

Cette liste non exhaustive de questions intéresse toute une guilde de chercheurs en écologie, avec la volonté d'appliquer leurs connaissances à des cas d'intérêts communs, tout en profitant d'un maximum de données disponibles sur les populations naturelles pour améliorer leurs connaissances fondamentales. Ces connaissances regroupent l'étude de la biologie et de l'écologie des espèces ciblées, c'est à dire leur régime alimentaire, leur mode de reproduction, leur comportement de sélection de l'habitat, leurs interactions (exploitation, compétition et facilitation) avec d'autres espèces, et la dynamique des populations. L'acquisition de nouvelles connaissances donne ainsi lieu à de nombreux congrès organisés par diverses organisations (*International Union of Game Biologists, European Federation of Associations for Hunting & Conservation*) et à la rédaction de revues à comité de lecture (*Journal of Wildlife Management, European Journal of Wildlife Research*) dont les sujets traitent quasi-spécifiquement d'écologie appliquée à la gestion du gibier et des espèces considérées nuisibles (cf. Tableau 1 page 28).

Ainsi, d'études en études, la gestion de la faune sauvage a fait, en quelque décennies, des progrès considérables dans la compréhension des mécanismes écologiques jusqu'à tendre vers des possibilités de prédition assez fine permettant aux gestionnaires locaux de définir des quotas de prélèvements, dans différentes situations et selon les objectifs fixés, tout en tenant compte de la préservation à long terme des ressources (Figure 3).

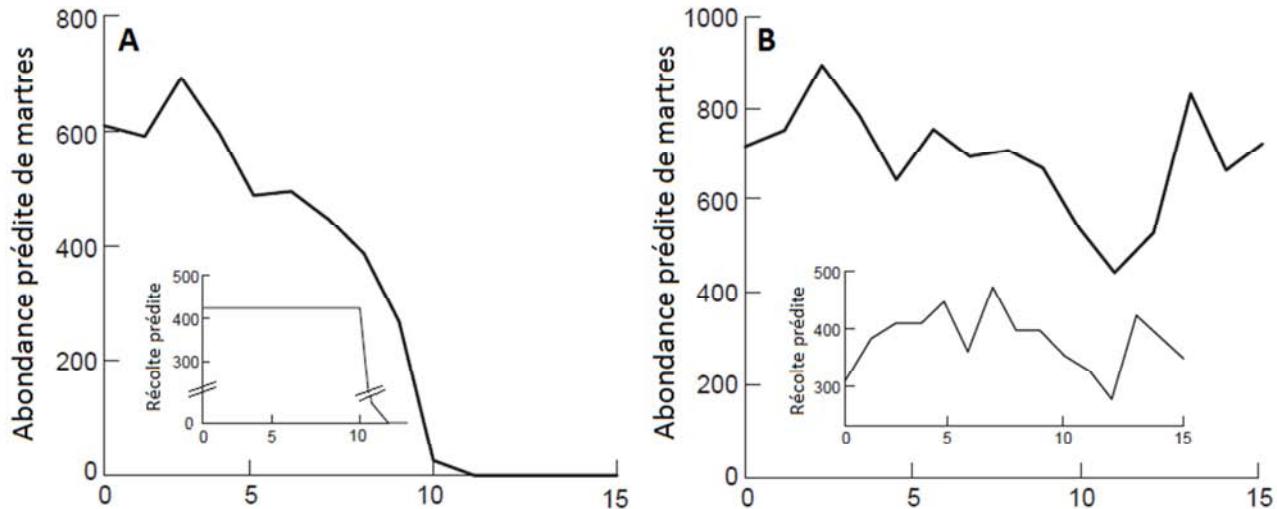


Figure 3 : Prédiction sur 15 ans des variations d’abondances de martres américaines *Martes americana* et de la récolte associée pour différents modèles de prélèvement. En A, la stratégie d’exploitation correspond à une quantité de prélèvements constante d’année en année (423 martres), à partir du calcul en début du programme de ce que l’effectif de martres peut supporter. En B, ce n’est plus un nombre mais une proportion constante de la population qui est prélevée chaque année (36% ; Sinclair et al. 2006; p. 238). La mise en pratique de ces recommandations issues de semblables projections permettrait d’éviter une extinction certaine en faveur d’une persistance à long terme de l’espèce comme de son exploitation.

ii. La conservation des espèces menacées

Une autre approche de la gestion des populations animales s'est développée en réponse à la disparition d'espèces et au taux d'extinction sans précédent de celles-ci. En effet, l'**anthropisation**, *i.e.* l'impact des activités humaines sur les écosystèmes terrestres comme aquatiques, corrélée à la croissance démographique humaine des derniers milliers d'années, serait la cause d'un taux d'extinction record, 100 à 1000 fois plus rapide que le taux moyen observé à l'échelle des temps géologiques (représenté en figure 4 pour les oiseaux), conduisant certains auteurs à qualifier notre époque d'« **anthropocène** ». Cette prise de conscience des conséquences de l'anthropisation sur le devenir des espèces, et donc sur le fonctionnement des écosystèmes, et donc sur le développement humain a favorisé la mise en place d'actions politiques et de pratiques visant la préservation de l'environnement. En ce sens, la **conservation des espèces menacées** se distingue de la gestion de la faune sauvage par son objectif général qui est de renforcer (et non de réduire) les effectifs pour augmenter la persistance des espèces. La conservation est intimement liée au développement d'une éthique environnementale centrée sur la valeur intrinsèque des espèces et des individus animaux, ayant bénéficié d'une conscience nouvelle d'une finalité utile des espèces par le biais des services écosystémiques qu'elles rendaient (Larrère and Larrère 1997).

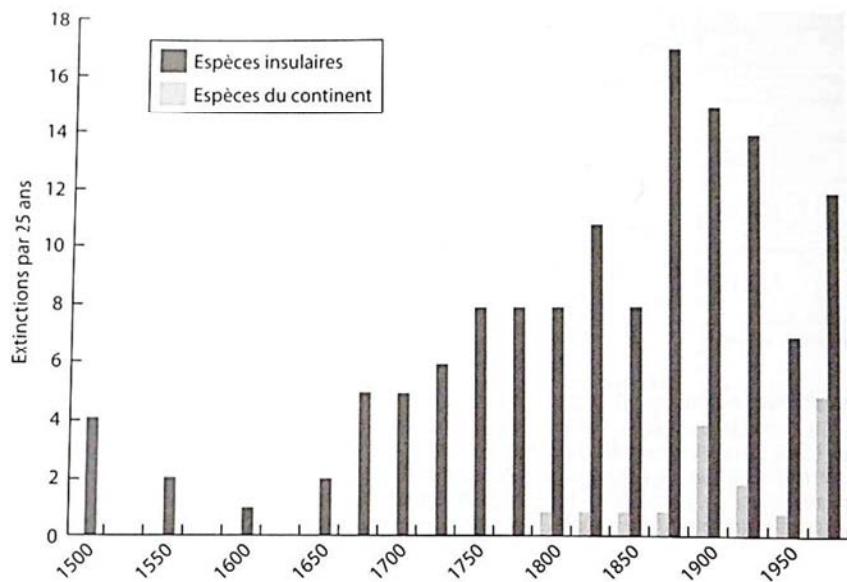


Figure 4: Taux d'extinction des espèces d'oiseaux depuis 1500 ans par intervalle de 25 ans. Initialement, les extinctions concernaient presque exclusivement des espèces insulaires mais les extinctions d'espèces en milieu continental ont augmenté depuis 1800 (Primack et al. 2012).

L'objectif de cette partie est de présenter les grands ensembles d'actions de conservation qui ont été développés pour contrebalancer les différentes formes d'anthropisation¹.

Conversion des habitats et destruction des espèces

L'anthropisation revêt souvent la forme d'une conversion d'un habitat riche en diversité spécifique et fonctionnel (dit naturel) en un habitat peu divers (dit anthropisé). Il s'agit du mécanisme majeur d'anthropisation, aux conséquences directes et frappantes. Celles-ci sont particulièrement visibles suite à la déforestation massive des forêts tropicales humides, mais l'ensemble des écosystèmes terrestres est concerné (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Cette conversion se mesure souvent à l'aune de la **biodiversité**, *i.e.* la richesse d'un ensemble défini en génomes, en espèces, et en écosystèmes différents. Cette métrique est particulièrement utile pour étudier l'effet de conversion moins frappante ou plus diffuse que ne le sont les coupes à blanc en Amazonie. Par exemple, l'impact de ces conversions d'habitats sur les espèces animales peut être détecté à l'échelle de la France grâce à la construction d'indices d'abondance suivis par des réseaux d'observateurs naturalistes. Le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC; Figure 5) a par ce biais mis en évidence un déclin des espèces agricoles (comme l'alouette des champs) au profit d'espèces appréciant tous types de milieux et profitant des activités humaines (comme le pigeon ramier). La réduction des espaces agricoles extensifs due à l'urbanisation et l'intensification d'une part, et due à la déprise agricole d'autre part, permet d'expliquer ce phénomène, qui montre que la conversion des habitats conduit à la réduction de la diversité spécifique. En effet, tout habitat naturel converti subit la perte des niches écologiques qui lui sont associées, *i.e.* les conditions favorables à la présence d'organismes vivants qui y sont adaptés. **La conversion des milieux entraîne alors la disparition locale d'espèces et une perte de biodiversité.**

¹ Le lecteur pourra trouver une classification de ces actions et des menaces qu'elles mitigent dans Salafsky et al. (2002).

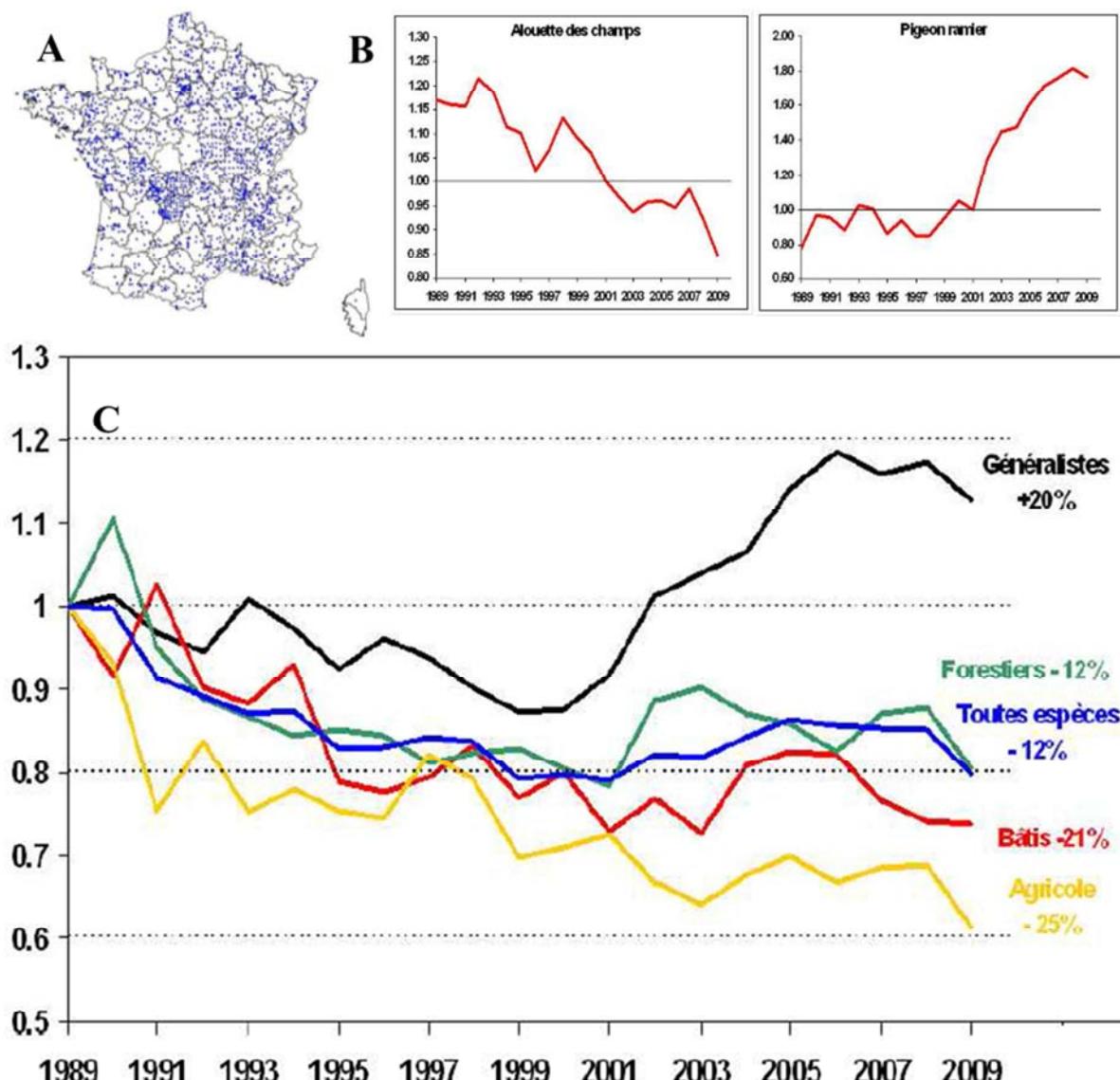


Figure 5 : Quelques résultats du programme STOC (Suivi Temporel des Oiseaux Communs ; MNHN/ CRBPO ; <http://vigenature.mnhn.fr/page/le-suivi-temporel-des-oiseaux-communs-stoc>). En A, la carte des répartitions des sites d'observation STOC suivis sur le territoire français entre 2001 et 2009. Sur chaque site, un observateur réalise dix points d'écoute chaque printemps et répertorie la présence et l'abondance en espèces par reconnaissance des signaux sonores ; En B, évolution des indices d'abondance de l'alouette des champs *Alauda arvensis* et du pigeon ramier *Columba palumbus* entre 1989 et 2009 ; En C, évolution des indices d'abondance des espèces d'oiseaux communs suivis en fonction de différentes catégories de leur milieu préférentiel.

Face à cette conversion des milieux à laquelle s'ajoutent les cas de surexploitation et de destruction d'espèces qui n'arrivent pas à être gérés convenablement, la conservation des espèces menacées se pare de tout un panel d'**actions législatives** visant à interdire en tout lieu certaines activités destructrices (e.g. statut d'espèce protégée) ou à bien préserver spécifiquement certaines espèces en certains lieux au sein desquels les activités humaines sont limitées (e.g. parcs et réserves naturels). Ensuite, d'autres actions peuvent chercher à **améliorer la qualité des habitats**. On pourra distinguer des actions de maintien d'habitats favorables (e.g. milieux ouverts favorisés par brulis ou pâturage) ou de complément de ressources limitantes soutenant la présence d'une ou plusieurs espèces (e.g. nichoirs installés pour les oiseaux cavernicoles, placettes d'alimentation utilisées pour les vautours).

Dégradation des habitats et déclin des espèces

On entend ici par **dégradation** toute modification de la structure ou du fonctionnement des habitats sans qu'il n'y ait de transformation physique de l'espace. Il s'agit entre autres de l'ensemble des pollutions chimiques dans l'air, l'eau et le sol (engrais, antibiotiques...), des changements climatiques d'origine anthropique et de la facilitation d'espèces envahissantes.

Une mise en évidence historique des conséquences de ces dégradations sur les espèces animales fut le déclin du faucon pèlerin dans les années 50 (Figure 6). Des études à l'échelle mondiale avaient permis de comprendre qu'il était dû à une diminution de l'épaisseur de la coquille des œufs de faucon, induisant un affaiblissement de la reproduction de l'espèce. Le développement simultané des pesticides, comme le DDT, et leur accumulation dans la chaîne alimentaire était responsable de la baisse mondiale de la fécondité. Ces études montraient ainsi que l'accumulation de produits toxiques dans l'environnement pouvait profondément affecter le devenir de certaines espèces, que ce soit localement ou à l'échelle du globe (e.g. Peakall 1993).

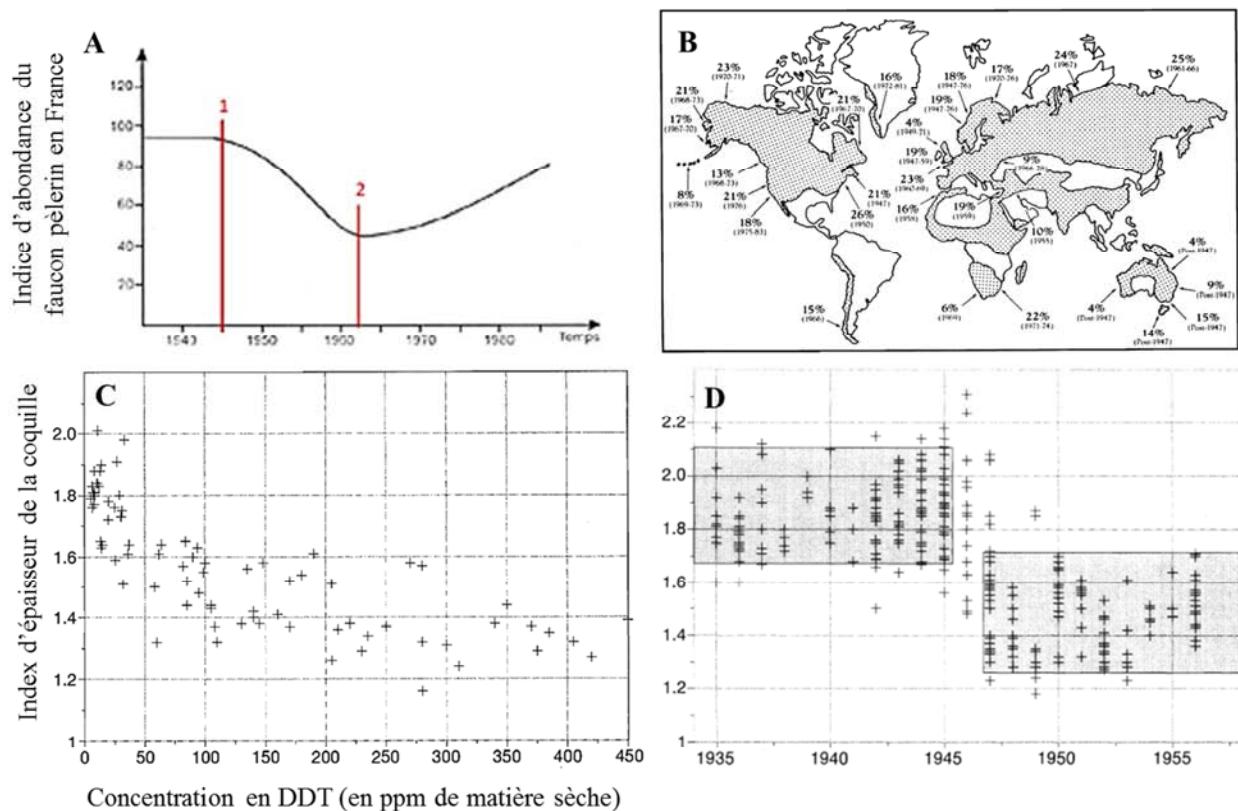


Figure 6 : Impact de l'accumulation de polluants sur le faucon pèlerin *Falco perigrinus* au cours du 20^{ème} siècle. En A, variation de l'abondance de faucons pèlerins en France. En B, l'amincissement (en %) de l'épaisseur des coquilles d'œufs dans différentes régions du monde. Les années entre parenthèse correspondent au pic d'amincissement. En C, évolution de l'épaisseur des coquilles en Grande Bretagne avant et après la mise sur le marché du pesticide DDT en 1946. En D, covariation entre l'épaisseur des coquilles et la concentration en DDT dans ces mêmes coquilles (Adapté de Peakall 1993).

D'autres exemples de dégradation seront détaillés par la suite. Citons dès lors la mise en place des lignes électriques aériennes, qui sans profondément détruire l'habitat, ont causé de nombreux cas d'électrocution de grands rapaces (Lehman et al. 2007, Tintó et al. 2010, Chevalier et al. 2015).

Les espèces invasives sont aussi une grande menace pour la biodiversité mondiale, en prenant le pas sur les espèces natives et modifiant les relations interspécifiques. L'impact du rat noir et de divers oiseaux et plantes invasives sur les oiseaux du Pacifique sera aussi discuté dans ce manuscrit.

Pour les gestionnaires d'espèces menacées, la priorité est toujours d'**éliminer les menaces** qui pèsent localement sur les individus et à l'échelle globale sur le devenir des espèces. Un passage par la législation est souvent requis ; citons l'interdiction du DDT qui a largement bénéficié au faucon pèlerin (Figure 6.A). Des aménagements avec les acteurs du territoire peuvent aussi être envisagés par accord bilatéral entre les entreprises et les associations gestionnaires (exemple de l'isolation des lignes électriques visant à réduire les électrocutions de rapaces, cf. Tome II Chapitre 1). Enfin, lorsqu'une espèce ou un écosystème est menacé par une ou plusieurs espèces invasives, la possibilité de leur éradication est envisagée, si techniquement possible (*e.g.* éradication du rat noir des îles du Pacifique ; Robertson et al. 1994). L'éradication d'espèces invasives ou surabondantes est une situation où les objectifs de conservation rejoignent les méthodes de la gestion de la faune sauvage, au sens où le moyen est la régulation par prélèvement d'une espèce compétitrice. Ainsi, le renard roux, déjà chassé en tant que gibier ou compétiteur, est poursuivi en Australie où il est invasif, comme sur son aire d'origine où il peut être une menace pour certaines espèces menacées (*e.g.* oiseaux nichant au sol, Smith et al. 2010, Fletcher et al. 2010).

Fragmentation de l'habitat et spirale d'extinction

La conversion d'un habitat n'est jamais homogène et entière. En générale, elle se met en place progressivement, en grignotant les bordures, puis en construisant des routes qui permettent d'exploiter de nouvelles parcelles. De cette manière, un habitat favorable est fragmenté en une mosaïque de petites zones favorables séparées par des barrières difficilement franchissables (routes, chemins de fer, zones urbaines), empêchant les mouvements d'individus. Les conséquences à moyen et long terme sont visibles sur la génétique des populations (Figure 7). La mesure des distances génétiques entre des populations d'amphibiens a montré que la construction d'une autoroute induisait une forte **dissertation des populations** de part et d'autre ($Fst > 0.15$), qui surpassait de loin la seule différenciation progressive liée à la distance géographique, observée entre les populations non fragmentées par l'autoroute (Lesbarres et al. 2006). La divergence des populations est dans ce cas la conséquence de l'effet barrière du réseau routier qui empêche le passage des individus et rompt les échanges entre les populations. Un autre exemple sera détaillé dans ce manuscrit, celui de l'isolement géographique des populations françaises d'aigles de Bonelli et de vautours percnoptères, suite à la réduction de leur aire de reproduction. Par la **fragmentation**, une grande population peut être divisée en petites populations isolées les unes des autres.

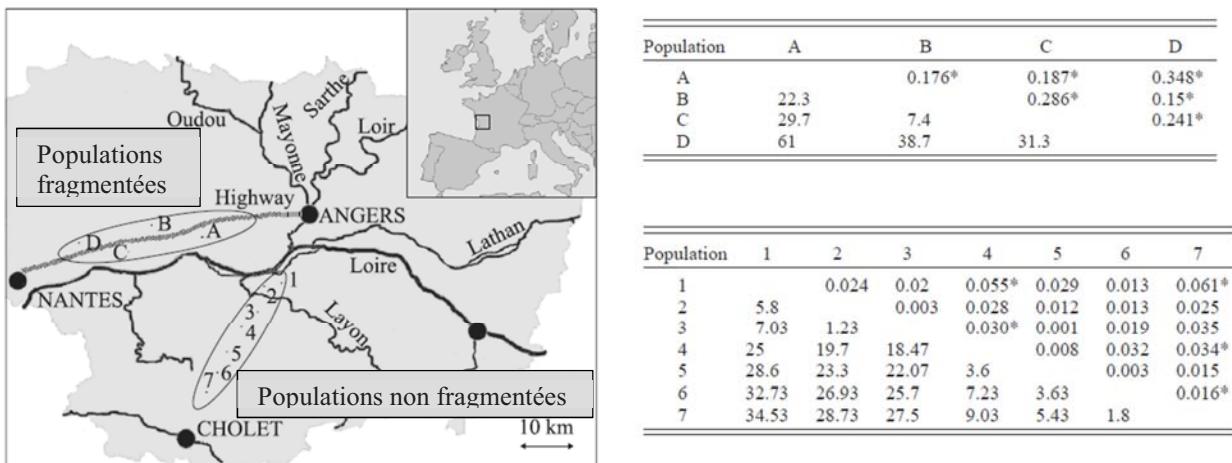


Figure 7 : L’impact de la fragmentation du paysage par le réseau routier sur la différenciation génétique de populations de grenouilles agiles *Rana dalmatina* (Lesbarrères et al. 2006). Les auteurs comparant distances géographiques (en km ; demi-matrice inférieure) et distances génétiques mesurées en *Fst* (demi-matrice supérieure) entre des populations fragmentées par une autoroute (A à D) et non fragmentées (1 à 7). Les * indiquent que la mesure de *Fst* est significativement différente de zéro après permutations.

Or, les **petites populations isolées** sont plus sensibles aux problèmes de dérive génétique (fixation aléatoire d’allèles délétères favorisée), de consanguinité (croisement entre apparentés facilitant l’état homozygote d’allèles délétères), et de stochasticité démographique (variation aléatoire des paramètres de survie et de reproduction) et environnementale (occurrence au hasard d’évènements catastrophes qui font chuter les effectifs : maladies, incendies, inondations), que ne font qu’accentuer la diminution des effectifs (Caughley 1994). Ainsi les populations animales peuvent être entraînées dans une **spirale d’extinction**, un cercle vicieux qui accélère le rythme de leur extinction.

Une première série d’actions de conservation permettant de limiter la fragmentation du paysage consiste à **rétablissement des connexions entre les populations**, notamment par la construction d’aménagement sur les réseaux de transports comme les passages à faunes qui relient comme des ponts les deux cotés d’une autoroute. Plus généralement, l’ensemble d’un territoire peut être aménagé de manière à faciliter les mouvements d’espèces et restaurer des connexions entre populations séparées (e.g. trames vertes et bleues portées par le Grenelle de l’environnement).

Ensuite, si une espèce, ou une population est entrée dans une spirale d’extinction, il peut être décidé, si nécessaire, de **renforcer les populations fragilisées**. La conservation des vautours constitue un excellent exemple de renforcement de population visant à la fois à préserver une espèce, mais aussi restaurer un service écosystémique d’intérêt économique, en l’occurrence l’équarrissage naturel. La mauvaise image de charognard véhiculée depuis des siècles au dos de ces espèces a conduit à leur déclin et parfois à leur extermination dans certaines régions d’Europe au travers de tirs et d’empoisonnements directs (Terrasse 2005). La traduction législative de la protection des espèces implique aujourd’hui l’interdiction des tirs directs d’animaux, éliminant ainsi

la principale menace. Seulement, les législations de santé publique ont contraint les éleveurs à payer un système d'équarrissage industriel alors que ce recyclage était pratiqué gratuitement par les nécrophages. Ainsi ont eu lieu en France des discussions entre éleveurs et associations de protection de l'environnement pour remettre en place ce service d'équarrissage naturel par la **réintroduction** de vautours fauves (*Gyps fulvus*) et moines (*Aegypius monachus*) puis le maintien de populations viables pour l'ensemble des espèces de vautours (auxquelles s'ajoute le vautour percnoptère). Dans les Grandes Causses, les Baronnies, les Gorges du Verdon, les campagnes de réintroduction, initiées dans les années 1980 se sont révélées être un succès après plusieurs années d'essais et de réflexion (Figure 8; Primack et al. 2012). Dans les mêmes et aussi d'autres régions, la mise en place par les éleveurs de charniers aurait bénéficié au soutien de la guilde des vautours (cf. Tome II. Chapitre 1).

La pertinence et le succès pérenne de ces mesures de renforcement dépendent de quelques prérequis fondamentaux (Primack et al. 2012; p. 189) : i) il est nécessaire que les facteurs qui ont causé le déclin des populations étudiées soient clairement identifiés et éliminés ; ii) l'accord et l'investissement des populations locales doivent être assurés par des échanges, des explications et la décision d'objectifs communs ; iii) le choix d'une stratégie en faveur d'une autre doit être évalué suivant des critères d'efficacité à moindre coût. Par exemple, la translocation de gypaète barbu *Gypaetus barbatus* né en population naturelle semble plus efficace et moins couteuse que la réintroduction d'animaux nés en captivité (Ferrer et al. 2014).

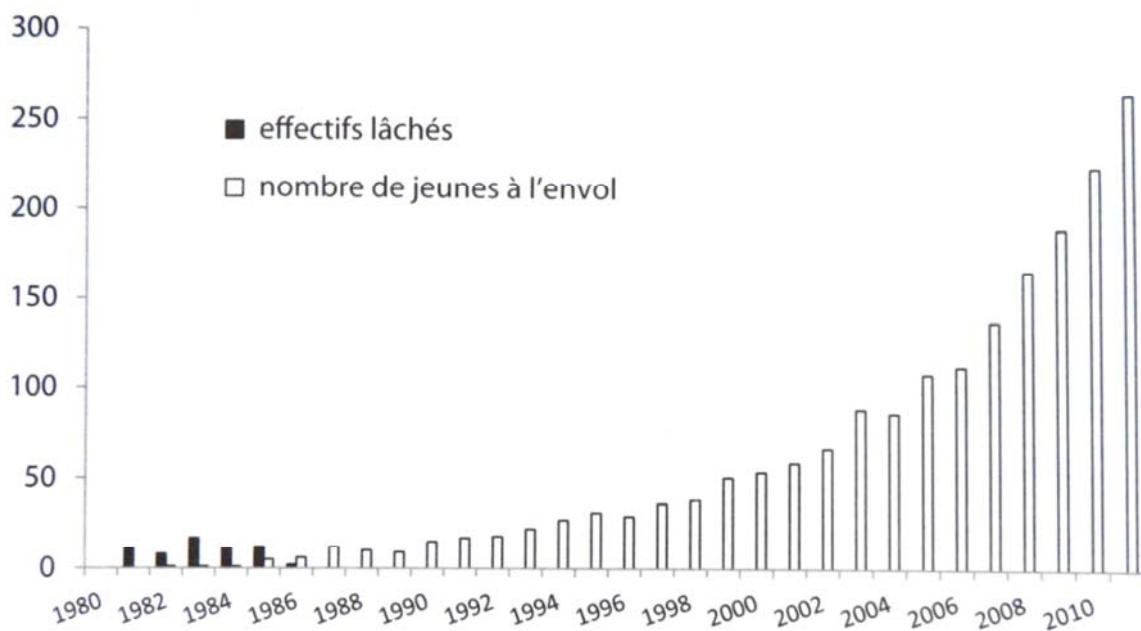


Figure 8 : Augmentation des effectifs de vautours fauves dans les Grandes Causses. Après plusieurs années d'études préliminaires, d'échanges avec les communautés locales, et d'essais de réintroduction (effectifs en noir), le bénéfice du programme de conservation sur le nombre de jeunes à l'envol est évident dans les Grandes Causses. Notez l'importance du recul temporel nécessaire pour juger des bénéfices d'un programme de conservation en faveur d'espèces longévives comme les vautours (Terrasse 2005, Primack et al. 2012).

La biologie de la conservation

Tout comme la gestion de la faune sauvage, l'identification des menaces issues de l'anthropisation puis la mise en place d'actions de conservation a bénéficié des progrès en biologie des organismes et en écologie. Devant l'explosion du nombre de plans de conservation et la complexité de leurs objectifs, a émergé une nouvelle discipline scientifique : la **biologie de la conservation**. Il s'agit d'un champ multidisciplinaire de recherche (écologie, géologie du sol et des enveloppes fluides, sciences humaines et économiques...), qui se donne pour objectif de préserver les espèces comme les écosystèmes. Ces enjeux principaux consistent à connaître et suivre l'ensemble de la diversité biologique, à étudier les impacts de l'anthropisation sur les espèces et les écosystèmes, et à appliquer les connaissances scientifiques à la prévention sur le terrain de l'extinction des espèces et à la protection/restauration des habitats. Il est important de rappeler que cette discipline s'accorde comme principe éthique le nécessaire maintien de la diversité des espèces et des écosystèmes, comme de leur complexité et de leur potentiel évolutif, en admettant qu'ils possèdent une valeur intrinsèque et de multiples valeurs d'utilité publique (Primack et al. 2012).

iii. Les enjeux communs à la gestion des espèces animales

De par leur éthique environnementale divergente et leurs pratiques contrastées, **exploitation/régulation de la faune sauvage et conservation des espèces menacées ont été historiquement dissociées et le sont encore aujourd'hui**, bien qu'elles forment les deux branches de la gestion des espèces. En effet, si la pratique de la chasse était encore quotidienne dans la ruralité du XIX^{ème} et de la première moitié du XX^{ème} siècle, l'urbanisation d'après-guerre, éloignant les citadins de la campagne, et l'émergence d'une valeur intrinsèque des espèces et individus animaux ont conduit à dénoncer les pratiques de chasse et à instaurer un monde sociologique naturaliste anti-chasse. Un vrai **conflit idéologique s'est alors développé entre chasseurs et protecteurs de la nature** (Larrère 2003). En conséquence, bien peu de dialogue s'est formalisé depuis l'indépendance prise par les pratiques de conservation par rapport à la gestion historique du gibier. Ceci explique le **développement en parallèle des deux disciplines scientifiques** associées (biologie de la conservation et écologie appliquée à la gestion de la faune sauvage) dont les interactions déjà limitées ont été appauvries par des années de spécialisation au sein des filières universitaires et techniques, réduisant le dialogue entre chercheurs, gestionnaires et étudiants (Shea 1998 et Discussion générale). Le tableau 1 organise et met en évidence quelques divergences majeures entre gestion par exploitation/régulation et conservation.

Tableau 1 : Résumé des différences séparant gestion par régulation/exploitation et gestion par conservation, puis mise en évidence de leurs points de convergence. Pour des raisons de simplification, ce tableau peut paraître caricatural à certains endroits.

	Gestion par régulation	Aspects communs	Gestion par conservation
Objectifs	Réguler les populations d'espèces gibiers ou compétitrices	Réguler/éradiquer les populations d'espèces envahissantes	Renforcer les populations d'espèces menacées
Méthode	Chasse et piégeage réglementés	Optimisation des prélèvements d'espèces invasives	Réduire la mortalité d'origine anthropique Favoriser la dynamique des populations Réintroduction/translocation
Valeurs de la biodiversité	Anthropocentrisme et utilité	Ecocentrisme	Biocentrisme et valeur intrinsèque
Groupe social	Chasse et pêche	?	Naturalisme et Protection de la nature
Contraintes sociales	Opposition à l'abattage d'animaux	Réduction des moyens humains et financiers	Opposition à la réintroduction/protection d'espèces compétitrices
Contraintes écologiques	Phénomènes de compensation Renforcement par l'immigration	Spécificité de chaque site Dispersion entre sites	Interdépendance démographique de populations gérées par des acteurs différents
Problèmes de gestion	Faible utilisation des connaissances acquises par d'autres. Importance majeure de l'expérience personnelle et de l'avis d'expert Peu de protocoles expérimentaux pour tester la mise en œuvre des objectifs. Peu d'évaluation des pratiques de gestion		
Solutions de gestion	« <i>Adaptive Management</i> »	Gestion « éclairée et modulable »	« <i>Evidence-based Conservation</i> »
Discipline scientifique	Ecologie appliquée à la gestion de la faune sauvage		Biologie de la conservation
Revues scientifiques	(<i>European Journal of Wildlife Management</i>)	<i>Ecological Application</i> <i>Journal of Applied Ecology</i>	<i>Conservation Biology</i> <i>Biological Conservation...</i>
Congrès scientifiques ou gestionnaires	<i>American and European Unions of Game Biologists</i>	?	<i>International Conservation Conference,</i> <i>Student Conference for Conservation Sciences...</i>
Institutions	Fédérations de chasses	ONCFS	Protection de la nature publique ou privée

Malgré ces réelles et importantes dissensions, il est difficile de nier une part importante d'aspects communs (Table 1). Il existe tout d'abord une certaine **convergence d'objectifs**, puisqu'il s'agit dans tous les cas de gérer localement l'abondance d'une espèce. Cette convergence atteind son apogée face à la gestion d'espèces envahissantes, natives ou exotiques, qui liguent contre elles chasseurs comme naturalistes à cause de leur impact sur les activités humaines et la biodiversité menacée. Il y a ensuite un intérêt commun pour tout un ensemble de méthodologies scientifiques permettant de guider les actions de gestion. Nous détaillerons par la suite l'exemple du suivi et de la modélisation de la dynamique des populations animales (Chapitre 3). Enfin, ces deux mondes sont **unis par un ensemble de contraintes subies par tous organismes et personnes gestionnaires** :

- L'**urgence croissante** à mettre en place des mesures de gestion dans un environnement qui subit toujours une anthropisation accélérée avec son cortège de menaces qui affectent autant les espèces menacées que le gibier.
- La **complexité du monde vivant**, définie par des interactions intra- et- interspécifiques multiples et des variations spatio-temporelles d'abondance difficiles à comprendre et prédire. Cette complexité sera soulignée dans l'étude que nous ferons des populations de renards (Tome III), dont la démographie plastique complique le choix des méthodes de régulation. En attendant, la figure 9 présente un exemple parmi tant d'autres de processus écologiques qui peuvent conduire à l'échec de mesures de gestion : la relâche du méso-prédateur. L'extermination des grands prédateurs dans de nombreuses régions du globe a induit une forte croissance démographique des méso-carnivores aux conséquences désastreuses autant pour l'exploitation que la conservation des espèces.
- Le **constat d'une part importante d'échecs** après la mise en œuvre des mesures de gestion, dont l'effet observé ne fut pas celui escompté, voir totalement l'inverse. En cause, la complexité des processus écologiques mis en jeu, difficilement prédictibles ? Malheureusement, les analyses de cette proportion d'échecs et de leurs raisons sont rares, le système de publication privilégiant les résultats positifs. Malgré cela, quelques études ont fait le point sur les bénéfices à l'échelle internationale de certaines mesures. Par exemple, 13% de la surface terrestre du globe étaient officiellement protégés en 2013. Un recensement des études ayant démontré une relation causale entre protection d'une aire géographique et protection de son habitat ou des espèces qu'il abrite a pu conclure en faveur d'un effet clairement positif de la préservation des habitats forestiers (Geldmann et al. 2013). A l'inverse, les auteurs n'ont pas pu faire de conclusion robuste sur la préservation des espèces animales. En outre, une analyse comparative des variations d'abondance d'espèces terrestres menacées (mammifères, oiseaux et amphibiens inscrits sur la liste rouge de l'IUCN) a indiqué que celles-ci étaient toujours en fort déclin malgré un léger effet des mesures de conservation en faveur des oiseaux et des mammifères (Hoffmann et al. 2010). Une autre analyse à l'échelle planétaire est beaucoup plus sévère. Les différents indicateurs de l'état de la biodiversité

semblent continuer de chuter malgré l'investissement en gestion. Pire, les pressions sur la biodiversité continuent d'augmenter. Seule une croissance des réponses en termes de conservation efficiente parviendrait à ralentir la dégradation (Butchart et al. 2010).

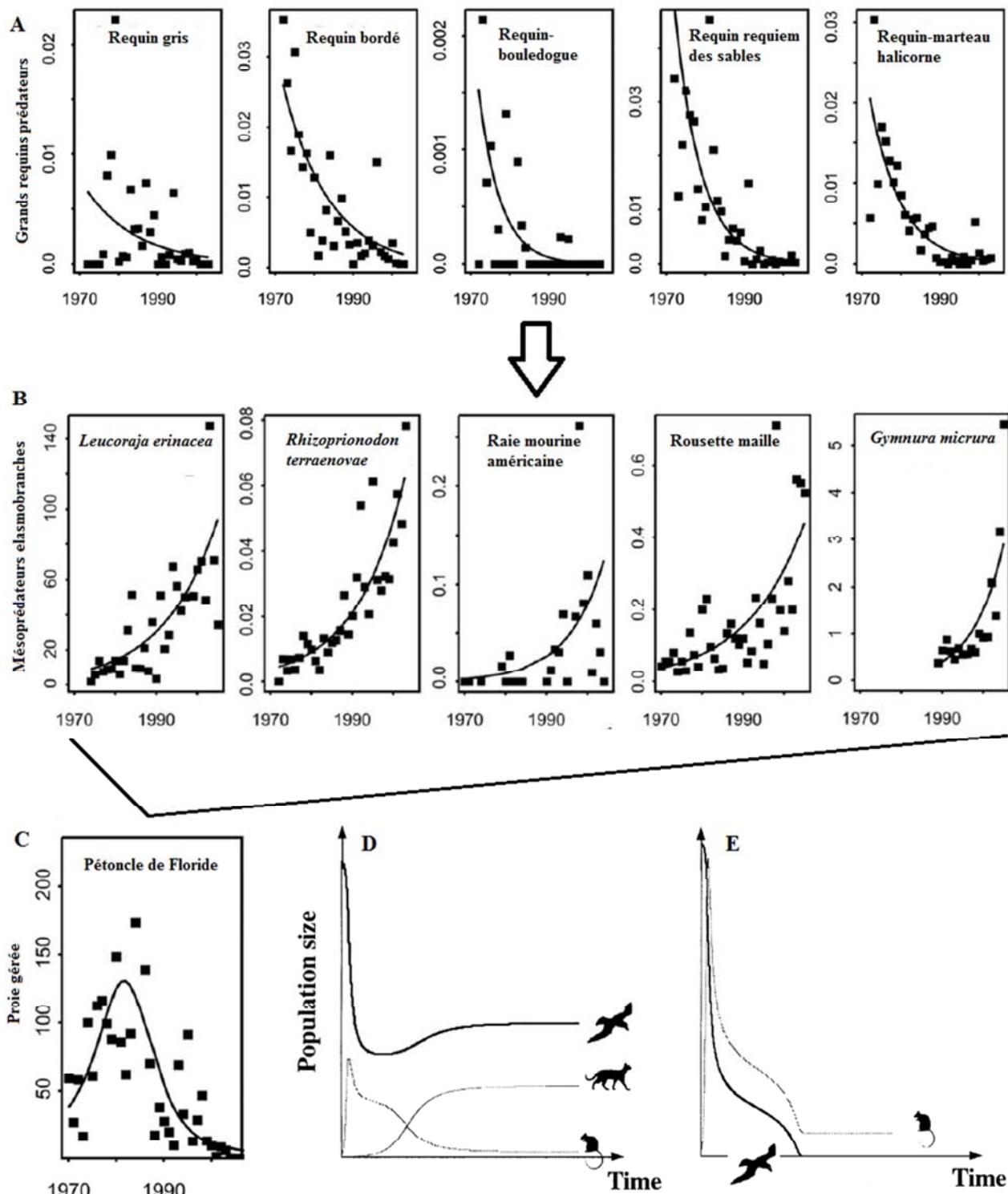


Figure 9 : La relâche du méso-prédateur en exploitation (A-C) et en conservation (D-E). En A, le déclin des effectifs de grands requins sur la côte Atlantique a favorisé la croissance de leurs proies élasmodranches (raies et petits requins en B), eux-mêmes consommateurs d'un pétoncle, commercialisé outre-Atlantique, dont les effectifs naturels se sont effondrés depuis 1980 (en C ; données empiriques d'après Prugh et al. 2009). Autre contexte, l'éradication de chats introduits, prédateurs d'oiseaux endémiques d'îles du Pacifique ou de Méditerranée, pourrait conduire à la relâche de la dynamique des rats et l'extinction des oiseaux (en E) alors que leurs effectifs se stabilisaient en présence des chats (en D ; prédictions théoriques d'après Courchamp et al. 1999).

- **Une demande répétée pour d'avantage de recherche sur les mécanismes à l'origine des réussites comme des échecs de gestion.** Les auteurs soulignent particulièrement l'importance des suivis démographiques à l'intérieur et hors des zones gérées, ainsi qu'une recrudescence des approches expérimentales. Acquérir ces informations est urgent. Par exemple, si les citoyens européens souhaiteraient connaître les effets des mesures de gestion des espaces agricoles ayant pour objectif de limiter le déclin de la biodiversité associée, les pouvoirs publics seraient dans l'impossibilité de répondre. Trop peu d'études recherchent à évaluer l'impact de ces mesures, à quelque échelle que ce soit, et à démontrer le lien causal entre politiques et effets (Kleijn et al. 2011). De nouvelles directions scientifiques doivent donc accompagner les projets européens afin que l'on sache si les objectifs de 2020 en matière de biodiversité seront remplis, et comment.
- **La réduction des moyens humains et financiers** disponibles pour mener à bien les actions comme leurs suivis touche l'ensemble des gestionnaires, qu'il s'agisse d'exploitation/ régulation ou de conservation. La croissance des besoins n'est pas allée de pair avec l'augmentation des dotations publiques et privées. A l'inverse, une stagnation voire une régression des crédits a été subie suite aux crises économiques et à la réduction des dettes publiques.

De l'ensemble de ces observations peut être fait deux conclusions : i) il y a un **besoin fondamental d'optimisation des mesures de gestion**, que ce soit au niveau de leur efficacité (compréhension et résolution des échecs, prise en compte de la complexité du vivant) et de leur efficience (suivi et mise en œuvre des actions en limitant les dépenses humaines et financières pour une même efficacité) ; ii) il semble que la réponse aux contraintes explicitées réside en **un enjeu de connaissances**. La production, l'accessibilité, la compréhension et l'intégration des connaissances en écologie et biologie des populations animales sont vraisemblablement les clés d'une gestion des espèces qui répond aux enjeux de l'anthropisation. Ce besoin est le même en régulation/exploitation et en conservation. Il fait appel au même cadre scientifique et requiert l'unification de la biologie de la conservation et de l'écologie des espèces gibiers/nuisibles, par une mise en commun des cas d'étude au sein d'une seule et unique littérature, faisant fi des dissensions de valeurs.

C'est à cette fin qu'un rapprochement entre ces deux mondes opposés de la gestion des espèces a heureusement été initié depuis déjà une trentaine d'années. Si ce rapprochement reste difficile et si les tensions restent vives, notamment dans la société civile, une progression est constatée, en particulier grâce à la prise de conscience des chercheurs, des pouvoirs publics et de certaines organisations non-gouvernementales. Une bonne illustration en est le terme de *Wildlife Management* qui englobe aujourd'hui couramment la notion de conservation (Shea 1998, Sinclair et al. 2006). Suivant cette idée d'unification, un apport de mon projet de thèse a été d'utiliser au mieux les connaissances en écologie pour les appliquer dans les deux types de cas d'étude, en conservation

d'espèces menacées comme en régulation d'espèces gibiers/nuisibles. De cette manière, nous réalisions la première étape d'une démarche intégrative en écologie appliquée à la gestion des populations, celle d'unifier par une réflexion méthodologique et conceptuelle les différents cadres de gestion, en essayant de rompre par le biais de collaborations rapprochées cette barrière tenace entre le monde de la chasse et celui de la protection de la nature (cf. Tome IV).

Pour mener à bien ce rapprochement, Katriona Shea a déjà mis en exergue trois champs d'investigation qui permettraient de répondre aux enjeux que nous venons de développer, chacun nécessitant la mise en relation des progrès réalisés dans les différentes disciplines (Shea 1998) :

- **Comprendre les concepts théoriques de la prise de décision** serait un outil primordial en gestion. De quoi s'agit-il ? Il existe une tendance à confondre la théorie de la décision avec les outils mathématiques complexes qui ont pu être développés. En réalité, il s'agit surtout d'une méthodologie générale permettant de prendre des décisions objectives et modulables (Shea 1998, Salafsky et al. 2002, Sinclair et al. 2006) : i) le problème demandant gestion est correctement posé ; ii) les objectifs de gestion répondent explicitement au problème et iii) les critères pour évaluer le succès de la gestion sont clairement identifiés. Pour être effectif, le second point requiert un quatrième : iv) les connaissances nécessaires à la décision et à la mise en pratique des objectifs sont regroupées, utilisées ou nouvellement acquises si besoin. Ces connaissances permettent de décider de l'option de gestion la plus appropriée en termes d'efficacité et d'efficience.
- **Combiner la réalisation de séries temporelles avec l'analyse des mécanismes démographiques** améliorerait l'efficacité des mesures par une meilleure connaissance de leur effet en amont de la prise de décision (lien direct avec le point précédent). Alors que les recherches en pêcherie consistent essentiellement en l'analyse de séries temporelles d'indices d'abondance des stocks sous-marins, celles-ci restent rares en gestion du gibier et en conservation. Pour autant, les suivis démographiques ne sont pas forcément développés dans ces systèmes, où le choix de gestion repose souvent sur peu d'indices tangibles, et souvent un unique avis d'expert (*cf.* chapitre suivant).
- **Avoir une vision spatiale de la gestion des populations**, en intégrant, l'hétérogénéité du territoire et les stratégies de dispersion entre différents territoires. En particulier, intégrer dans les programmes de gestion l'identification de systèmes source-puits et une mesure de la connectivité du paysage serait hautement bénéfique à un aménagement du territoire en adéquation à l'atténuation des menaces anthropiques. Ce serait aussi un élément fondamental en régulation d'espèces envahissantes qui permettrait de réduire les coûts de gestion.

Les trois chapitres suivants consistent respectivement en un détail de ces trois champs d'investigation afin que soit mieux cerné le cadre spécifique de mon travail de thèse.

Chapitre 2 — Vers une gestion «éclairée et modulable»

Ce chapitre a pour objet d'expliquer le constat d'échecs récurrents et du manque d'éléments scientifiques utilisés en gestion des populations animales. Alors que des moyens publics et privés sont dépensés dans ces mesures, que les gestionnaires sont recrutés après diplômes et formations, et que des disciplines scientifiques favorisent le développement des connaissances utiles à la gestion, il n'est pas évident de comprendre les éléments à l'origine d'une gestion encore peu efficiente.

Tableau 2 : Quelques définitions appliquées à la gestion des espèces. Ces définitions sont adaptées du dictionnaire Larousse (2014). Toute utilisation de ces termes dans le corps du manuscrit a été réfléchie en lien avec ces définitions.

Terme	Définition	Exemple
Action	Manifestation concrète d'une décision de gestion	Mise en place d'un charnier Sensibilisation des randonneurs
Mesure	Moyen général mis en œuvre en vue d'un résultat déterminé	Conservation des vautours pour éviter leur extinction locale
Plan	Organisation générale des différents éléments d'un projet visant à résoudre un problème donné	Plan national d'action ou plan européen LIFE
Pratique	Habitude d'agir d'un groupe, liée à une connaissance acquise par expérience personnelle	Alimentation de placettes de nourrissage
Programme	Description d'une suite d'actions prévues dans le cadre d'un plan	Mise en place des charniers la 1 ^{ère} année, Surveillance des aires de reproduction tous les ans....
Phénomène	Fait naturel observé, en particulier dans son déroulement. Relève du monde sensible	Déclin de l'abondance d'une espèce ou d'une population
Mécanismes ~ Processus	Enchainement d'opérations reliées les unes aux autres (comme les pièces d'un moteur) qui explique et aboutit à un phénomène observé par les seules lois de causes à effets.	Affaiblissement de la reproduction du faucon pèlerin par l'accumulation de pesticides impliquant le déclin de l'espèce.

i. D'une gestion basée sur l'expérience propre du gestionnaire...

Gérer consiste en un choix objectif entre des stratégies alternatives, incluant l'inaction. Pour qu'une majorité de plans de gestion se révèle efficace, le gestionnaire doit pouvoir choisir la meilleure option selon une connaissance préalable des effets connus à chaque alternative. Autrement dit, il doit pouvoir prédire, en fonction du contexte local, quelle action pourrait répondre à l'objectif fixé et jusqu'à quel point, quelle autre alternative n'y répondrait pas ou serait contreproductive. Idéalement, l'efficacité de chaque action doit être démontrée par une évaluation qui suit les critères d'objectivité et de répétabilité de la démarche scientifique. Une telle démarche est particulièrement fondamentale lorsque l'effet de l'action est incertain ou soumis à des variations de contexte, soit aléatoires, soit déterminées par des facteurs identifiables (Pullin and Knight 2001). Qu'en est-il de la réalité du terrain ?

Les méthodes d'évaluation utilisées en gestion

Différents auteurs ont cherché à identifier les méthodes utilisées pour évaluer les pratiques de gestion à l'aide de questionnaires soumis à différentes échelles spatiales. Au sein des organismes administrant la conservation au Royaume-Uni, 45% des évaluations réalisées entre 1996 et 2002 se faisaient de manière qualitative par le ressenti du terrain et l'avis d'expert (souvent les gestionnaires eux-mêmes). Pour le reste, 35% reposaient sur des comptages d'effectifs et seulement 20% des évaluations étaient régis par un protocole réfléchi (Pullin et al. 2004). Dans un autre contexte, 88% des gestionnaires d'espèces invasives en Californie évaluaient les actions menées aux travers d'expertises ou de suivis d'abondance sans réplica ni contrôle (Matzek et al. 2014). En outre, peu d'entre eux semblaient favorables à faire l'effort de se former aux protocoles expérimentaux (53%), à l'échantillonnage aléatoire (40%) et aux analyses statistiques (36%). Enfin, une étude réalisée à l'échelle d'un millier d'aires protégées australiennes a montré que 26% des gestionnaires (entre 11 et 43% selon le contexte) avouaient n'avoir aucune idée de l'efficacité des actions menées. Pour le reste, **90% des évaluations n'utilisaient pas de méthodes scientifiques** alors que 60% d'entre elles dérivaient de l'expérience personnelle des gestionnaires (Cook et al. 2010; Figure 10).

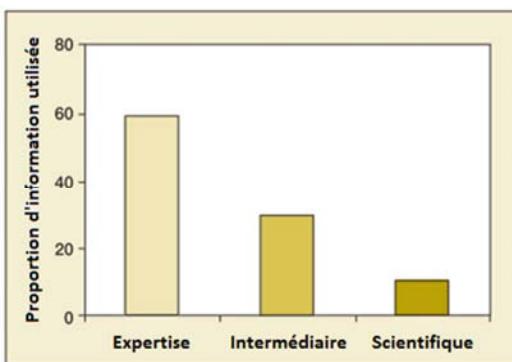


Figure 10 : Une image des connaissances utilisées pour évaluer les plans de gestion. L'expertise traduit l'opinion personnelle d'un expert (chercheur ou gestionnaire) à partir de son expérience du problème. Les éléments scientifiques correspondent à l'analyse rigoureuse de protocoles d'évaluation. L'information intermédiaire consiste un mélange d'expertise et de preuves scientifiques utilisant des données parcellaires et non standardisées. Etude réalisée sur un millier d'aires protégées australiennes (Cook et al 2010).

La convergence entre les conclusions de ces différentes études, dont la Figure 10 est une bonne image, souligne que, malgré la quantité et la diversité croissante de mesures de gestion mises en œuvre depuis des décennies, les connaissances qui auraient pu être accumulées sur la réponse des écosystèmes et des espèces aux actions réalisées n'ont pas proportionnellement crû (Sutherland et al. 2004). Si la majorité des gestionnaires semblent conscients du manque d'informations à leur portée pour guider les décisions, l'évaluation des actions menées n'est pourtant pas systématiquement intégrée dans les plans et les comptes-rendus fournis aux financeurs (Pullin et al. 2004). Enfin, lorsqu'elles sont effectivement réalisées, leurs conclusions ne sont pas formellement écrites ni partagées au sein de la communauté des gestionnaires (Matzek et al. 2014). L'absence d'une littérature organisée ainsi qu'une publication biaisée dans le sens des résultats positifs (facilitant l'accès aux financements) expliquent ce faible partage des connaissances acquises entre gestionnaires. C'est aussi la source de redondance et d'erreurs pourtant déjà commises, impliquant au final un important gaspillage des ressources financières allouées à la gestion (Sunderland 2009).

Les sources d'informations utilisées en gestion

Dans ce contexte, différents auteurs se sont interrogés sur les types d'informations que pouvaient utiliser les gestionnaires dans leur prise de décision. Sachant que l'accumulation collective de savoirs par les gestionnaires se trouvait limitée, il ne restait à disposition que deux alternatives : i) les résultats expérimentaux et les protocoles d'évaluation réalisés par des chercheurs, publiés systématiquement dans des revues internationales ou locales ; ii) l'expérience personnelle des gestionnaires ou celle de proches collaborateurs, acquise au fur et à mesure d'essais et d'erreurs. Les questionnaires déjà cités ont été complétés pour identifier la pratique majoritaire.

Leurs résultats s'accordent sur une même conclusion: lorsque les décisions étaient justifiées (20% ne l'étaient pas, Pullin et al. 2004), **70 à 90% des sources d'informations relevaient** de la continuité de ce qui avait déjà été fait et **de l'expérience propre des gestionnaires**, entre anecdotes et avis d'experts locaux (Sutherland et al. 2004, Pullin et al. 2004, Matzek et al. 2014). Seuls 2 à 5% d'entre eux se référaient aux conclusions de la recherche scientifique par la lecture des revues internationales (Sutherland et al. 2004, Pullin et al. 2004). Pour le reste était préférée la littérature grise, somme de rapports et de notes disséminées dans les bibliothèques des organisations locales et sur Internet.

Des pratiques dogmatiques favorisées

Si l'idée n'est pas de dévaluer l'importance de l'expérience personnelle, la part minime de l'utilisation des connaissances scientifiques dans la prise de décision reste problématique. En effet, **la prépondérance de l'expertise personnelle a conduit à ce que la plupart des pratiques de conservation soit basée sur des mythes** (Sutherland et al. 2004, Cook et al. 2010). Prenons un exemple : l'inondation artificielle des plaines agricoles est largement pratiquée et même recommandée pour favoriser les échassiers en créant un habitat boueux *a priori* optimal à leur recherche de nourriture. Pour autant, ces inondations massives induiraient d'importantes mortalités chez des espèces invertébrées proies de ces mêmes oiseaux. Une solution optimale qui résiderait en une mosaïque dynamique de paysages inondés et secs n'a pas été testée tant l'inondation massive est la pratique dominante (Ausden et al. 2001, Sutherland et al. 2004). Dans un autre contexte, la régulation des goélands argentés et leucophées (*Larus argentatus* et *L. michahellis*) est encouragée le long des côtes européennes afin de réduire leur impact sur d'autres populations d'oiseaux côtiers. Or, il a été montré que les goélands leucophées n'avaient finalement que peu d'impact sur la persistance de l'avifaune sympatrique. La régulation, qui s'est par ailleurs révélée inefficace, devrait cesser au profit d'une diminution de la capacité d'accueil historiquement augmentée par les décharges et les déchets de pêche, ou de l'élimination des individus au régime alimentaire spécialisé (Oro and Martínez-Abráin 2007, Sanz-Aguilar et al. 2009, Martínez-Abráin and Oro 2013).

Ces exemples illustrent que, malgré l'existence reconnue d'alternatives qui pourraient s'avérer plus simples et plus efficientes, des pratiques de gestion historiques sont considérées *a priori* comme bénéfiques et efficaces, sans qu'elles n'aient été testées, tant leur effet paraissait évident. L'expérience personnelle prévaut alors sur l'évaluation, perçue comme une dépense contingente de ressources. De telles pratiques dogmatiques se sont répandues par la prépondérance qu'a prise l'expérience personnelle dans les décisions, conjointement à la **simplification orientée de savoirs scientifiques, au travers de l'avis d'expert**. L'avis d'expert, qui peut souvent être un chercheur, se base en fait souvent sur l'expérience voir l'opinion personnelle. Ainsi, l'impossibilité d'évaluer peut conduire à accepter des dogmes infondés, et dont la perpétuation a des conséquences inattendues sur la gestion et/ou conduit au gaspillage des ressources humaines et financières (Sutherland et al. 2004, Martínez-Abraín and Oro 2013). C'est ainsi que dans les torrents écossais sont relâchés régulièrement de gros alevins de salmonidés d'élevage afin de soutenir les populations et les activités de pêche. Il a pourtant été montré que les alevins relâchés éliminaient par leur taille les alevins locaux alors que leur chance de survie était moins bonne à l'âge adulte. Contre toute attente, le relargage d'alevins, gestion coûteuse et répétée, n'augmente pas les stocks et apparaît même contre-productive (Neil Metclafe, données personnelles).

Un problème d'accès à la littérature scientifique ?

Pour comprendre le développement de ces pratiques dogmatiques, les analyses de questionnaires précédemment cités ont testé l'hypothèse que les gestionnaires manquaient de temps et d'accès à la littérature scientifique pour guider leur décision. Là encore, les résultats sont clairs : environ 60% des gestionnaires estiment que la littérature scientifique prend trop de temps à être récupérée et à lire quand la moitié d'entre eux affirme ne pas y avoir accès (Pullin et al. 2004, Matzek et al. 2014). Le problème est d'autant plus criant dans les pays en développement, où les institutions ne souscrivent pas aux revues scientifiques et où l'anglais est assez peu parlé (Milner-Gulland et al. 2010, Gossa et al. 2014). L'idée d'une **faible accessibilité de la littérature scientifique** semble ainsi confirmée. Mais là n'est pas le seul problème !

Un quart des gestionnaires interrogés pointe que le langage scientifique est trop technique et qu'il ne se prête pas être appliqué en gestion (Pullin et al. 2004). En outre, les lecteurs assidus de revues internationales estiment que seulement **8% des articles publiés sont pertinents en termes de gestion pratique** (Matzek et al. 2014). Ce constat qui pouvait être litigieux a été confirmé par différentes études indépendantes : entre 40 et 70% des articles publiés par des revues majeures en écologie appliquée à la gestion ne porteraient pas de recommandations pertinentes, c'est-à-dire prêtées à être testées sur le terrain, et seulement 10-15% des propositions qui ont été testées se seraient révélées efficaces (Fazey et al. 2005, Knight et al. 2008). Plus généralement, seulement un

quart des gestionnaires pense que les projets de recherche correspondent à leurs priorités. Après enquêtes, celles-ci semblent plus centrées sur les aspects socio-économiques (problèmes de communication, de conflits, de manque de financements) que sur les aspects théoriques de la prise de décision. De même, ils seraient majoritairement à la recherche de connaissances de base sur la biologie des espèces que sur le fonctionnement complexe des écosystèmes (Braunisch et al. 2012, Matzek et al. 2014). Enfin, trop peu d'études s'intéresseraient aux coûts économiques de l'implémentation afin que les actions soient efficientes (Naidoo et al. 2006).

A cause de l'ensemble des arguments cités plus haut, 75% des gestionnaires estiment tirer meilleure partie de leur expérience personnelle que de la littérature scientifique (Matzek et al. 2014). Alors que les conséquences en termes de pratique dogmatique contreproductive ont déjà été présentées, cette conclusion met en évidence un **fossé majeur entre le monde de la gestion et celui de la recherche en écologie appliquée**. L'existence de ce fossé dépasse les problèmes d'accès aux revues scientifiques. Il s'agit réellement d'une incompréhension entre deux mondes qui ont des difficultés à partager un langage, des savoirs et des responsabilités. L'analyse de ce fossé a fait l'objet d'une multitude d'articles (Knight et al. 2008, Pullin and Knight 2009, Sunderland et al. 2009, Arlettaz et al. 2010, Laurance et al. 2012...). Comme l'étude de cette problématique ne constitue pas le cœur de mon travail de thèse, son introduction se limitera aux contraintes d'accès et de pertinence de la littérature scientifique qui viennent d'être présentées. Néanmoins, comme cela sera précisé dans la discussion générale du présent manuscrit, il est important de souligner ici que ce travail de thèse s'inscrit dans une pratique scientifique visant à répondre à la fois aux objectifs de recherche et aux objectifs de gestion, autrement dit une science qui fait le lien entre les deux mondes en séparation.

ii. A l'intégration des connaissances acquises par d'autres...

Face à l'importance majoritaire de l'expérience personnelle dans les décisions de gestion, il était urgent de chercher les moyens de favoriser l'intégration et l'échange des connaissances acquises entre gestionnaires. Partant du principe que l'efficience d'une action dépend de l'étendue des connaissances du gestionnaire sur les coûts et bénéfices des différentes alternatives, cette intégration des connaissances est à la base de ce que les anglophones appellent une pratique « **evidence-based** » (Sutherland et al. 2004). Comme la traduction littérale en français, *une pratique basée sur les connaissances scientifiques*, est un peu lourde, le terme de **gestion éclairée** sera utilisé tout au long de ce manuscrit, tant cet adjectif signifie tout autant le fait d'être nourri par un ensemble de savoirs acquis que son caractère juste et pertinent, à l'image de l'avis éclairé que l'on demande à des proches pour prendre les décisions au quotidien. Cette gestion éclairée est déjà pratiquée dans une minorité de situations (Figure 10). Comment faire pour que la gestion éclairée se

démocratise et pour que les savoirs établis viennent majoritairement nourrir l’expérience personnelle dans les pratiques de gestion ? C’est la question posée par différents articles des années 2000 (Pullin and Knight 2001, Salafsky et al. 2002, Sutherland et al. 2004, Pullin et al. 2004). Leurs réponses se sont nourries du tournant opéré dans les pratiques médicales à partir des années 70.

Apprendre de l’« *evidence-based medicine* »

Au moment de la prise de conscience d’un écart existant entre les progrès de la recherche médicale et leur mise en pratique, celle-ci correspondait à un apprentissage par essai/erreur où chaque praticien développait sa propre expérience et ses connaissances, faites d’anecdotes, de dogmes, d’instincts et d’opinion personnelle. Sous l’influence de médecins-chercheurs comme l’épidémiologiste Archibald Cochrane, une modification durable des pratiques médicales s’est opérée par le partage des connaissances établies grâce à l’évaluation systématique des avantages et inconvénients de différentes thérapies alternatives (Pullin and Knight 2001, Sutherland et al. 2004). Ce partage a pu être réalisé au travers de **revues systématiques résumant à plusieurs niveaux de complexité les résultats de toutes les évaluations** de stratégies thérapeutiques, devenant alors accessible et compréhensible pour aider les médecins dans leur pratique quotidienne.

La construction d’une approche éclairée en gestion s’est donc basée sur l’historique du modèle médical (Pullin and Knight 2009). Après avoir i) reconnu le problème (les connaissances établies ne sont pas utilisées par les gestionnaires; Pullin and Knight 2001, Salafsky et al. 2002, Sutherland et al. 2004, Pullin et al. 2004), puis ii) identifié certaines de ses causes (littérature scientifique peu disponible et peu compréhensible, manque de temps aux gestionnaires pour en faire la synthèse ; Knight et al. 2008, Matzek et al. 2014), il a donc été proposé iii) d’établir des revues systématiques de l’efficacité des actions de gestion, de la même manière que les « résumés Cochrane » (<http://fr.summaries.cochrane.org/>) apportent aux médecins praticiens une vision claire et actualisée des thérapies les plus efficaces (Pullin and Knight 2001, Salafsky et al. 2002, Sutherland et al. 2004, Pullin et al. 2004).

Les revues systématiques en gestion de l’environnement

Une revue systématique consiste en une **recherche exhaustive** des résultats obtenus par un type d’action répondant à un même problème, puis en une **synthèse** de ces résultats résumant l’**efficacité de l’action étudiée** ainsi que le **niveau de certitude** acquis sur l’évaluation de cette efficacité (Stewart et al. 2005). Selon ces derniers auteurs, chaque revue doit poser une question spécifique constituée i) d’un objet (ils prennent l’exemple des landes à bruyères écossaises), ii) d’une pratique de gestion (différentes méthodes de brûlage) et iii) d’un objectif (augmenter la diversité floristique des landes). Pour être judicieuse, la question spécifique de la revue doit être définie en lien avec ou par les gestionnaires. Ensuite doit être réalisée une recherche exhaustive de

l'ensemble des effets des actions correspondant à la question posée, et ayant été publiées dans la littérature scientifique comme dans la littérature grise. Le caractère exhaustif de la revue est la clé de sa pertinence puisque toute revue souffre des biais inhérents à la publication de résultats, à savoir notamment la sous-représentation des résultats négatifs, absents ou inattendus. C'est aussi cette exhaustivité, en particulier dirigée vers la littérature grise, qui caractérise la revue systématique par rapport à une méta-analyse classique, puisque les mêmes méthodes d'analyses sont ensuite employées pour estimer une taille d'effet moyenne, le niveau de certitude associé ainsi qu'un certain nombre de corrections de biais possibles. L'estimation du niveau de certitude est déterminant pour identifier si d'autres études et davantage de données sont nécessaires pour apporter des conclusions claires et des recommandations utiles ; ce qui au passage correspond au message principal des revues systématiques faites jusqu'à présent. Et ainsi se révèle le compromis qui régit la rédaction des revues de ce type entre le choix d'une problématique simpliste facilement testable et exhaustive et la préférence pour la compréhension fine des mécanismes à l'œuvre, qui nécessite des études plus nombreuses, plus fines, et plus complexes (Stewart et al. 2005).

En guise d'exemple qui pourrait être utile à la suite de ce manuscrit, citons la revue systématique de Smith et collaborateurs publiée en 2010 sur l'effet du contrôle des prédateurs pour favoriser la reproduction des oiseaux nichant aux sols. Basé sur une première méta-analyse réalisée sur 20 études expérimentales de court terme (Côté and Sutherland 1997), cette revue révèle l'efficacité générale et significative du contrôle des prédateurs sur les performances reproductrices des espèces d'oiseaux considérées. Néanmoins, l'effet est moindre et plus incertain sur les abondances d'oiseaux après la reproduction et il n'est généralement plus observé à la reproduction suivante. Leur conclusion est que l'utilisation du contrôle des prédateurs à des fins de conservation sur le continent doit être mieux comprise avant d'être appliquée dans différents contextes. En attendant, la revue propose la protection des nids comme une alternative intéressante ayant fait ses preuves (Smith et al. 2010).

A l'image de l'exemple précédent, la rédaction et la publication des revues systématiques se sont développées depuis 10 ans sous l'impulsion de deux groupes britanniques : le *Center for Evidence-based Conservation* de l'Université de Bangor propose depuis 2007 une liste croissante de revues disponibles à tous (<http://www.environmentalevidence.org/>) et le *Conservation Science Group* de l'Université de Cambridge propose depuis 2004 une base de données permettant une recherche par mot-clé et une synthèse de la littérature à différents niveaux de complexité (<http://conservationevidence.com/>). Cette base de données a aussi été regroupée en revues systématiques publiées périodiquement et thématiquement (oiseaux, reptiles ...). A la suite de ces précurseurs, des institutions nationales et internationales ont développé leurs propres revues systématiques pour répondre à des problématiques publiques et assister des décisions politiques.

C'est le cas, en France, de la Fédération de Recherche pour la Biodiversité (FRB, <http://www.fondationbiodiversite.fr/>) et, aux Nations Unies, de l'*International Platform on Biodiversity and Ecosystem Services* (<http://www.ipbes.net/>), créée à l'image du Groupe d'expert Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC/IPPC) afin de synthétiser le savoir sur la crise environnementale. Pour répondre aux problèmes précédemment identifiés du manque d'accessibilité et de partage des connaissances scientifiques, **l'ensemble des revues systématiques publiées jusqu'à présent se définissent par leur libre accès sur Internet, leur concision et l'utilisation d'un langage partagé par tous.**

Evaluer l'apport des revues systématiques

Néanmoins, ce développement des revues systématiques a-t-il amélioré l'accès au savoir scientifique ? Discuter avec des médecins généralistes permet d'en douter pour la médecine car les synthèses sont réalisées par les agences de santé. Ce point devait donc être soulevé et mesuré pour rester en cohérence avec les principes d'une gestion éclairée. En supposant que les progrès récents aient réellement changé la donne, une meilleure accessibilité de la littérature scientifique devrait avoir augmenté son utilisation par les gestionnaires dans la prise de décision... à moins que ces derniers ne soient simplement pas intéressés voir réticents à incorporer des résultats de recherche dans leurs décisions. Pour tester cette hypothèse et son alternative, un questionnaire a demandé à 92 gestionnaires leur opinion sur 28 actions de gestion possibles (concernant la réduction de la préddation sur les oiseaux), avant et après avoir lu un résumé de la littérature (Walsh et al. 2014). Tous les participants ont modifié en moyenne 45% de leurs choix après avoir lu le résumé. De plus, 79% des gestionnaires qui n'ont pas changé leur avis utilisaient déjà l'option la plus efficace, suggérant que l'expérience personnelle jouait déjà un grand rôle (dans la corrélation entre l'efficacité d'une intervention et le fait qu'elle était utilisée). De plus, la forte incertitude autour de certaines pratiques, même efficaces, ne favorisait aucun changement, suggérant que les gestionnaires aient interprété correctement les résumés de littérature. Ces résultats semblent donc rejeter l'hypothèse alternative : les gestionnaires trouveraient pertinents ces résumés scientifiques et seraient volontaires pour changer leur pratique en conséquence. Ainsi, la stratégie d'**améliorer l'accès à la littérature apparaît bénéfique aux pratiques de conservation** (Walsh et al. 2014).

Il ne resterait plus qu'à développer le réseau de revues systématiques, avec une vraie communauté organisée par-delà les différents continents et impliquant des gestionnaires autour de leur problématiques respectives (Pullin and Knight 2009). L'efficacité des plans de gestion en serait grandement augmentée. Néanmoins, ce serait oublier que les connaissances scientifiques ne se produisent pas seules, et que les chercheurs de métier ne sont pas assez nombreux pour répondre à l'ensemble des besoins en évaluation.

iii. Et l'acquisition de connaissances par l'évaluation de la gestion

Les gestionnaires sont les principaux développeurs des connaissances acquises en gestion des espèces, grâce aux résultats des actions qu'ils mettent en œuvre. Or, comme nous l'avons déjà énoncé précédemment, une faible proportion d'entre eux semble avoir une idée précise de l'efficacité de leurs actions et une minorité serait enclin à utiliser les bases de la méthodologie scientifique (protocole, analyses statistique...) en vue d'améliorer leurs connaissances des systèmes qu'ils gèrent (Pullin et al. 2004, Cook et al. 2010, Matzek et al. 2014). A tel point qu'un des grands messages du *Millenium Ecosystem Assessment* édité en 2005 fut que « rares sont les analyses empiriques qui ont été rigoureusement développées pour évaluer les actions de conservation les plus communes » (Ferraro and Pattanayak 2006). Quelles sont les conséquences de ce manque d'évaluation que dénoncent les chercheurs comme les instances internationales ? Une autre manière de poser la question est la suivante :

Pourquoi est-il nécessaire d'évaluer les plans de gestion ?

Trois grandes raisons peuvent être énoncées :

1. En premier niveau, il y a une **demande croissante des financeurs pour une meilleure transparence des comptabilités**, avec un retour sur l'utilisation effective des crédits alloués et sur leurs effets observés par rapport à l'objectif fixé. En particulier, concernant l'incertitude autour du succès des actions de conservation, l'apport de connaissances préalables sur les effets de différentes interventions faciliterait l'investissement (Stem et al. 2005, Ferraro and Pattanayak 2006)
2. Ensuite, les fonds alloués à la gestion des espèces restent rares et limités malgré l'urgence croissante des besoins. Dans ce contexte, juger de l'efficacité des programmes est absolument nécessaire pour s'assurer que les fonds utilisés atteignent leur objectif et que la ressource limitée n'est pas gaspillée (Ferraro and Pattanayak 2006). En outre, si la mesure de l'efficacité d'une action s'accompagne de l'estimation de son coût relatif, une **optimisation de l'efficience des programmes** est envisageable de manière à ce qu'une même quantité de temps et d'argent bénéficie à plusieurs espèces menacées différentes (Naidoo et al. 2006).
3. Enfin, le principe proposé plus haut d'une gestion éclairée nécessite un ensemble de connaissances préalablement acquis sur les actions similaires ayant déjà été réalisées. De ce principe découle l'importance d'apprendre de chaque action réalisée pour améliorer les suivantes (Salafsky et al. 2002). **L'évaluation des actions menées est ainsi le deuxième pilier d'une gestion éclairée**, après l'apport des revues systématiques (Sutherland et al. 2004, Pullin et al. 2004).

Face à ce besoin d'évaluation, et suite à l'augmentation du nombre de programmes dans les années 90, les organismes financeurs (en majorité des agences environnementales institutionnelles) ont renforcé, à leur manière, les procédures d'« évaluation » par la rédaction de rapport visant à

vérifier que les actions projetées avaient bien lieu et qu’elles avaient les résultats escomptés. Depuis, une importante partie du temps de travail des gestionnaires est destinée à la description des investissements réalisés et à la collection d’indicateurs permettant de justifier que l’action financée se réalise comme prévue (temps passé sur le terrain, nombre d’oiseaux réintroduits, comptages... ; Margoluis et al. 2009). Cette nécessité de compte-rendu requise par les mécènes accapare aujourd’hui toute l’énergie des gestionnaires, percevant ces comptes-rendus comme une évaluation de leur activité propre. En conséquence, la réalisation de protocoles expérimentaux ou la collecte de données en vue d’être analysées postérieurement peut paraître superflues.

Il me faut alors mieux définir et expliquer ce que j’entends par évaluation dans ce manuscrit, car il semble exister une incompréhension entre ce que chercheurs, gestionnaires et financeurs entendent par évaluation des pratiques de gestion, incompréhension qui pourrait être à la base des problèmes dont nous discutons ici (*cf.* Tome IV Chapitre 4). Gardons déjà en tête qu’une évaluation peut se focaliser sur différents niveaux : de l’action singulière à l’ensemble des plans de gestion.

Définition de l’« évaluation » des actions de gestion

En gestion des populations, l’évaluation peut avoir plusieurs significations assez proches mais dont les portées sont différentes (Stem et al. 2005). Une évaluation peut consister en :

1. un **compte-rendu de l'action réalisée** afin de justifier auprès des financeurs que les investissements ont été conduits à bien et selon ce qui avait été défini (*cf.* paragraphe précédent). Dans les cas où les effets des actions sont relevés, sont uniquement observés des phénomènes (*e.g.* absence de mortalité anthropique, fréquentation d’une espèce sur un site restauré...). Il n’y a pas de questionnement sur les mécanismes à l’origine de ces phénomènes.
2. un **statut délivré à une espèce ou un écosystème** (*e.g.* menacé vs. peu préoccupant) ayant pour objectif d’« évaluer » l’état d’un système face aux menaces anthropiques et de prioriser en fonction les actions à mener. Il s’agit alors d’un constat de forme utilisant des indicateurs (*e.g.* nombre d’individus et tendance d’évolution, présence d’espèces indicatrices ...). Par définition, l’évaluation d’un statut (état observé) ne requiert pas une compréhension des causes d’un changement de statut, qu’il s’agisse d’une détérioration ou d’une restauration du système.
3. une **mesure de l’efficacité des actions** menées afin de pouvoir les améliorer par la suite ou les généraliser dans d’autres contextes. Cela correspond à une « étude d’impact », *i.e.* une étude technique visant i) à acquérir des informations permettant de prédire les effets attendus des actions envisagées, ii) à identifier succès et échecs de l’action réalisée selon l’objectif fixé et iii) à communiquer les découvertes et les recommandations qui en découlent au public approprié (Kleiman et al. 2000, Stem et al. 2005).

C'est à cette dernière acception que je ferais référence dans ce manuscrit. Celle-ci s'intéresse aussi bien à la substance d'un plan de gestion (ce qu'il cherche à atteindre, *e.g.* retrouver un minimum de 500 individus, réduire les densités par deux) qu'aux mécanismes par lequel il peut agir (*e.g.* bénéfice du nourrissage sur la reproduction d'une espèce, sensibilisation du public à sa présence...). Seulement, appréhender ces mécanismes n'est pas chose aisée, cela nécessite d'avoir en amont les idées claires sur les données minimum nécessaires à récolter (Kleiman et al. 2000, Stem et al. 2005). Or, la mise en œuvre d'un plan de gestion comprend tellement de facteurs (administratifs, financiers, personnels, techniques...) que la réflexion anticipée des protocoles d'évaluation scientifique est rendue difficile. Détaillons alors les tenants de la démarche scientifique d'évaluation et clarifions si possible ce qu'elle requiert comme étapes de raisonnement et comme méthodes. Je proposerai enfin deux exemples pour illustrer cette démarche :

La démarche scientifique d'évaluation des actions de gestion

1. L'évaluation commence par une **définition claire du problème, et des objectifs de gestion**, définitions qui doivent être partagées par tous les acteurs d'un programme (gestionnaires, techniciens, chercheurs, financeurs, élus locaux...). Il est nécessaire de définir aussi le résultat attendu, c'est-à-dire ce qui sera défini par la suite comme un succès ou un échec (Kleiman et al. 2000). Rappelons que ces définitions sont dépendantes des valeurs qu'y mettront les différents acteurs. Ainsi, la réalisation de ce premier point nécessite un vrai travail de débat, d'écoute et de compréhension au sein des participants. Ceci pourrait expliquer en partie l'absence commune d'objectifs clairs dans les plans de gestion.

2. Ensuite, l'évaluation requiert de **déplacer l'attention portée à la description des actions menées** (*inputs*, *e.g.* nombre de charniers alimentés) et des résultats observables (*outputs*, *e.g.* nombres de vautours observés sur les charniers) **pour s'intéresser à leur capacité à répondre à l'objectif** (*outcomes*, *e.g.* enrayer le déclin local de l'espèce ; Stem et al. 2005, Ferraro and Pattanayak 2006). Ce changement de pratique implique de pouvoir identifier les liens de causes à effets ainsi que les mécanismes qui font ce lien. Il s'agit par exemple de démontrer que l'augmentation de l'abondance en vautours a été permise par la mise en place des charniers et que cet effet s'explique par l'augmentation de la reproduction et la survie des oiseaux, ayant plus de nourriture disponible (cf. Tome II). De plus, l'identification de la causalité nécessite de **mettre en évidence d'éventuels effets confondants**, *i.e.* effets indépendants de l'action de gestion mais qui pourraient être responsables du résultat observé sans même que l'action n'ait eu lieu (Ferraro and Pattanayak 2006). Un exemple frappant est celui des aires protégées : elles correspondent souvent à des zones géographiques sans alternatives économiques qui seraient restées dans le même état faiblement anthroposé, sans système de protection légale. Pourtant, l'effet de la protection est

souvent considéré bénéfique car l'écosystème est dans un meilleur état à l'intérieur qu'à l'extérieur des zones protégées. Seul un choix aléatoire de zones protégées, et d'autres non protégées, permet d'évaluer les bénéfices de la protection légale (Andam et al. 2008). Dans le cas de la conservation des vautours, l'amélioration des effectifs pourrait être due à une amélioration des conditions climatiques en hivernage influençant la disponibilité en nourriture disponible (Grande et al. 2009). Les variations climatiques sont un exemple de variable exogène, c'est-à-dire indépendante du plan de gestion mais pouvant influencer son résultat. C'est pourquoi évaluer consiste fondamentalement à identifier des effets confondants qui n'ont pas été mesurés. D'où l'importance de **dépasser les simples corrélations observées pour comprendre les mécanismes impliqués**.

3. Ce dépassement requiert une **bonne utilisation des outils méthodologiques existants** (cf. paragraphe suivant). Typiquement, la réalisation de protocoles expérimentaux avec échantillonnage aléatoire et réPLICATION DES OBJETS soumis au traitement et des objets « contrôle » sans traitement constitue le *nec plus ultra* pour démontrer les relations de causalité. La mise en évidence rigoureuse de corrélation entre gestion et état du système constitue souvent une alternative (qui sera détaillée par la suite) à condition d'avoir identifié les effets confondants (Ferraro and Pattanayak 2006, Margoluis et al. 2009). Ensuite, il y a une importante réflexion à avoir sur le choix et la collecte des indicateurs de l'état du système et de l'effet des actions. Souvent focalisés sur l'état du système, les gestionnaires utilisent traditionnellement les mêmes indicateurs (diversité spécifique, variation des effectifs) alors qu'ils ne permettent pas toujours de mesurer proprement l'effet des actions. Par exemple, une mesure des interactions interspécifiques lorsque l'on travaille à l'échelle d'une communauté, est requise pour comprendre les modifications de l'état du système observé par ailleurs. De même, la collecte des indicateurs doit être faisable, appropriée et efficiente (Salafsky et al. 2002). Or, certains indicateurs utilisés usuellement peuvent demander un effort de terrain colossal alors que des alternatives moins coûteuses pourraient exister (e.g. estimation des densités de renards par comptages nocturnes vs. analyse appropriée des tableaux de prélèvements ; cf. Tome III). Enfin, en fonction de leur nature, l'évaluation des effets de la gestion nécessite d'utiliser des outils statistiques appropriés. En retour, ces statistiques conditionnent le choix comme la collecte des indicateurs (Ferraro and Pattanayak 2006). Par exemple, pour évaluer si un protocole de restauration d'un habitat après sa dégradation a permis qu'il soit recolonisé (e.g. Croak et al. 2013), une collecte des informations de présence/absence voir d'abondance en espèces nécessiterait la réalisation d'un protocole répétable entre zone contrôle, zone restaurée, en tenant compte de potentielles différences dans la détectabilité des individus.

4. En conséquence des deux points précédents apparaît la nécessité de **penser et planifier l'évaluation en même temps que les actions de gestion**. Ainsi, en parallèle de la décision collégiale autour de l'objectif de gestion et des actions envisagées, le protocole d'évaluation et son

objet doivent être décidés : souhaite-on évaluer l'utilisation du budget, l'activité des agents, la réalisation d'une action ou l'efficacité du programme à répondre à l'objectif ? Il convient aussi d'identifier clairement à quelles échelles de temps et d'espace l'évaluation s'appliquera. Elle peut s'intéresser à toute l'étendue spatio-temporelle du programme, de la même manière que des étapes d'évaluation à court et moyen terme peuvent être envisagées pour potentiellement mettre à jour les stratégies. Ainsi, le protocole d'évaluation, les outils adéquats puis la collecte de données doivent être entérinés au moment de la rédaction du projet.

En conclusion, on comprend que dès sa préparation, la réalisation d'un plan de gestion requiert d'avoir une approche pluridisciplinaire pour couvrir l'ensemble des aspects d'un programme : écologiques, statistiques, administratifs, économiques, sociaux... Cet aspect pluridisciplinaire est souvent la clé de réussite d'un plan de gestion en permettant de n'oublier aucun aspect fondamental (Kleiman et al. 2000; cf. Tome IV Chapitre 5). S'il on prend l'exemple du lien entre écologie et société dans la résolution des conflits Homme-prédateurs, de nombreux programmes se focalisent sur les résultats en terme de croissance du nombre de prédateurs sans s'attarder sur l'attitude négative de la population humaine à cet égard et sur les moyens de la transformer. Ce type d'oubli fondamental compromet souvent le succès à long-terme d'une gestion.

Les méthodes d'évaluation

Sur l'ensemble des méthodes quantitatives auxquelles s'intéresse ce manuscrit, on distinguera les méthodes expérimentales, quasi-expérimentales et non-expérimentales. Chacun de ces types est caractérisé par un degré de compromis différent entre la faisabilité d'un protocole sur le terrain et la puissance de la méthode à identifier effets et causalités (Ferraro and Pattanayak 2006, Margoluis et al. 2009). Jusqu'à présent, les demandes se sont focalisées vers des protocoles rigoureux permettant de renseigner les relations de causalité et les facteurs confondants. Comme cela a déjà été présenté, les **protocoles expérimentaux** avec situations « contrôles » et répliques choisis aléatoirement consistent le moyen le plus puissant de mesurer l'efficacité d'une action de gestion. Au minimum, l'action est appliquée sur un site et un autre site sert de contrôle (*Control-Impact design*). Ensuite, le suivi d'une variable mesurant l'état du système sur chaque site (e.g. estimation de la densité d'individus) est réalisé avant et après l'action, permettant ainsi de tester l'effet de l'action (*Before-After Control-Impact design ; BACI*). Répliquer cette expérience sur plusieurs paires de sites est nécessaire pour prendre en compte l'effet des particularités associées au site géographique et le distinguer de l'effet de l'action qui, elle, peut influencer tous les sites. Enfin, augmenter la fenêtre temporelle de mesures permet de tenir compte des variations interannuelles, et la surface des sites doit être définie pour correspondre à l'échelle des processus observés. Il y a donc toute une gamme existante de protocoles expérimentaux dans laquelle le gestionnaire peut choisir le niveau de finesse

ou de puissance nécessaire en fonction des ressources à sa disposition. En effet, la réalisation d'expérimentations rigoureuses à larges échelles est dans de nombreux cas difficile à mettre en pratique, même si elles peuvent être simplifiées pour s'ajuster aux ressources disponibles (*e.g.* inversement entre site traité et site contrôle faisant office de réplica). De plus, des raisons éthiques et/ou politiques rendent parfois difficile le choix aléatoire des sites où l'action est menée. La préférence tend généralement à la priorisation et le choix orienté vers les habitats/espèces/populations plus menacé(e)s. De même, le concept de la situation « contrôle » où aucune action ne doit être menée est souvent incompris, puisqu'il implique de ne pas agir, alors que l'état du système le suggère (espèce en déclin, habitat détruit...). Les situations expérimentales restent donc rares en gestion (Margolius 2009, Kelijn 2011 Geldman 2013; lire cependant González et al. 2006, Robbins et al. 2011: deux exemples de validation experimentale d'actions de conservation supplémentaires dans un sous-ensemble de groupes/territoires bénéficiant déjà d'action de gestion). Heureusement, il existe de nombreuses stratégies alternatives :

Les **méthodes quasi-expérimentales** constituent un intermédiaire en termes de coût comme de puissance. Il s'agit des nombreuses situations présentées précédemment où le choix des habitats/espèces/populations gérés n'est pas aléatoire mais bien dépendant de contraintes écologiques, politiques ou pratiques. Dans ces cas, il est nécessaire d'identifier les biais liés aux choix des objets gérés. Le meilleur exemple est celui de la définition des aires protégées précédemment discuté (*cf.* Ferraro and Pattanayak 2006). Il est possible de corriger les différences d'états entre les systèmes gérés et non gérés en mélangeant les données observables dans les deux situations, qu'elles soient potentiellement liées à la réalisation du programme (variable endogène) ou totalement indépendantes (variable exogène) afin de mettre en évidence des effets communs (temporels ou spatiaux) et pour mieux faire sortir les réelles différences de traitements. Il s'agit des méthodes de « *matching* » dont l'utilisation pour évaluer l'efficacité des aires protégées contre la déforestation est un bon exemple (Andam et al. 2008). Les auteurs montrent en effet que seulement 10% des forêts protégées auraient été détruits sans protection préalable. Sans prise en compte des biais dans le dessin des zones, les approches conventionnelles auraient surestimé ces bénéfices à 60%. Dans une étude à la méthodologie similaire, l'absence d'effet significatif des plans de conservation à l'échelle de l'Australie, a été montrée après avoir corrigé les biais dans la sélection non aléatoire des populations protégées en faveur des espèces charismatiques ou des situations ayant plus de chances de succès (850 espèces bénéficiant de plans de conservation sur les 1663 répertoriées en danger d'extinction ; Bottrill et al. 2011). A l'inverse, une analyse quasi-expérimentale de type *Before-After Control-Impact* (BACI) fortement répliquée utilisant les protocoles classiques, simples mais répétables, de suivis des populations d'oiseaux à l'échelle européenne (type STOC) montre des tendances à l'amélioration pour les espèces classées en

Annexe I de la Directive Oiseaux au sein de l’Union Européenne par rapport aux pays hors de l’UE et aux espèces de l’Annexe II (Donald et al. 2007).

Enfin, la majorité des évaluations jusqu’alors entreprises sont des **protocoles non-expérimentaux**, sans contrôle réel ni randomisation. Il s’agit notamment des suivis à long terme des systèmes gérés, impliquant l’analyse de séries temporelles (Margoluis et al. 2009). De par leur coût de mise en place relativement faible par rapport aux protocoles nécessitant contrôles et répliques, les suivis temporels des actions de gestion, avant, au cours et après leur réalisation, semblent la méthodologie la plus appropriée pour déterminer la relation entre une intervention et son effet, en tenant compte de la complexité du terrain et des contraintes multiples qui accaparent déjà les gestionnaires (Sanz-Aguilar et al. 2009: bon exemple de gestion éclairée utilisant un protocole de suivi avant/après pour démontrer l’efficience du contrôle selectif de goélands spécialistes dans la prédation des pétrels). En particulier, les systèmes écologiques gérés ont souvent une dynamique lente qui implique que les effets ne soient pas visibles de suite. Dans ces cas, les suivis temporels rendent compte d’éléments intermédiaires permettant de réajuster dans l’urgence les pratiques à différentes étapes de la gestion.

En résumé, puisque différents types de protocoles pouvant être adaptés aux ressources locales permettraient de relever les défis importants en gestion des espèces, ils devraient pouvoir être utilisés dans de multiples contextes où l’incertitude quant à l’impact des actions est grande (Geldmann et al. 2013). Il est important de rappeler ici qu’un facteur de succès résiderait dans la compréhension simultanée des mécanismes écologiques, économiques et sociaux. Or la récolte de données sur les fonts socio-économiques est souvent subordonnée aux données biologiques. Une amélioration des protocoles d’évaluation nécessitera une **plus forte collaboration entre compétences en sciences de la vie et en sciences humaines** (cf. Tome IV Chapitre 5). Ce dernier point, ainsi que les éléments discutés précédemment sur l’implication des différents acteurs d’un projet de gestion dans son élaboration, amène la question suivante :

Qui procède ou devrait procéder à l’évaluation des plans de gestion ?

Il semble que la majeure partie des plans de gestion procède à une **évaluation interne**, par des rapports d’activités et des suivis à court terme, réalisés uniquement par le gestionnaire administrant le plan de gestion (Kleiman et al. 2000). A l’inverse, tous les acteurs d’un programme devraient participer à l’évaluation interne. Si, comme cela a été discuté précédemment, l’évaluation doit s’intéresser à tous les aspects du plan (de la définition des problèmes, aux choix des méthodes, à l’identification des résultats et à l’acquisition de nouvelles connaissances), alors la participation à l’évaluation des différents acteurs d’un programme est le seul moyen pour chacun de partager son

expérience et de comprendre tous les aspects de la gestion, dans toute sa complexité. Et ce d'autant plus que chaque acteur possède une connaissance profonde et unique des aspects du programme qui le concerne directement. Les informations provenant des différents intervenants devraient être organisées puis résumées dans les rapports d'évaluation interne. L'information serait en retour disponible à tous les acteurs d'un projet, de manière claire et transparente.

En supplément de ces collaborations internes, des procédures d'**évaluation externe**, réalisées par des pairs extérieurs au programme (gestionnaires comme chercheurs), sont parfois envisagées (Kleiman et al. 2000). En effet, des avis extérieurs sont censés être moins affectés par les conséquences du plan de gestion en termes de sanctions ou de promotions, par les dogmes de pensée commune, par les conflits de personnes et d'intérêts. Pour autant, les éventuels évaluateurs externes doivent être conscients qu'un plan de gestion constitue l'investissement majeur de la vie professionnelle des gestionnaires. Ainsi, leurs critiques positives et négatives doivent être pesées, en connaissant les contraintes locales et les enjeux personnels.

Comme les deux procédés d'évaluation répondent à des questions et des contraintes différentes, un bon équilibre est à trouver entre les deux. Des réunions d'évaluation interne peuvent être fréquentes (par mois ou chaque année), plus ou moins informelles, en regroupant les différentes parties d'un programme. A l'inverse, l'évaluation externe est nécessairement moins fréquente (tous les 5 ans par exemple) mais peut-être plus formelle. Il faut néanmoins souligner l'importance cruciale que peut avoir le choix d'un référent dans le processus d'évaluation, aux capacités nécessaires de meneurs, comme de médiateurs, au jugement juste et impartial, et aux compétences à la fois suffisamment larges pour couvrir tous les aspects d'un plan de gestion et suffisamment pointues pour aller au fond de la spécificité du programme. Des personnes de ce type (à la fois gestionnaire et scientifique) pourraient être la clé de voute d'une émulation entre les acteurs d'un plan de gestion, rendant possible une gestion éclairée (*cf.* Tome IV Chapitre 5).

Deux exemples de gestion éclairée par la collaboration gestionnaire-chercheur

Ce dernier point amène l'idée qu'une collaboration active entre gestionnaires et chercheurs serait bénéfique à l'évaluation comme à l'amélioration et à la mise en œuvre de stratégies de gestion. Comme cette idée sera amplement discutée à la fin de ce manuscrit, je choisis ici de présenter deux exemples illustrant les bénéfices qu'apporterait une telle collaboration dans une grande majorité des situations réelles.

1. *Exemple de la conservation du faucon crécerellette (Catry et al. 2009):*

Le faucon crécerellette *Falco naumanni* avait subi un important déclin de ses effectifs sur l'ensemble de son aire de répartition, et en particulier en Espagne et dans le Sud-Est de la France. Par une analyse de la sélection d'habitat, une première étude scientifique (Franco et al. 2005) avait

montré que le manque de sites favorables à la reproduction était la contrainte majeure limitant la persistance de l'espèce. L'action de conservation principale choisie a alors été l'ajout de nichoirs artificiels. Si une mesure de la variation du nombre de reproducteurs aurait suffi pour évaluer l'impact des nichoirs par ailleurs assez évident (effectifs en hausse depuis les années 90), les auteurs en ont profité pour étudier d'autres contraintes ainsi que les mécanismes à l'œuvre de la reconquête, dans l'optique d'améliorer encore l'efficacité de l'action. Ils ont notamment estimé les taux de prédation, de compétition interspécifique et de dérangements humains. Grâce à cette récolte de données supplémentaires, ils ont montré que la taille des colonies espagnoles avait été augmentée par l'installation de nichoirs artificiels mais qu'elle restait fortement affectée par le taux de prédation au nid alors que les perturbations anthropiques n'étaient que ponctuelles. Ainsi, en plus de vérifier l'efficacité des nichoirs artificiels, les auteurs ont apporté des pistes pour améliorer les stratégies de conservation : i) tester différents types de nichoirs par rapport à la dissuasion de la prédation et ii) modifier les comportements de vandalisme par l'éducation. Enfin, les oiseaux apparaissent maintenant dépendant de l'installation de nichoirs artificiels, action qui peut s'avérer être très coûteuse à long terme. Il y a donc iii) nécessité de protéger un patrimoine ancien favorisant les sites de reproduction pour limiter la dépendance aux nichoirs.

2. Exemple de la conservation de la huppe dans le Valais suisse (Arlettaz et al. 2010):

La huppe fasciée *Upupa epops* était en forte régression dans les années 1990 dans la vallée du Rhône au cœur du Valais suisse. Ce déclin était vraisemblablement causé par la modification de l'habitat rural à l'échelle européenne avec la destruction du bocage. De manière similaire à l'article précédent, un premier article (Fournier and Arlettaz 2001) avait montré que le manque de site de reproduction est en réalité la cause principale du déclin, l'agriculture intensive ayant enlevé tous les arbres à cavité, contraignant les huppes à nicher sur les pentes et à venir chasser en plaine les criquets abondants. Cette étude se basait sur une étude du régime alimentaire, montrant l'importance des criquets et le coût supplémentaire des couples installés sur les pentes à venir rechercher la nourriture dans les plaines². Les auteurs avaient proposé deux types d'actions : à long terme, replanter des haies et à court terme, installer des nichoirs. Après une première étude pilote réalisée en 2000 par les chercheurs eux-mêmes montrant la colonisation immédiate des nichoirs posés dans les bâtiments agricoles de la plaine (moins sensibles à la prédation que les nids dans les arbres), le programme s'est développé avec l'appui des agriculteurs (la prédation des criquets, peste des maraîchers, représente un service écosystémique), et des financements de la chambre d'agriculture. S'en est suivie une installation massive de nichoirs dans toute la vallée et une

² Ce travail souligne au passage l'importance de ces études descriptives qui font la base de l'écologie et la source potentielle de stratégies de gestion, mais qui semblent passées de mode (Sandro Lovari, communication personnelle)

croissance par 6 de l'abondance des huppes jusqu'à saturation (90% du niveau prédict par la disponibilité en ressources). Cette évaluation du projet a été réalisée par un suivi des effectifs avant (par écoute) et après (par suivi de la reproduction) l'installation massive des nichoirs artificiels.

Selon les auteurs, leur travail est une démonstration que l'implication directe des scientifiques en collaboration avec les acteurs locaux permet des effets rapides et efficaces sur la conservation. Sans cet engagement, les mesures proposées n'auraient certainement pas vu le jour, puisque l'effet n'aurait pas été mis en évidence, ou, en tout cas, pas à cette vitesse, et n'auraient pas permis d'améliorer les actions.

Ces deux exemples montrent que la collaboration recherche-gestion permet de comprendre la réponse locale d'une espèce à un plan de gestion et d'étudier par la même des interactions potentielles entre les mesures implémentées et des facteurs externes hors de contrôle. En effet, en suivant l'impact de la gestion dans différentes situations, il est possible d'identifier l'efficacité de stratégies alternatives et de choisir la plus appropriée dans un contexte donné (Catry et al. 2009).

iv. Pour une gestion modulable des espèces

Cependant, un problème subsiste dans le fait que le contexte peut changer. Les conditions environnementales peuvent changer, les menaces anthropiques peuvent changer, de même que les rapports Homme-Nature face au problème posé. Ainsi, **une action de gestion efficace à un moment donné peut se révéler inefficace si le contexte est modifié**. En conséquence, notre compréhension des effets d'une gestion est souvent limitée, et notre capacité à les prédire sur le long terme comporte une grande part d'incertitude. Cette incertitude provient de quatre sources principales (Nichols et al. 1995): i) les variations environnementales incontrôlables générant des effets aléatoires sur l'état du système ; ii) un contrôle partiel de la gestion sur le terrain induisant un écart entre ce qui est demandé (*e.g.* quotas) et ce qui est réalisé (*e.g.* taux de prélèvements) ; iii) une connaissance partielle de la relation causale entre l'action réalisée et son effet (*e.g.* présence/absence de compensation) ; iv) l'erreur d'observation reflétant l'imprécision du suivi de l'état du système (*e.g.* erreur sur l'estimation des effectifs). Ayant alors conscience de ces différentes sources d'incertitude, il faut reconnaître qu'il est impossible de prédire avec certitude quels seront les effets d'une action dans un contexte différent (Sinclair et al. 2006). Pourtant, l'urgence d'agir implique de prendre des décisions sachant cette grande incertitude. Ainsi, pour ne pas foncer dans le mur, tout programme de conservation doit être modulable (Salafsky et al. 2002)

« *Adaptive management* » : la gestion modulable des populations

La notion de gestion modulable se veut la traduction du concept anglo-saxon de « adaptive management » initié dans les années 70³ (Salafsky et al. 2002, Sinclair et al. 2006 ch 15). Une gestion adaptive combine recherche et action. Elle repose sur **l'intégration des conclusions de l'évaluation dans l'actualisation du schéma de gestion**. Une traduction plus précise de l'anglais « adaptive » aurait été l'utilisation de l'adjectif « adaptatif » qui fait bien ressortir l'idée de devoir adapter les pratiques de gestion aux changements de contexte. Une gestion est adaptative si elle conserve avec le temps la possibilité d'être modifiée en fonction de l'amélioration de notre compréhension de la réponse du système à l'intervention ayant déjà eu lieu et celle en cours (Williams et al. 2002, Salafsky et al. 2002). Seulement, j'ai fait le choix d'utiliser par la suite l'adjectif « modulable », compréhensible car couramment utilisé par divers publics, évitant ainsi de développer une incompréhension autour de la notion fondamentale de gestion adaptive par utilisation d'un jargon scientifique. Il s'agit de **promouvoir un processus itératif, qui inclut à chaque étape des possibilités d'auto-évaluation ainsi qu'une volonté d'apprentissage progressif par le suivi des avancées scientifiques en la matière et la recherche *in vivo* des mécanismes à l'œuvre** (Kleiman et al. 2000, Salafsky et al. 2002, Stem et al. 2005). Une gestion modulable consiste alors à répéter inlassablement les propriétés d'une gestion éclairée dans une dynamique cyclique qu'illustre simplement la figure suivante :

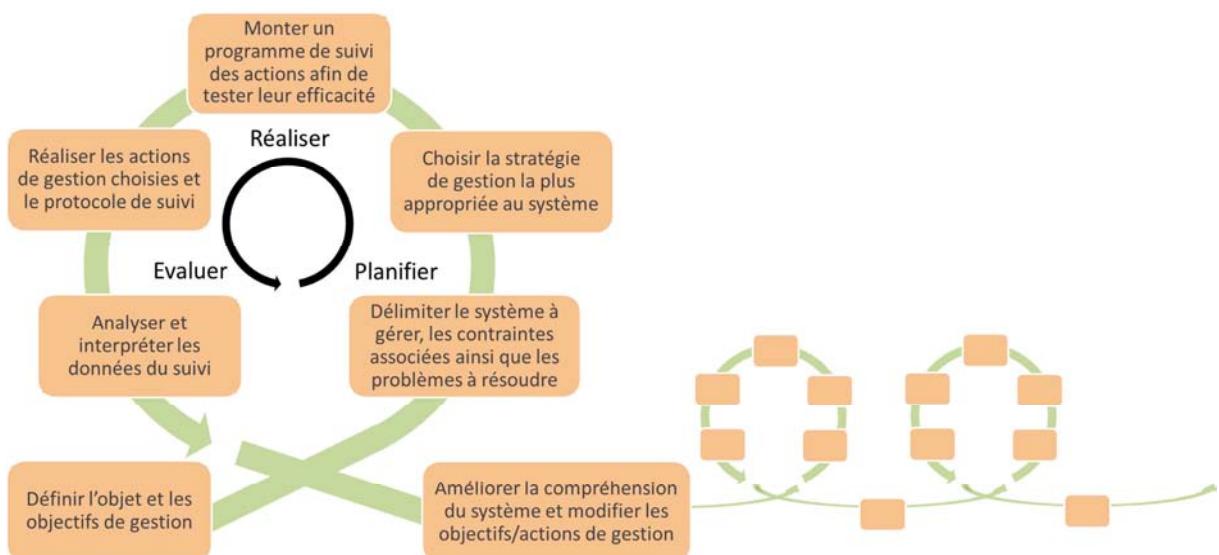


Figure 11 : Schéma de l'approche itérative de la gestion modulable (d'après Salafsky et al. 2001, Stem et al. 2005)

Une démarche scientifique explicite

Une lecture naïve de ce qui précède pourrait logiquement amener la question suivante : en quoi la gestion modulable diffère du simple bon sens à choisir ce qui marche le mieux ? Il semble que le **principe d'une gestion éclairée et modulable se distingue du bon sens par sa démarche**

³ C.S. Holling et C.J Walters sont les pères de cette notion. Se référer aux citations proposées pour en savoir plus.

scientifique *explicite* afin que le bon sens soit partagé par tous et que la longue démarche d'apprentissage par essai-erreur puissent être orientée vers le test d'hypothèse (Salafsky et al. 2001). D'après les auteurs s'étant intéressés à ces questions, il apparaît que cette démarche scientifique peut exister sous deux formes : i) une forme *passive* par laquelle les informations nécessaires à l'amélioration de l'action de gestion sont obtenues par le suivi automatique des actions réalisées et donc relèvent d'un sous-produit de l'action de gestion préalablement décidée et en cours de réalisation ; ii) une forme *active* qui se caractérise par la mise en place en amont des protocoles visant à confirmer ou invalider des hypothèses préalablement formulées sur l'impact des actions proposées (Williams et al. 2002, Sinclair et al. 2006, McCarthy and Possingham 2007). Cette gestion modulable proactive (ou "active adaptive management", terme proposé par C.J. Walter) insiste donc sur la construction préalable d'un modèle conceptuel initial permettant de faire émerger les représentations de chacun et les problèmes qui vont être rencontrés, afin d'identifier les objectifs de gestion ainsi que l'ensemble des hypothèses à tester sur le fonctionnement du système et sa réaction à la gestion (Salafsky et al. 2001). Ensuite, le principe consiste à **utiliser plusieurs modèles candidats à discriminer, parmi ce bouquet de modèles en compétition, la décision la plus efficace dans un contexte donné, c'est-à-dire, le meilleur modèle de gestion à un temps donné** (Nichols et al. 1995, Williams et al. 2002, Sinclair et al. 2006). Cette façon de tester en permanence des modèles en compétition implique l'idée intéressante qu'il existe **plusieurs chemins possibles pour réaliser un même objectif de gestion**.

Pour éclaircir cette notion de gestion modulable active, il convient d'en présenter un des rares exemples de mise en pratique réelle sur le terrain. Il s'agit par ailleurs du premier projet de gestion d'envergure à s'en être inspiré officiellement. Il s'agit de l'établissement des quotas de chasses annuelles d'oiseaux d'eau (principalement oies et canards) à l'échelle du continent Nord-américain (Nichols et al. 1995, 2007, Williams et al. 2002). Cet exemple a déjà été utilisé en amont pour illustrer les principes de la gestion de la faune sauvage. A partir des années 50, les quotas étaient relevés quand les effectifs croissaient, et inversement, ils diminuaient si les effectifs baissaient. Le résultat de cette approche, exemple de gestion modulable passive, permit une stabilisation relative des effectifs de colverts ayant évité la surexploitation de l'espèce (Figure 12.A). Pour aller plus loin, des chercheurs collaborant au projet ont proposé en 1995 d'opter pour une gestion modulable active où les quotas annuels seraient basés sur la qualité d'un modèle prédictif à la saison précédente. Ils ont proposé quatre modèles résument deux effets potentiels encore mal discriminés de la chasse sur les paramètres de survie (mortalité additive ou compensatoire) et de reproduction (rétroaction négative faible ou forte de la densité). A mesure de l'avancée du suivi, les données récoltées ont donné plus de poids à certains modèles (Figure 12.B).

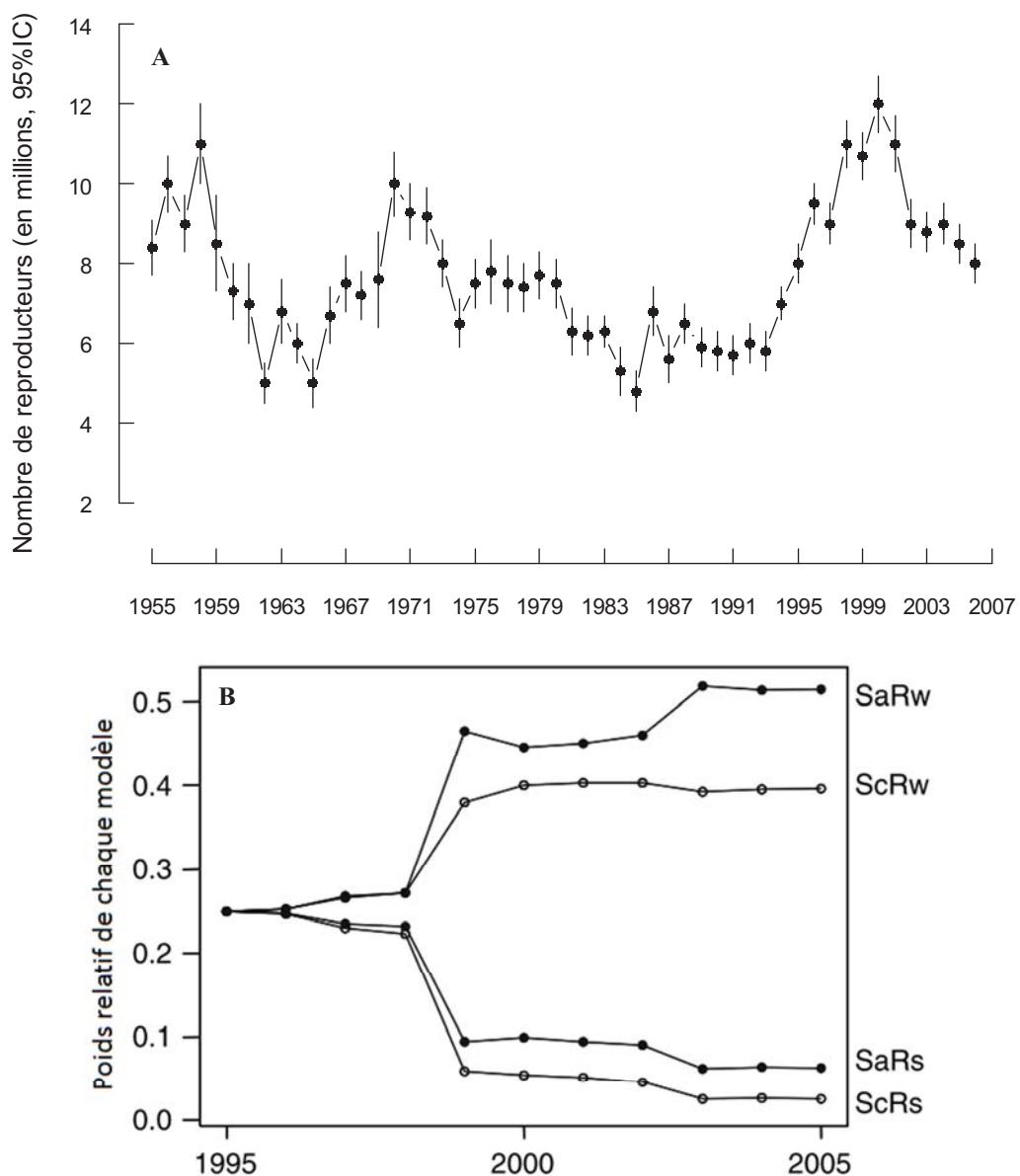


Figure 12 : Un exemple de gestion modulable, la régulation de la chasse au canard colvert (*Anas platyrhynchos*) en Amérique du Nord. En A, variations sur 50 ans du nombre de colverts reproducteurs, établies par un suivi intensif des marécages suivant des tronçons préétablis. En B, évolution sur 10 ans des poids relatifs de quatre modèles compétitifs décrivant la dynamique de la population : SaRw mortalité additive et reproduction peu influencée par la densité de population, ScRw, mortalité compensatoire et reproduction peu influencées par la densité, SaRs mortalité additive et reproduction fortement affectées par la densité et ScRs mortalité compensatoire avec une reproduction fortement affectée par la densité. Plus un modèle a un poids élevé, mieux il est supporté par les données du suivi (d'après Nichols et al. 1995, 2007).

Grâce à une meilleure compréhension du système à partir de 2000, les pratiques de chasse ont été réorientées. Le changement de tendance sur la figure 12.A correspond à ce changement de pratique, qui évoluera encore selon l'évolution de l'abondance en colverts (et l'objectif initial fixé par les gestionnaires qui est de maximiser la quantité de prélèvements sur le long terme).

L'intégration des coûts humains et financiers

Enfin, le choix de la meilleure stratégie de gestion dépend aussi des coûts humains et financiers de chaque stratégie (suppression des menaces pesant sur les individus, restauration des

habitats, réalisation de suivi de population, acquisition d'espaces à protéger, dommages collatéraux de la conservation à l'économie de marché tout comme les opportunités économiques rendues impossibles...). Or, de nombreux auteurs s'inquiètent d'un certain échec quant à l'intégration du coût des opérations dans la prise de décision. La plupart des plans de gestion ne tiendrait pas compte du rapport coût/bénéfice, par manque de compétence et d'intérêt en économie, voire même pour une question de valeur à ne pas laisser l'économie gérer la protection des espèces (Naidoo et al. 2006, McCarthy and Possingham 2007). Pourtant, d'importants bénéfices pourraient être faits avec des actions de gestion réalisées à moindre coût et donc profitant à d'autres systèmes. Deux principaux éléments peuvent tout de suite être mis en valeur : i) la **notion de saturation** : protéger une certaine partie du système peut avoir un coût très faible alors que vouloir tout protéger fait exploser la tirelire. ii) la **notion de priorisation** : la variabilité spatiale des coûts de gestion peut être très importante et prioriser les zones à moindres coûts permettrait d'en protéger plus pour le même bénéfice final (Naidoo et al. 2006). Une importante avancée pour améliorer l'efficience des pratiques de gestion serait donc l'intégration de la variation des coûts et des bénéfices dans la programmation des actions de gestion.

C'est pourquoi une gestion modulable et efficiente implique de nombreux défis conceptuels à relever quant aux mécanismes de prise de décision en fonction des connaissances acquises sur un système, du niveau d'incertitude et du coût relatif des différentes alternatives, tout cela à un moment donné et dans un contexte précis. La prise de décision optimale peut avoir recours à une approche théorique de modélisation, elle aussi modulable, permettant d'identifier à chaque instant la décision la plus adaptée parmi un ensemble d'alternatives (McCarthy and Possingham 2007).

Alors que ces avancées techniques paraissent des plus utiles à la gestion de l'environnement, rares sont les études indépendantes qui les appliquent concrètement. De nos jours, une approche modulable semble être pratiquée par quelques agences internationales (IUCN, WWF) mais l'ensemble de la communauté gestionnaire manque encore d'un réel intérêt pour la compréhension des processus écologiques en réponse aux actions, par manque de temps et de ressources. En outre, les enquêtes sur l'agenda de recherche proposées par les gestionnaires, montrent que les méthodes de prise de décision sont moins attendues que des connaissances de bases en écologie. Ceci permet d'expliquer que, si le principe de gestion modulable date des années 70, il n'a seulement été testé en pêcherie et en gestion de la faune sauvage dans les années 90 et qu'il ait du mal à percoler dans le milieu de la conservation. C'est pourquoi depuis une dizaine d'années, de nombreux auteurs ont ressenti le besoin de rappeler les enjeux et les intérêts majeurs de la gestion modulable lors de leur demande pour une gestion éclairée (Kleiman et al. 2000, Salafsky et al. 2002, Stem et al. 2005).

Chapitre 3 — L'étude de la dynamique des populations : un outil précieux à l'évaluation de la gestion des espèces animales

i. Introduction à la dynamique de population⁴

Jusqu'à présent, l'introduction de mon travail de thèse comprenait de nombreuses références à la dynamique des populations animales, aux variations des taux de survie, de fécondité et à l'importance des suivis de populations pour mettre en évidence ces variations. Dans la première partie de l'introduction, ces variations de dynamique ont pu être comprises comme des conséquences des menaces liées à l'anthropisation, et la compréhension de cette dynamique s'est montrée cruciale pour établir des stratégies de gestion des espèces. Ensuite, la deuxième partie a annoncé l'importance des suivis de populations dans l'évaluation requise des actions de gestion, au travers de l'identification des effets de ces actions sur la dynamique des populations gérées. L'enjeu de la présente partie est alors d'introduire auprès des lecteurs naïfs le vocabulaire, les concepts et surtout les méthodes d'étude en dynamique des populations. Il ne s'agit en aucun cas d'une revue exhaustive de cette discipline mais plutôt de présenter auprès des lecteurs mieux initiés les briques élémentaires nécessaires que j'ai utilisées pour construire et développer l'ensemble de mon travail.

Etudier la dynamique des populations d'êtres vivants, c'est **comprendre les variations de leur abondance en individus (ou effectif N) d'une espèce et les causes de ces variations**. Rappelons dès à présent qu'une population correspond à tous les individus d'une même espèce (unité biologique) se trouvant dans un lieu donné (unité spatiale) à un moment donné (unité temporelle). Des exemples de populations seraient les chamois du massif du Vercors, les monarques de l'île de Tahiti, ou encore le peuple de France métropolitaine (Figure 13). Dans ce dernier cas où les individus d'une espèce sont distribués de manière homogène sur tout un continent, identifier une unité spatiale n'est pas aisé. Définir une population procède alors de l'arbitraire (et de l'administration dans le cas humain) ou bien de l'identification de l'**unité génétique** des individus partageant la même unité spatiale, relativement isolés d'autres (*cf.* Figure 7 sur les populations de *Rana dalmatina*).

Les concepts de dynamique de populations ont été fondés par l'étude des peuplements humains. Le terme **démographie**, « écrire le peuple », est d'ailleurs souvent utilisé comme son synonyme. C'est donc naturellement que j'aborderai ici les idées clés de cette discipline à partir de l'exemple des données de recensement de la population française de métropole depuis 1900 (Figure 13). Les recensements humains permettent d'avoir une idée précise et exhaustive des constituants

⁴ Les lecteurs désireux d'approfondir leur connaissance en dynamique des populations pourront dans un premier temps se référer au livre de Claude Henry (2001).

de la dynamique de leurs populations, en particulier des effectifs. La population française a fortement cru depuis 1945 après avoir été affectée par les deux guerres mondiales de 1914-1918 et 1939-1945. Le **taux de croissance** annuel de la population correspond au rapport entre deux effectifs consécutifs. Une croissance est donc caractérisée par un taux de croissance supérieur à 1 ; c'est le cas à partir de 1945 (Figure 13). Cette illustration montre visuellement que le taux de croissance d'une population dépend du solde naturel et du solde migratoire :

Le solde naturel est la différence entre le nombre de naissances au cours d'une période (souvent l'année civile) et celui des décès. Un solde positif favorise l'augmentation de l'effectif, comme c'est le cas en France depuis 1945 où l'excès de naissances sur les décès conduit à une dynamique croissante d'environ 4 millions de Français supplémentaires tous les 10 ans. A l'inverse, le solde naturel était négatif lors des deux guerres mondiales où certes les décès avaient augmenté mais les naissances avaient aussi fortement diminué. La dynamique de la population dépend donc des taux de natalité et de mortalité.

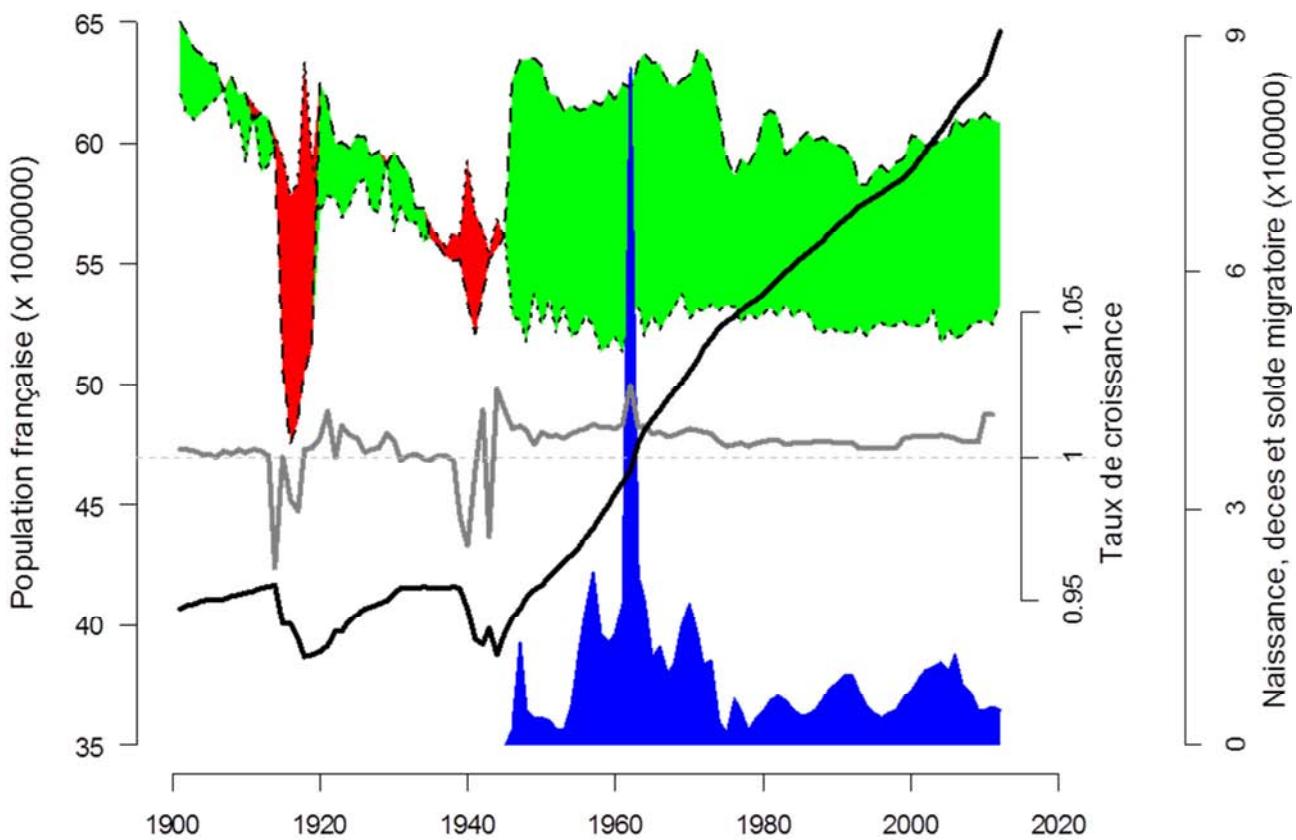


Figure 13 : Introduction à la dynamique de population à travers l'exemple des données de recensement en France métropolitaine depuis un siècle. La ligne pointillée indique le nombre annuel de décès et la ligne en tiret celui des naissances. L'écart entre ces deux nombres, le solde naturel, est vert lorsque positif, rouge si négatif. La courbe bleue correspond au solde migratoire dont les données sont disponibles depuis 1946 uniquement. Enfin, la ligne entière et noire représente la variation de l'effectif de la population française, et la ligne grise le taux de croissance associé.

Le **taux de natalité** correspond au rapport du nombre de naissances sur la taille de la population pour une période donnée. Ce taux est lié à la **fécondité**, définie chez *Homo sapiens* par le nombre d'enfants par femme. Il correspond au succès reproducteur d'un animal au cours de sa vie (*Lifetime reproductive success*). Chez les autres vertébrés, la fécondité est classiquement mesurée annuellement. Le **taux de mortalité** est la proportion de décès dans la population, toutes causes de mortalité confondues. L'analyse des causes de mortalité permet d'affiner ce paramètre en calculant des taux de mortalité naturelle (prédatation, maladie...) ou anthropique (pêche, chasse, collision...).

Le **solde migratoire** est la différence entre le nombre d'immigrants et celui des émigrants. La figure 13 montre un pic du solde migratoire dans les années 60 ayant favorisé la croissance de la population française. La dynamique des populations est donc aussi liée aux taux d'immigration et d'émigration. Le **taux d'immigration** (resp. **d'émigration**) est la proportion du nombre d'immigrants (resp. émigrants) arrivés (resp. partis) sur une période donnée par rapport à la taille de la population.

Ainsi, la dynamique d'une population (et son taux de croissance annuel λ) dépend des 4 paramètres démographiques précédemment explicités, les taux⁵ de natalité, de mortalité, d'immigration et d'émigration, selon la relation suivante (ces taux sont exprimés en pourcentage) :

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t + \text{Naissances} - \text{Décès} + \text{Immigrants} - \text{Emigrants} \\ &= (\text{Natalité} - \text{Mortalité} + \text{Immigration} - \text{Emigration}) * N_t \end{aligned}$$

Alors $\lambda_t = N_{t+1}/N_t = \text{Natalité} - \text{Mortalité} + \text{Immigration} - \text{Emigration}$ **Equation 1**

Maintenant, précisons qu'il existe deux approches majeures pour étudier la dynamique des populations. Une **première approche, appelée phénoménologique** (ou unidimensionnelle) s'intéresse uniquement aux résultats de ces processus démographiques, c'est-à-dire aux variations du taux de croissance. Elle nécessite seulement l'estimation du nombre d'individus présents chaque année, constituant un indice intégrateur de tout ce qui se passe dans la population. Ensuite, il est possible de comprendre les facteurs qui impactent le taux de croissance via des analyses de régression ou la résolution d'équation différentielle. C'est ce type d'étude qui, très tôt, a révélé les interactions complexes entre la taille d'une population et son taux de croissance. En effet, l'installation d'une population dans un nouvel environnement (comme l'introduction de la perruche à collier en Europe) se caractérise souvent par une croissance rapide et exponentielle où le taux de croissance est constant. Au bout d'un certain temps, le taux de croissance diminue progressivement alors que la population continue de croître. Enfin, la croissance d'une population sature et se stabilise. Ainsi l'augmentation de l'effectif peut avoir un impact négatif sur le taux de croissance. Il

⁵ Les taux présentés ici sont bruts, ils concernent indistinctement les individus de toutes classes (âge et sexe). Comme nous le verrons par la suite, l'estimation de ces taux par âge ou par sexe est souvent plus précise et plus intéressante.

s'agit d'un **mécanisme de rétrocontrôle de la densité**, communément appelé **densité-dépendance** par anglicisme. Un habitat donné ne pouvant supporter plus d'animaux qu'il ne dispose de ressources, sa **capacité d'accueil est ainsi définie par l'effectif vers lequel se stabilise une population en l'absence de contrainte autre que celle des ressources limitées**.

Comme cela a déjà été présenté, le diagnostic du statut des populations est très utilisé en gestion pour savoir si une population est en déclin ou bien stable, si les actions menées ont un impact... Néanmoins, nous avons aussi abordé le fait que ce statut n'informe que faiblement le choix entre des stratégies alternatives de gestion. C'est pourquoi une deuxième approche est plus majoritairement recommandée pour comprendre ce qui influence la dynamique d'une population. Cette **approche mécaniste** correspond à l'estimation des quatre paramètres démographiques, avant d'analyser leur contribution relative au taux de croissance. Par exemple, cette approche permet de comprendre le rétrocontrôle de la densité sur le taux de croissance. L'augmentation de l'effectif implique une réduction de la survie et de la reproduction des individus car ils entrent en compétition pour les ressources limitées. Qualifié de **rétrocontrôle compensatoire ou compensation**, cet effet est un processus majeur dans la réduction de l'impact de perturbations anthropiques ou environnementales sur une population. En effet, quand une perturbation réduit la densité de population en éliminant quelques individus, les rescapés, libérés d'une part de l'effet négatif de la densité, peuvent utiliser les ressources du milieu d'une meilleure façon que si la perturbation n'avait pas eu lieu. En conséquence, les taux de survie et de natalité augmentent, alimentent le taux de croissance et tamponnent ainsi l'effet de la perturbation (Péron et al. 2012, Herrando-Pérez et al. 2012b). On devine tout de suite les applications fondamentales que peut avoir ce processus en gestion des populations. Ainsi, l'approche mécaniste permet de comprendre en profondeur le fonctionnement de la dynamique des populations et d'en tirer des conséquences en gestion.

Cependant, si les méthodes de **recensement** des populations humaines permettent de mesurer de manière exacte l'ensemble de leurs paramètres démographiques, rares sont en nature les cas où des mesures directes et exactes sont possibles car il faut connaître toute la population ! C'est le cas, par exemple, des mésanges charbonnières *Parus major* du bois de Wytham près d'Oxford grâce à ~1000 nichoirs (Clobert et al. 1988). De tels cas sont possibles uniquement pour de **faibles effectifs, répartis sur des échelles spatiales restreintes, et quand les individus sont facilement détectables**. Ces conditions ne sont pas satisfaites pour l'immense majorité des populations étudiées. Les paramètres démographiques ne peuvent alors qu'être estimés, en utilisant un **plan d'échantillonnage** représentatif de la population et des modèles statistiques tenant compte des problèmes de détection.

ii. Le suivi des populations animales

Mesurer les effectifs

De manière générale, les suivis de populations se focalisent sur l'estimation de l'effectif absolu mais sont contraints par la faisabilité de cette mesure. Dans certains cas, cette mesure absolue de la taille de la population est rendue possible en se focalisant sur une portion de la population qui intervient activement dans la dynamique par la reproduction, à savoir les adultes reproducteurs. Ce suivi du nombre de couples reproducteurs est très courant chez les oiseaux, dont de nombreuses espèces forment des couples territoriaux et fidèles à leur partenaire comme à leur site de reproduction. C'est la méthode utilisée chez les grands rapaces où les couples reproducteurs sont beaucoup plus faciles à suivre que les individus erratiques. Dans le cas des petites populations, comme celles d'aigles de Bonelli ou de vautours percnoptères du Sud-Est de la France, un suivi *a priori* exhaustif des couples reproducteurs permet de donner un proxy absolu de la taille de population (respectivement de 30 et 17 couples en 2013 ; données Cécile Ponchon ; cf. Tome II).

Quand ce type de suivi n'est pas envisageable, l'estimation de l'effectif reste néanmoins possible en utilisant des **protocoles d'échantillonnage rigoureux**, souvent constitués de plusieurs observations successives suivant les mêmes parcours définis aléatoirement et dans les mêmes conditions d'observation. Nous ne détaillerons pas ici la diversité des plans d'échantillonnage existants. Souvent, la variation du nombre d'observations entre deux sessions très rapprochées est utilisée pour estimer la détectabilité et corriger ainsi le nombre de contacts (cf. Tome III). L'objectif recherché est souvent la détection de tendances dans les variations d'effectifs (déclin d'espèce à enjeu de conservation, explosion démographique d'une espèce invasive). Pour cela, nul besoin de mesure absolue des effectifs. Une mesure relative suffit, si et seulement si ce protocole est **répété à l'identique chaque année, et standardisé sur une échelle spatiale assez grande**. Un exemple type est celui du STOC (Figure 5). De manière générale, le type de suivi choisi pour estimer les variations d'abondance doit être choisi de façon à être le mieux adapté au problème considéré et au budget à disposition.

Mesurer la reproduction

Chez les vertébrés, différentes méthodes permettent d'estimer le taux de natalité d'une population selon l'espèce considérée (suivi des pontes et des oisillons au nid chez les oiseaux, écographie après capture ou observation post-parturition chez les Mammifères...). Selon la précision et l'intensité du suivi, **de multiples traits de reproduction peuvent être renseignés** : âge de première reproduction et fréquence de reproduction pour un individu, probabilité de reproduction et taille de portée à une année donnée, succès de l'élevage... La combinaison de ces traits influence le taux de natalité de l'ensemble de la population. Dans la majorité des cas, la mesure de la

reproduction se limite à la **mesure globale de la fécondité**, classiquement définie chez les oiseaux par le nombre de jeunes à l'envol par couple. Ce type de suivi a permis de mettre en évidence l'effet néfaste des pesticides sur le succès reproducteur d'oiseaux comme le faucon pèlerin (Figure 6).

Dans l'exemple des suivis de populations de grands rapaces, de nombreux bénévoles patrouillent les sites d'étude et répertorient les couples ayant établis un territoire et construit leur nid. Ces aires connues sont ensuite visitées régulièrement au cours de la saison de reproduction pour connaître le nombre d'œufs pondus, la date de l'éclosion, le nombre de poussins éclos et le nombre de poussins ayant quittés le nid. L'ensemble de ces mesures permet d'estimer la combinaison de probabilités successives qui déterminent *in fine* le succès reproducteur : probabilité d'avoir un territoire et un partenaire, probabilité de réussir à pondre suivant la disponibilité en ressources et l'expérience de la femelle, probabilité d'éclosion liée à la qualité de la couvaison puis probabilité d'envol liée à la qualité du nourrissage. L'analyse de 602 événements de reproduction d'aigles de Bonelli réalisée par Thibaut Couturier et Aurélien Besnard (EPHE, CFE-CNRS) a montré que la probabilité de ponte dépendait de l'âge et de l'expérience des parents (données non publiées). De même la productivité (nombre d'envol par couple ayant pondu) était aussi liée à l'âge des parents. Par contre, la probabilité d'éclosion et le succès d'envol était corrélé au maximum enregistré de précipitations au mois de Mai. Ainsi, le suivi de la reproduction d'une espèce menacée et gérée comme l'Aigle de Bonelli montre que la fécondité est déterminée à la fois par des facteurs intrinsèques (qualité des reproducteurs) et extrinsèques (climat défavorable). Comme cela sera détaillé plus tard, ce type d'informations est très utile pour prédire la viabilité des populations dans différentes conditions, en particulier différents scénarios de gestion.

Mesurer la mortalité

En dehors des populations humaines et des populations d'organismes à vie fixée (végétaux, cnidaires, bryozoaires...), l'estimation la plus commune du taux de mortalité repose sur **l'identification et le suivi d'individus capturés, marqués, relâchés puis suivis tout au long de leur existence** (protocole de **Capture-Marquage-Recapture**, CMR). Aujourd'hui les méthodes de marquage les plus courantes sont le baguage chez les oiseaux, les colliers VHF ou GPS pour les mammifères et les puces électroniques pour les plus petits animaux, micromammifères notamment.

Le protocole CMR par baguage permet d'estimer chez les oiseaux les taux de survie (complémentaire des taux de mortalité ; Lebreton et al. 1992). Il consiste généralement en des sessions de captures espacées d'un an (Figure 14). A chaque session, un oiseau marqué peut être recapturé (1) ou pas (0) et au fil des ans sont construits les histoires de capture de chaque individu, comme une succession de 1 et de 0. La zone d'étude étant limitée, ne pas recapturer un individu au cours d'une session peut signifier : i) qu'il était présent mais qu'il a été manqué, ii) qu'il est mort ou

iii) qu'il est parti de la zone d'étude (qu'il a émigré). Ainsi, la probabilité d'observer une certaine histoire de captures est liée aux **probabilités de survie et de recapture** annuelles. Si un individu a émigré temporairement et qu'il est recapturé par la suite, son absence serait intégrée dans la probabilité de recapture, mais s'il est parti définitivement, alors son absence intégrera le taux de mortalité. Dans ce contexte, la probabilité de survie estimée est donc celle d'une **survie locale ou apparente** qui regroupe la probabilité d'avoir survécu et celle de ne pas avoir quitté la zone d'étude. De la même manière, ce modèle d'estimation des taux de survie, appelé modèle CJS (initiales de ces concepteurs Cormack, Jolly et Seber) requiert de présupposer que les individus marqués ne perdent pas leur marque, qu'ils ont tous les mêmes probabilités de recapture et de survie et que les événements de capture sont indépendants. Enfin, les probabilités de recapture et de survie peuvent être estimées en calculant pour quelle combinaison de paramètres $[\phi_i, p_i]$ la vraisemblance d'obtenir les données du suivi, c'est-à-dire les histoires de captures, est maximale. Cette vraisemblance se calcule connaissant le nombre d'histoires de captures de chaque type. Par exemple (Figure 14), si 5 oiseaux ont vécu une histoire de capture du type « 1010 », 20 oiseaux le type « 1110 », 5 oiseaux le type « 1001 » et 10 oiseaux le type « 1011 », alors la vraisemblance du jeu de données obtenu est :

$$L = (\phi_1(1 - p_2)\phi_2p_3\phi_3(1 - p_4))^5 + (\phi_1p_2\phi_2p_3\phi_3(1 - p_4))^{20} + (\phi_1(1 - \phi_2)\phi_2(1 - p_3)\phi_3p_4)^5 + (\phi_1(1 - p_2)\phi_2p_3\phi_3p_4)^{10} \quad \text{Equation 2}$$

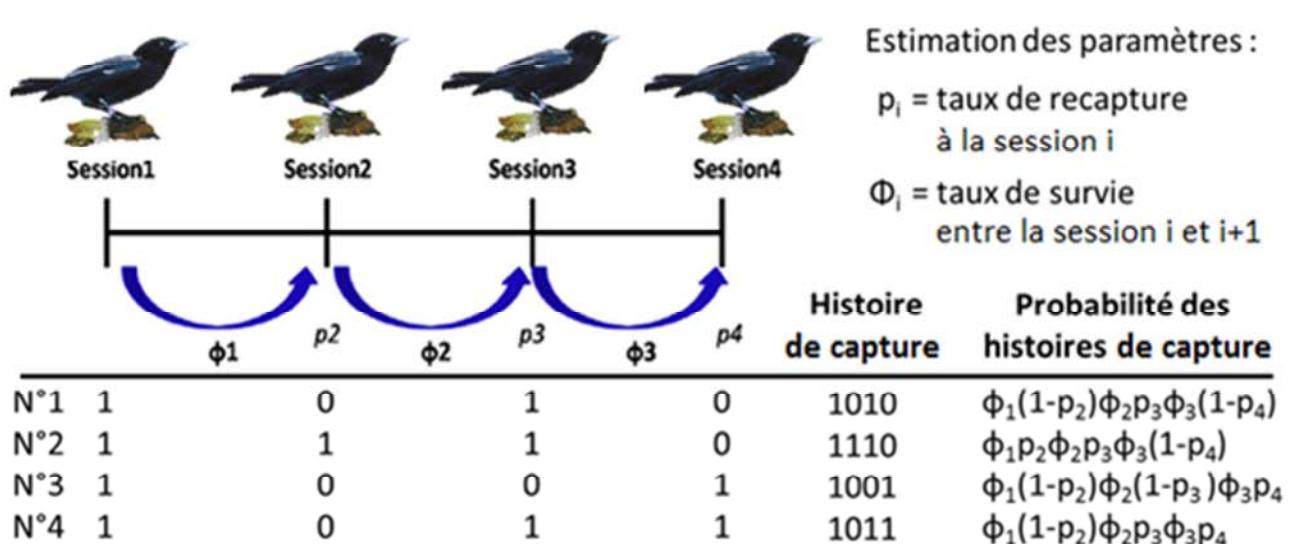


Figure 14 : Principe de l'estimation des taux de survie par Capture-Marquage-Recapture (d'après Jean-Pierre Moussus, ENS Lyon) avec l'exemple du Monarque de Tahiti.

Certaines des hypothèses du modèle CJS peuvent être levées, notamment si le modèle est paramétré de manière à estimer des probabilités de survie différentes entre des groupes d'individus (de même âge, de même sexe) ou des probabilités de recapture différentes dans le temps (probabilité de capture différente de la recapture pour tenir compte des individus ayant mémorisé la capture et devenant craintif ou attiré par la recapture ; Lebreton et al. 1992). La stratégie est alors de

mettre en compétition différentes paramétrisations du modèle et de sélectionner celle qui explique le mieux les données relativement à sa complexité. Classiquement, les logiciels d'analyse des données CMR utilisent le critère d'Akaike (AIC) qui a pour équation :

$$AIC = -2\ln(L) + 2k \text{ avec } k, \text{ le nombre de paramètres du modèle} \quad \textbf{Equation 3}$$

Le meilleur modèle, qui maximise la vraisemblance pour le minimum de paramètres, a le plus faible AIC. C'est un critère de parcimonie (Burnham and Anderson 2002).

Dans le cadre d'une collaboration avec la Société ornithologique de Polynésie (SOP Manu) qui se charge de la conservation des oiseaux endémiques des îles polynésiennes fortement menacés d'extinction (Blanvillain et al. 2003), Lucile Lévêque (stagiaire M2 Université de Bourgogne, sous la direction d'Alexandre Millon et ma collaboration) a réalisé les analyses de survie d'une quinzaine de Monarques de Tahiti suivi par un programme de baguage. Sachant la petite taille du jeu de données, la procédure de sélection de modèles CJS n'a permis d'estimer qu'un unique paramètre de survie à 0.89 ± 0.05 , plus proche d'un taux de survie de la classe adulte, qui composait la majorité de l'échantillon.

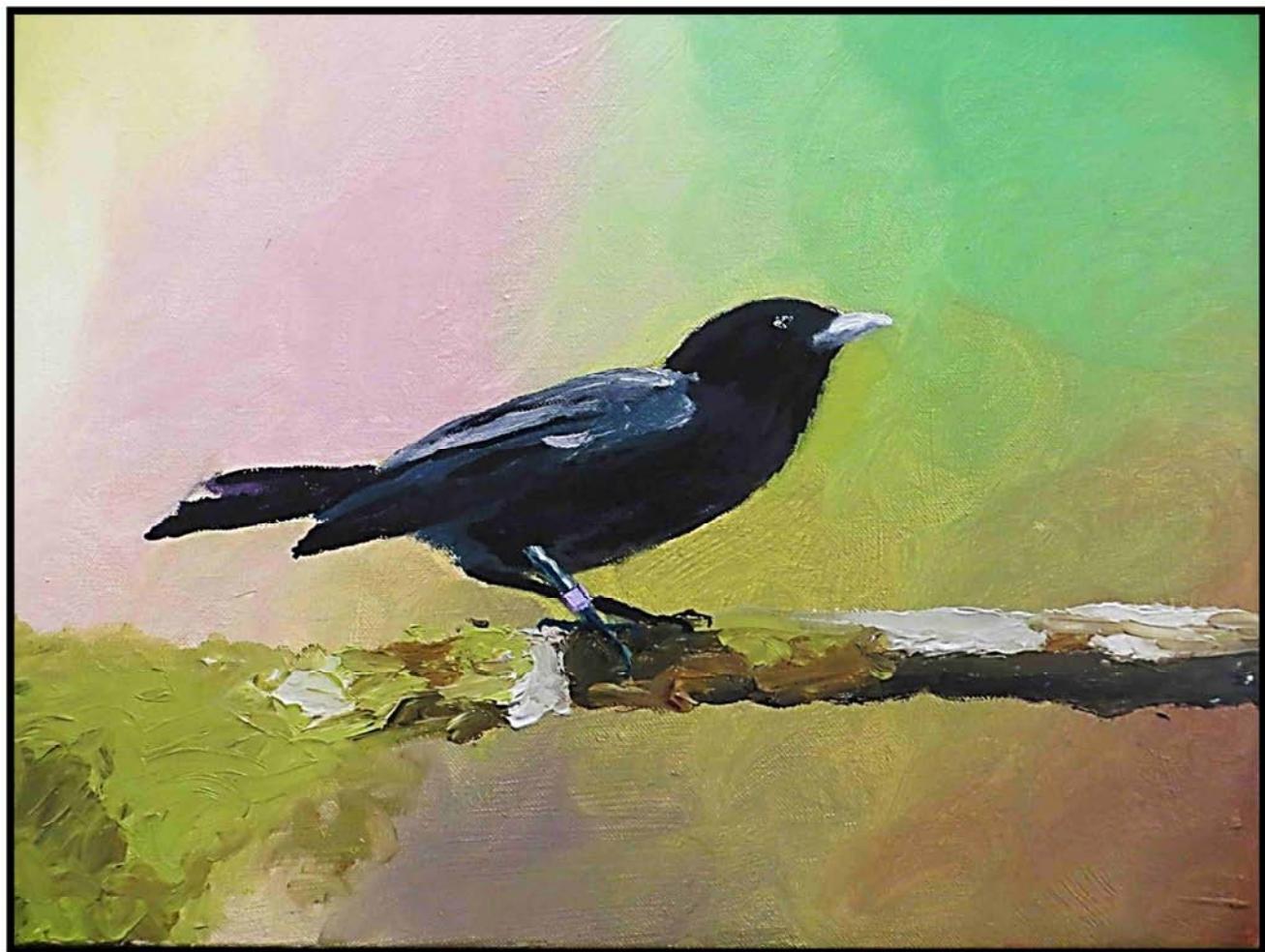


Illustration 2 : Monarque de Tahiti *Pomarea nigra* adulte



Illustration 3 : Moorea au coucher du soleil, vu de Tahiti (Alice Lieury)

Si l'utilisation du modèle CJS est directement applicable pour estimer les taux de survie d'espèces à cycle de vie simple comme les passereaux, l'analyse des paramètres démographiques est plus complexe chez des espèces longévives où l'accès à la reproduction est tardif mais déterminant pour les paramètres de survie. Quand les données le permettent, il serait en effet possible de paramétrier différemment la survie des individus reproducteurs et non reproducteurs. Seulement, le moment du recrutement, c'est-à-dire le passage d'un statut de jeune immature sexuellement ou d'erratique au statut d'adulte cantonné à un territoire et reproducteur, est rarement connu du fait de la probabilité de ne pas observer un individu une année donnée. Cette difficulté a néanmoins pu être levée par le développement de **modèles appelés Multi-Etats** (Lebreton and Pradel 2002) qui, comme le nom l'indique, autorisent qu'un individu puisse changer d'état au cours de son histoire de capture, passer par exemple de jeune erratique à adulte cantonné. Comme nous le verrons par la suite, ces modèles sont paramétrés par deux matrices : i) une matrice de transition entre les différents états possibles pour un individu, les transitions étant par exemple les probabilités de survie et de recrutement et ii) une matrice d'observation qui décrit la probabilité d'avoir recapturé un individu selon son état. Ils sont aussi très flexibles puisqu'un changement d'état peut résider dans le fait d'avoir perdu sa marque, d'avoir changé de site géographique ou bien d'avoir été retrouvé mort. Ainsi peuvent être estimées les probabilités de perte de marque, d'émigration ou de reprise d'individus morts mais aussi la proportion de différentes causes de mortalité, autant d'éléments qui permettent d'affiner les estimations des probabilités de survie et la compréhension de la démographie des espèces (Lebreton et al. 2009, Tavecchia et al. 2012).

En utilisant ces modèles, Antonio Hernandez-Matias et ses collaborateurs ont montré que le taux de survie de la population d'aigles de Bonelli du Sud-Est de la France augmentait principalement avec l'âge des individus et marginalement avec leur acquisition d'un territoire et d'un partenaire. De plus, une année d'expérience dans la reproduction améliorait les taux de survie et au sein d'un couple âgé, la femelle survivrait mieux (Hernandez-Matias et al. 2011). Ces résultats prennent en compte une probabilité âge-dépendante d'acquérir un territoire mais maximale entre 3 et 4 ans, un taux de perte de marque d'environ 10% par an ainsi que 10% de reprise d'oiseaux morts dans l'année. Les modèles d'analyse des données de CMR apparaissent alors comme des outils précieux à l'estimation des taux de mortalité des populations naturelles, et suffisamment flexibles pour être adaptés à tout type de dynamique.

Applications directes à la gestion des populations animales

Avoir présenté les méthodes d'estimation des paramètres démographiques pose directement la question de leur utilité sur le terrain de l'évaluation et de l'amélioration des actions de gestion. En effet, si les suivis démographiques sont largement recommandés pour informer des mécanismes de réponses des populations aux perturbations et à la gestion (Margoluis et al. 2009), l'important coût humain et financier que demande leur réalisation doit être justifié par l'amélioration de la gestion (Nichols and Williams 2006). Dans l'exemple précédent, une analyse plus poussée des données de baguage associées aux reprises d'individus morts dont la cause pouvait être déterminée, a montré que les aigles avaient un risque annuel de mourir électrocutés par les pylônes électriques à hauteur de 50% chez les erratiques et de 15 % chez les cantonnés (Chevalier et al. 2015). L'identification de ces taux de mortalité très élevés a révélé les lignes électriques comme étant la principale menace anthropique source du déclin de l'espèce, et a permis d'identifier l'isolation de ces lignes comme une stratégie de conservation pertinente.

Dans le contexte de la régulation des goélands déjà présenté, l'échantillonnage des pelotes de réjection contenant des restes de pétrels a mis en évidence l'existence d'un faible nombre de goélands spécialisés sur cette proie. En réaction, l'impact d'un prélèvement sélectif des spécialistes identifiés a été évalué en suivant les paramètres démographiques d'une population de pétrels (protocole CMR et suivi de la reproduction). Les auteurs ont montré que l'élimination de 16 goélands en 3 ans a réduit de 65% le nombre de pétrels tués, a augmenté la survie de 16% et la reproduction de 23%. Cette méthode de gestion alternative s'est donc révélée très efficace tout en réduisant le nombre d'oiseaux à éliminer (Sanz-Aguilar et al. 2009).

Ces exemples illustrent et justifient l'importance des suivis de populations dans l'amélioration de la gestion. En outre, **l'estimation des paramètres démographiques permet de paramétriser des modèles projetant à plus ou moins long terme les effets attendus d'actions alternatives.**

iii. Les modèles matriciels de dynamique de population et leur application en gestion des populations animales

Cycle de vie et modèle matriciel⁶

Comment prédire la dynamique d'une population ? En extrapolant à un futur proche les paramètres démographiques estimés constants sur la période d'un suivi, ou bien identifiés comme corrélés à des variables environnementales desquelles il est possible de proposer des scénarii d'évolution (comme pour les changements climatiques). Comment ensuite relier les paramètres démographiques projetés à la dynamique future de la population ? En utilisant l'équation 1. Seulement, les paramètres démographiques varient souvent avec l'âge (et parfois entre sexe). Il faut donc prédire les variations d'effectifs dans chaque classe d'âge. Cette **structure en âge** observée chaque année est le reflet de la variation des paramètres démographiques. Ce phénomène est bien visible sur l'évolution démographique du peuple français de métropole : suite à la diminution conjointe des taux de mortalité et de natalité (Figure 13), la structure en âge a changé d'une majorité de jeunes de moins de 30 ans en 1900 à une majorité de 30-60 ans en 2000. Les paramètres démographiques correspondent en effet aux probabilités de transition d'une classe à l'autre. Ces transitions sont visualisées à l'aide des schémas représentant le cycle de vie de l'espèce étudiée (Figure 15) :

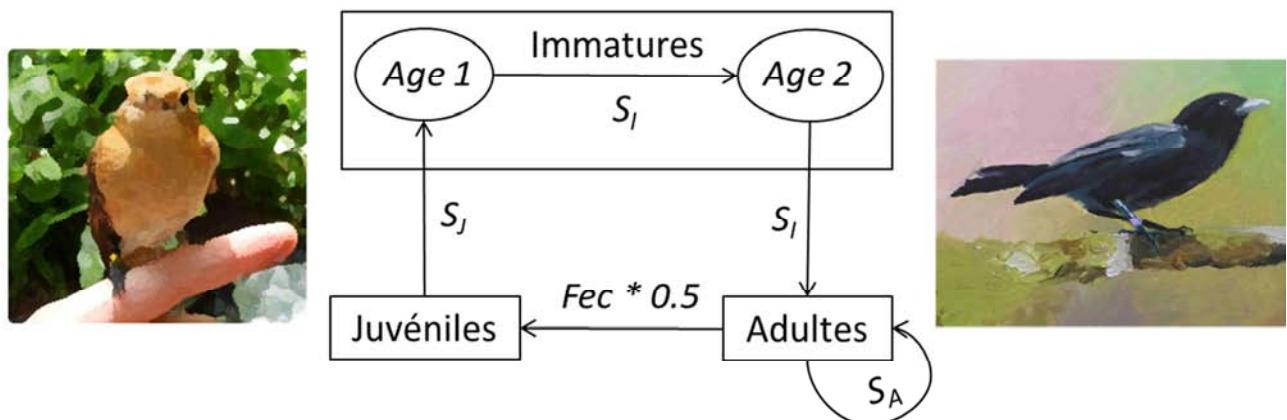


Figure 15 : Schéma du cycle de vie du Monarque de Tahiti. De leur naissance jusqu'à 1 an, les juvéniles monarques gardent leur plumage orangé (photographie : SOP Manu). Celui-ci noircit progressivement dès 2 ans pour donner un plumage entièrement noir à la maturité sexuelle, généralement acquise à 3 ans. Seuls les adultes se reproduisent avec une fécondité moyenne Fec . Ils survivent d'année en année avec une probabilité S_A . Les monarques immatures ont quant à eux une probabilité de survie annuelle S_I . Ce modèle fait le présupposé que tous les adultes trouvent immédiatement des territoires vacants, et donc qu'il n'y a pas d'erratiques.

Lorsqu'aucune différence entre sexe n'est établie dans les paramètres démographiques, il est commun de représenter le cycle de vie d'une espèce côté femelle uniquement, en présupposant que les mêmes transitions s'appliquent aux mâles. Cette simplification unisexue implique de multiplier la fécondité par le sexe-ratio, le rapport entre le nombre de juvéniles de chaque sexe dans la portée. Lorsque il n'a pas été mesuré, il est présupposé être équilibré chez les oiseaux monogames.

⁶ Caswell (2001) présente un développement exhaustif de ces questions et Henry (2001), une présentation simplifiée.

Une fois le cycle de vie de l'espèce établi à partir des connaissances accumulées sur la biologie et la démographie de l'espèce, celui-ci peut être traduit en une relation entre les effectifs par classe d'âge à l'année t et les effectifs l'année suivante. Cette représentation en temps discret en fait un outil adapté aux populations à reproduction saisonnière marquée. Le début d'une année est par exemple la période qui suit immédiatement la reproduction (Figure 16), où peuvent être décrits les effectifs de la population à cette date, année après année.

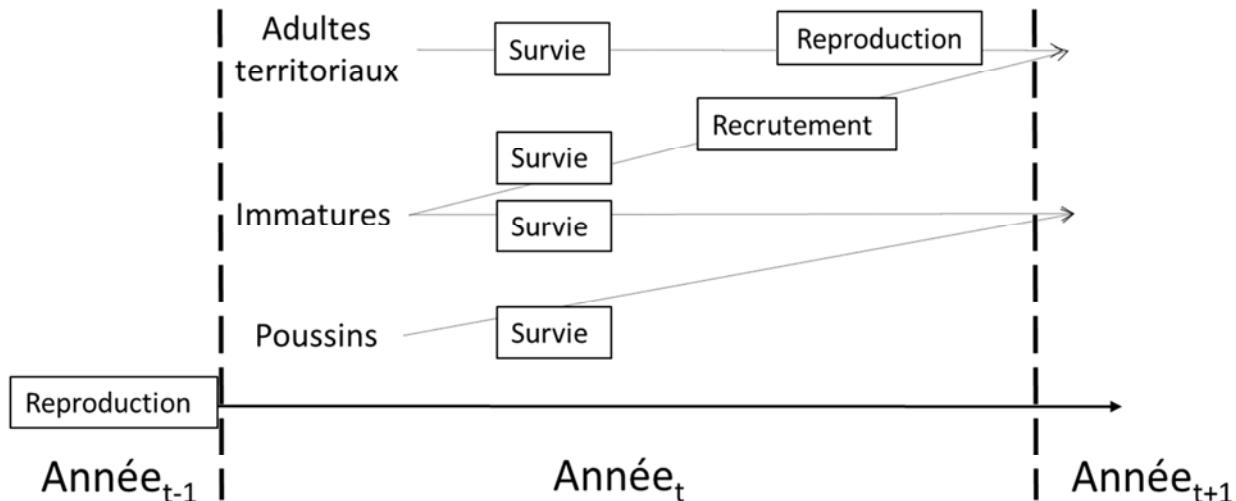


Figure 16 : Calendrier du cycle de vie du Monarque de Tahiti défini pour la construction du modèle matriciel.
Dans le calendrier présenté ici, une année commence au moment de l'envol des poussins qui sont dénombrés grâce au suivi de la reproduction. Ces jeunes peuvent survivre jusqu'à l'âge immature. Lorsqu'ils ont atteint trois ans, ces immatures peuvent être recrutés dans la population d'adultes puis se reproduire s'ils survivent chaque année.

A l'année t , la population se structure en différentes classes d'âge dont la somme des effectifs donne la taille de population N_t . Le lien entre deux effectifs consécutifs est défini par la contribution de chaque classe d'âge de l'année t aux classes d'âge de l'année $t+1$. Ces contributions apparaissent dans le schéma du cycle de vie. Par exemple, le nombre de monarques d'âge 1 à l'année $t+1$ est relié au nombre de juvéniles nés à l'année t par la probabilité annuelle de survie S_J de ces derniers (Figure 15). Petit à petit, l'équation suivante est construite :

Equation 3	Année t	Juvéniles	Immature d'âge 1	Immatures d'âge 2	Adultes
Année $t+1$			X		
Juvéniles		0	0	0	$S_A * \text{Fec} * 0.5$
Immature d'âge 1		S_J	0	0	0
Immatures d'âge 2	=	0	S_J	0	0
Adultes		0	0	S_J	S_A

Apparaît alors la structure matricielle du modèle qui relie le vecteur des effectifs par classe d'âge à l'année $t+1$ de celui à l'année t , sous la forme $N_{t+1} = L * N_t$ **Equation 4**

La matrice L de transition entre ces deux vecteurs est fonction des paramètres démographiques annuels de la population ; ce type de matrice de transition porte le nom de matrice de Leslie⁷. L'élément a_{ij} de la matrice est la contribution de la classe d'âge j à l'année t à l'effectif de la classe d'âge i à l'année $t+1$. Par exemple, $S_A * Fec * 0.5$ est la contribution des adultes au nombre de juvéniles au printemps prochain. On parle de **modèle matriciel de population** ou plus rarement de modèle démographique multidimensionnel à structure d'âge. Cette écriture de la dynamique sous forme matricielle a bien des avantages, profitant des propriétés mathématiques associées aux matrices, en particulier la multiplication et la diagonalisation.

Connaissant les effectifs d'une population à une année donnée ainsi que les paramètres démographiques moyens de celle-ci, la multiplication matricielle permet de prédire les effectifs de l'année suivante avant de les avoir mesurés sur le terrain. En utilisant les paramètres de survie et de fécondité estimés précédemment dans l'exemple du Monarque de Tahiti, il est possible de prédire l'effectif arrondi par classe d'âge de la vallée de Papehue en 2009 à partir du suivi de 2008⁸:

$$\begin{aligned}
 N_{t+1} &= \begin{bmatrix} Juvéniles \\ Immatures Age 1 \\ Immatures Age 2 \\ Adultes \end{bmatrix}_{t+1} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & S_A * Fec * 0.5 \\ S_J & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_I & 0 & 0 \\ 0 & 0 & S_I & S_A \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 5 \\ 2 \\ 1 \\ 6 \end{bmatrix}_t \\
 &= \begin{bmatrix} 5 * 0 + 2 * 0 + 1 * 0 + 6 * S_A * Fec * 0.5 \\ 5 * S_J + 2 * 0 + 1 * 0 + 6 * 0 \\ 5 * 0 + 2 * S_I + 1 * 0 + 6 * 0 \\ 5 * 0 + 2 * 0 + 1 * S_I + 6 * S_A \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2 \\ 4 \\ 2 \\ 6 \end{bmatrix} = 14 \quad \text{Equation 5}
 \end{aligned}$$

Nous verrons à la fin de cette partie comment cette prédiction à l'année suivante peut être pertinente en gestion des populations animales, notamment pour décider de quotas de prélèvements.

La multiplication matricielle peut être ainsi répétée plusieurs fois, si la paramétrisation est pertinente. Quand les paramètres sont estimés différents tous les ans, la projection de la dynamique à partir de l'effectif initial (au début du suivi) permet de comparer la dynamique prédictive à partir de la fécondité et de la survie locale (on parle de **démographie locale**) à la dynamique observée durant le suivi. Si la dynamique prédictive localement est inférieure à la dynamique observée, deux cas sont possibles : soit les taux de survie ont été sous-estimés, ce qui est possible en cas de perte de marque par exemple, soit un flux d'immigrants qui n'est pas estimé par le suivi local de la population vient favoriser la dynamique. Enfin, quand l'objectif est de projeter la dynamique future d'une population sans connaître la variation des paramètres démographiques, soit le même raisonnement que précédemment est appliqué en utilisant des scénarios d'évolution de chaque paramètre sur un certain nombre d'années, soit on utilise les propriétés asymptotiques d'un modèle matriciel.

⁷ Leslie et Lewis sont les premiers à avoir proposé dans les années 40 de structurer les populations par âge.

⁸ N'ayant pu être estimés, les paramètres S_J et S_I ont été choisis selon la littérature à 0.75 et 0.8. Fec est d'environ 0.65.

Propriétés des modèles matriciels et interprétations biologiques

Lorsque qu'une multiplication matricielle est réalisée sur un certain nombre d'années sans changer la matrice de transition, celle-ci est alors élevée à des puissances successives : $L^2, L^3, L^4\dots$. Or, il arrive un moment où la matrice résultat de la multiplication successive est proportionnelle à la matrice précédente, autrement dit, il suffit de multiplier tous les éléments de cette dernière par une constante pour calculer la matrice résultat, soit :

$$L^{t+1} = \lambda_0 * L^t \quad \text{Equation 6}$$

Cette constante λ_0 est appelée la valeur propre principale de la matrice. En conséquence, la multiplication successive de la même matrice de transition implique :

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= L * N_t = L^2 * N_{t-1} = L^3 * N_{t-2} = \dots = L^{t+1} * N_0 = \lambda_0 * L^t * N_0 \\ &= \lambda_0 * N_t \end{aligned} \quad \text{Equation 7}$$

La valeur propre principale de la matrice de transition démographique mesure donc **le taux de croissance asymptotique de la population**, celui que la dynamique atteint au bout d'un certain temps si les paramètres démographiques restent inchangés. Ainsi, le taux de croissance observé entre deux années consécutives tend vers ce taux asymptotique λ_0 . De même, d'une année à l'autre, l'effectif de chaque classe d'âge est multiplié par λ_0 . La proportion des différentes classes d'âge ne change plus et la population en croissance asymptotique atteint une **structure stable des âges** (qui représente en terme mathématique le vecteur propre de la matrice L associé à sa valeur propre principale). En outre, l'équation 7 montre que la dynamique asymptotique d'une population est insensible aux effectifs initiaux. Quels qu'ils soient, celle-ci va tendre plus ou moins rapidement vers une dynamique et une structure en âge stable. On définit la période durant laquelle la dynamique stable n'est pas encore atteinte comme une **période de transience** (anglicisme signifiant le caractère transitoire de cette dynamique). Or, de la même manière que le processus de sélection naturelle peut difficilement conduire à des valeurs adaptatives optimales à cause des changements constants de l'environnement, une population atteint rarement sa dynamique stable car elle est sans cesse affectée par les perturbations environnementales ou anthropiques (Ezard et al. 2010). Néanmoins, cette propriété d'indépendance à l'état initial est d'un grand intérêt pratique puisqu'elle permet de connaître la dynamique d'une population sans même disposer d'une mesure de l'effectif par classe d'âge, grâce au calcul de la valeur et du vecteur propre principaux de la matrice de Leslie. Appliquée au monarque de Tahiti, cette analyse matricielle identifie un taux de croissance asymptotique à 1.029, indiquant que les actions de conservation peuvent laisser espérer une reprise.

Enfin, la **contribution des différents paramètres démographiques aux variations du taux de croissance asymptotique λ_0 peut être appréciée par une analyse de sensibilité** (ou de contribution *a priori*) consistant à simuler une même variation relative $\Delta d/d$ à chaque paramètre démographique d de la matrice et observer les variations de λ_0 qui en résultent (Figure 17).

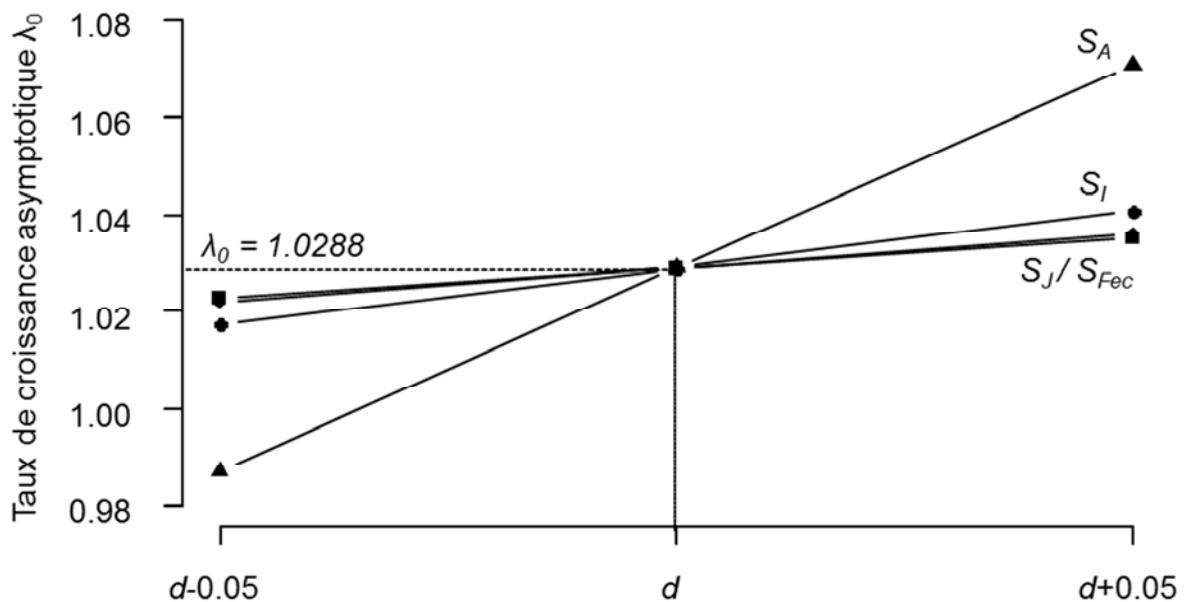


Figure 17 : Analyse de sensibilité de la matrice de Leslie du monarque de Tahiti à des variations des paramètres démographiques d de survie et de fécondité. La figure est décrite dans le texte. Les paramètres de référence sont $S_A=0.89$; $S_I=0.8$; $S_J=0.75$; $Fec=0.65$; pour un taux de croissance asymptotique $\lambda_0=1.0288$.

L'influence de chaque paramètre démographique sur λ_0 peut être facilement visualisée par la pente des droites de régression et facilement calculée par le rapport $\Delta\lambda_0/\Delta d$ défini comme la sensibilité de λ_0 au paramètre d . Dans le cas du monarque de Tahiti, la dynamique de la population est plus sensible à S_A ($\Delta\lambda_0/\Delta S_A = 0.73$; Figure 17). Les contributions de chaque paramètre peuvent être relativisées sur l'ensemble des paramètres et fournir un **indice de contribution relative, ou élasticité, directement comparable entre des espèces de démographies différentes**.

Stratégies d'histoire de vie

Cette comparaison entre des espèces appartenant à des unités systématiques homogènes (e.g. oiseaux, mammifères...) permet de repérer schématiquement deux grands types d'élasticité de λ_0 aux paramètres démographiques : une **forte élasticité à la survie adulte chez les espèces longévives** et une **forte élasticité à la fécondité et à la survie juvénile chez les espèces à courte durée de vie** (Lebreton and Clobert 1991, Saether and Bakke 2000). Ainsi, le **temps de génération** T_b apparaît comme un bon intégrateur des caractéristiques essentielles de la stratégie démographique sélectionnée chez une espèce (Lebreton and Clobert 1991, Gaillard et al. 2005). Le temps de génération est directement relié aux paramètres d'élasticité : la somme des élasticités de fécondité et de survie juvénile est égale à $1/T_b$ ou encore, la somme des élasticités des taux de survie après l'âge d'un an est égale à $1-1/T_b$ (Lebreton and Clobert 1991, Gaillard et al. 2005). Les analyses démographiques comparatives font apparaître les deux stratégies énoncées plus haut au sein d'un continuum de variations en fonction du temps de génération (Figure 18).

Ce continuum souligne et relativise simultanément l'importance des deux stratégies démographiques opposées, stratégies r et K selon un ancien concept d'écologie des populations.

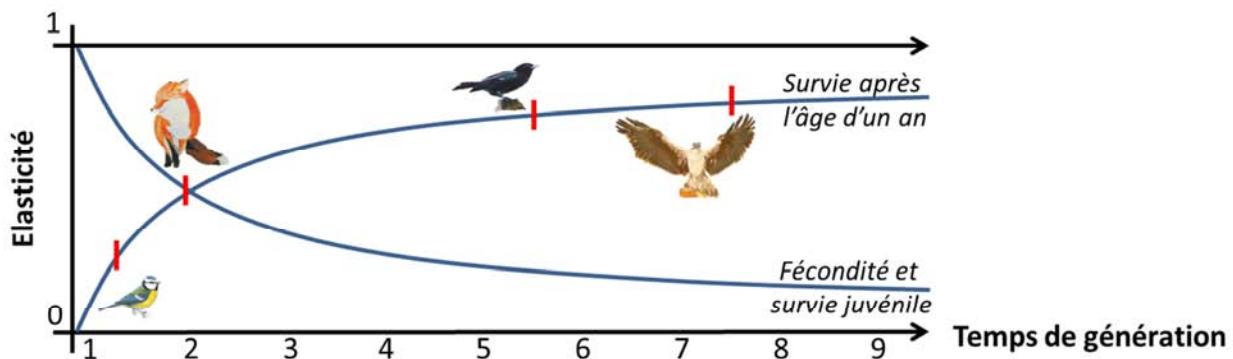


Figure 18 : Continuum des stratégies d'histoire de vie en fonction du temps de génération (Lebreton and Clobert 1991). La mésange bleue (©RSPB), le renard roux et l'aigle de Bonelli sont proposés en exemple contrastées.

D'un côté, celui des courts temps de génération, la **stratégie r** est celle d'une forte contribution de la reproduction (r) impliquant de fortes variations d'effectifs d'années en années. Un bon exemple est celui des petits passereaux comme la mésange bleue, dont l'élasticité de la survie adulte à λ_0 est de 24% pour un temps de génération de 1.3 an (Saether and Bakke 2000). A l'opposé, celui des espèces longévives, la **stratégie K** est celle d'une forte contribution de la survie adulte impliquant de faibles variations d'effectifs à hauteur de la capacité d'accueil du milieu (K). Un cas typique est à retrouver dans l'exemple précédemment cité des grands rapaces comme l'aigle de Bonelli (élasticité de la survie après 1 an de 86% pour un temps de génération de 7.5 ans ; Figure 18 ; cf. Tome II). Si la mise en valeur de ces deux stratégies a été fondamentale en écologie, notamment pour comprendre le lien entre stratégie de peuplement et conditions environnementales, il faut souligner l'existence de ce continuum avec des **espèces à stratégies intermédiaires**. On notera d'ailleurs pour la suite, que ces espèces à stratégies intermédiaires sont souvent celles qui répondent le mieux aux activités anthropiques car rapidement adaptables et opportunistes (ex : corvidés, colombeiformes, canidés et mustélidés... ; cf. Tome III). Rappelons enfin que ces stratégies sont à relativiser au sein d'une homogénéité phylogénétique à différents niveaux. En effet, si on se penche à nouveau sur le monarque de Tahiti, passereau de la taille d'une mésange, on constate avec étonnement une stratégie démographique longévive, avec la prépondérance des taux de survie adultes et un temps de génération T_b de 5.5 ans, plus proche de celle d'un grand rapace (Figure 18).

Application à l'identification de stratégies de gestion

Un premier travail en gestion consiste à **déterminer le statut d'une population** avant d'élaborer des stratégies de gestion pour le modifier. Les deux approches, phénoménologique et mécaniste, présentées plus haut, permettent d'identifier ce statut, par la mesure des variations d'abondance ou par la projection de la dynamique des populations. Pour rappel, elles ne sont pas

strictement équivalentes : si la première réussit à tenir compte des problèmes de détectabilité et d'imprécision, elle informe sur la dynamique réalisée par la population. Seulement, elle n'apporte aucune information sur les processus à l'origine de cette dynamique, ce qui rend les décisions de gestion aveugles. A l'inverse, l'approche mécaniste renseigne sur la variation des paramètres démographiques et permet de projeter la dynamique attendue. Néanmoins, si notre compréhension des mécanismes est partielle (ce qui est toujours un peu le cas), alors la projection de la dynamique ne correspond pas à la réalité, ce qui pose problème pour être appliquée à la gestion. C'est pourquoi, comme nous le verrons dans la partie suivante, les deux approches sont de plus en plus réalisées simultanément car elles se complètent parfaitement (Shea 1998, Gauthier et al. 2007, Véran and Lebreton 2008).

L'apport majeur des modèles matriciels réside cependant dans leur **capacité prédictive qui permet d'envisager des stratégies de gestion alternatives**. En effet, puisque selon le cycle de vie de l'espèce considérée, les paramètres démographiques ne vont pas contribuer également aux variations du taux de croissance, il est d'un grand intérêt d'identifier les meilleurs contributeurs afin de focaliser les actions de gestion sur ces paramètres et d'obtenir un résultat des plus efficaces. Cette propriété a été très rapidement utilisée dans le domaine de la régulation des populations afin d'identifier le trait démographique à affecter pour contrôler au mieux la densité de populations. Par exemple, quand les populations de goélands ont commencé à poser problème sur les côtes européennes, des programmes de baguage ont rapidement identifié la survie adulte comme étant le paramètre déterminant le taux de croissance de l'espèce. Il a alors été recommandé de réduire le nombre d'individus reproducteurs par empoisonnement ou tir. De même, des taux de survie élevés ont suggéré que l'augmentation des décharges à ciel ouvert avait favorisé l'explosion démographique en nourrissant les adultes reproducteurs (Migot 1992).

Ensuite, les projections de modèles matriciels ont été très utilisées dans **l'exploitation durable des ressources animales** avec l'objectif de pouvoir récolter (des essences forestières ou médicinales), et pêcher/chasser (des espèces alimentaires) sans causer l'extinction de la ressource et de son exploitation. Une première méthode consiste à mesurer le taux de croissance d'une population ainsi que l'ensemble des processus de rétrocontrôle de la densité existant afin de définir les quotas de prélèvements qui maximisent la production tout en conservant une population à effectif stable. Par exemple, si une population de poissons a un taux de croissance d'une année à l'autre à 1.1, cela signifie que l'on peut pêcher 10% de l'effectif estimé pour que le stock reste stable et continue de croître l'année d'après. C'est approximativement de cette manière-là que peuvent être estimés les quotas de pêche. Le plus difficile étant bien sûr d'estimer les effectifs en présence ainsi que les processus de rétrocontrôle. Les propositions de quotas sont généralement réalisées de manière plus propre, notamment en utilisant les modèles matriciels. En guise

d'exemple, la figure 19 identifie les taux de prélèvements rendant possible la chasse au lièvre d'Europe sans mettre en danger la population locale (Marboutin and Bray 2003). Dans ce type d'analyse, les taux de prélèvements sont intégrés dans le modèle matriciel via leur effet sur la survie (les processus de compensation par le rétrocontrôle de la densité n'ont pas été retenus dans cette étude). Pour chaque combinaison de taux de prélèvements et d'effectif initial, un grand nombre de projections est réalisé pour tenir compte des effets de la stochasticité environnementale (en échantillonnant à chaque pas de temps dans la distribution des paramètres) et démographique (en utilisant à chaque pas de temps les lois de probabilité décrivant la survie et la reproduction). La sortie de ces simulations est la fréquence des trajectoires menant à l'extinction. Si au moins 95% des projections ne s'éteignent pas à long terme (25 ans), c'est que la stratégie de gestion est durable. Dans l'exemple cité, une stratégie de gestion qui maximise la quantité de prélèvements de manière durable comprend des quotas de prélèvements entre 30 et 40% de la population de lièvres (Marboutin and Bray 2003).

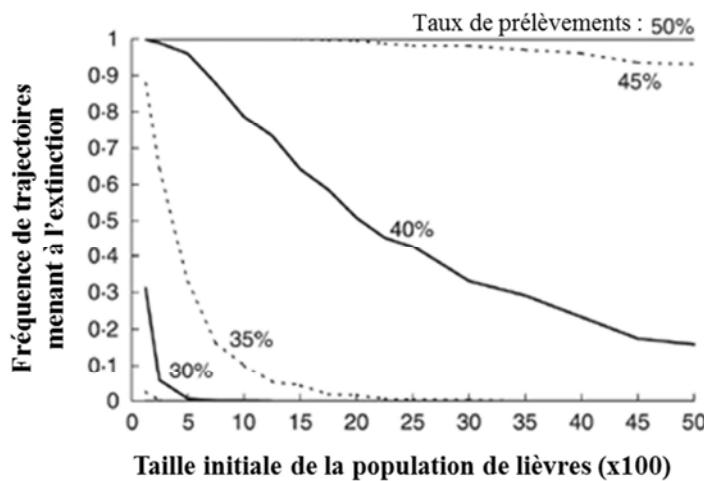


Figure 19 : Probabilité d'extinction de populations de lièvres d'Europe *Lepus europaeus* pour différents taux de prélèvement et en fonction de leur taille initiale. Ces prédictions sont issues d'un modèle démographique matriciel construit à partir d'une estimation des paramètres démographiques à partir des données de prélèvements (Marboutin and Bray 2003). Pour chaque condition, 1000 projections ont été réalisées tenant compte de la stochasticité environnementale et démographique.

Cette méthode de projections successives pour différentes stratégies de gestion est appelée **analyse de viabilité de population** (PVA pour *Population Viability Analysis*). La prise en compte de la stochasticité environnementale et démographique y est fondamentale car ces mécanismes affectent la dynamique projetée, d'autant plus fortement que la population est petite. Les PVA sont ainsi beaucoup utilisées en conservation (Benton and Grant 1999). Elles permettent en premier lieu d'identifier **l'importance relative des différentes menaces pesant sur les populations**. Par exemple, une étude réalisée sur la colonie de manchots empereurs *Aptenodytes forsteri* de Terre Adélie annonce un déclin de 95% de la colonie d'ici 2100 (passant de 6000 à 400 individus) à cause de la réduction de la surface de banquise prédictive par les scénarios climatiques du GIEC (Jenouvrier et al. 2003). Réaliser une PVA permet en même temps de **prédir l'efficacité théorique d'une action de gestion**. Ainsi, l'installation de charnier semblerait la mesure la plus efficace pour sauvegarder les populations de vautours percnoptères des cas d'empoissonnement (García-Ripollés and López-López 2011). Enfin, les PVA sont un outil précieux pour les stratégies de renforcement

de populations par translocation/réintroduction puisqu'elles permettent d'identifier le nombre optimal d'individus à déplacer pour que la nouvelle population soit viable sans que la population source n'en soit affectée. Le projet de Lucile Lévêque lors de son stage à l'IMBE a consisté à renseigner de cette manière le projet d'une translocation de monarques de Tahiti sur une île voisine dépourvue de rats noirs. La translocation de 8 jeunes monarques par an pendant au moins quatre ans, avec ou sans pause mais avec sessions consécutives, permettrait, sans affecter la population de Tahiti, d'initier une dynamique croissante sur la nouvelle île avec une probabilité d'échec (i.e. d'extinction) inférieure à 5 % et autour de 20 couples reproducteurs d'ici 50 ans (Lévêque 2015).

Les limites à l'utilisation des modèles matriciels en gestion des populations

Avec le développement de logiciels relativement simples d'utilisation (ULM, Vortex), les PVA et les modèles matriciels ont été très utilisés en gestion des populations en renseignant un nombre croissant de mesures concrètes. Malheureusement, dans de nombreuses situations, les résultats obtenus ne correspondaient pas à ceux prédis par les PVA. En guise d'exemple, le contrôle des adultes reproducteurs pour limiter la croissance des colonies de goélands s'est révélé faiblement efficace après de nombreuses tentatives alors qu'il s'agissait de la meilleure option selon les PVA (Oro and Martínez-Abráin 2007). C'est alors que de nombreux auteurs ont mis en garde contre une utilisation trop rapide des PVA (Benton and Grant 1999, Macdonald and Johnson 2001).

Tout d'abord, ils rappellent que les analyses de sensibilité sont des mesures théoriques *a priori* de l'influence des différents paramètres démographiques sur le taux de croissance. Or, pour qu'un paramètre contribue spécifiquement dans la dynamique d'une population, il faut bien sûr qu'il soit théoriquement influant (forte élasticité liée au cycle de vie) mais surtout qu'il varie suffisamment d'années en années pour pouvoir modifier le taux de croissance. Or, plusieurs études ont montré que **plus un paramètre avait une élasticité dominante, moins il présentait de variations spatio-temporelles** (Benton and Grant 1999, Saether and Bakke 2000, Gaillard and Yoccoz 2003). Cette faible variance des traits à forte sensibilité est contrainte par la sélection naturelle. C'est pourquoi un changement de pratique a été demandé en faveur des **analyses de contribution *a posteriori***, qui utilisent la variation des paramètres démographiques estimés sur plusieurs années ou dans plusieurs conditions pour savoir quels sont les traits qui contribuent effectivement aux variations observées du taux de croissance (Horvitz 1997, Caswell 2001). Lorsqu'il s'agit de comprendre des variations interannuelles, les contributions relatives peuvent être indiquées par les coefficients de corrélation entre les variations des paramètres démographiques et celles du taux de croissance (e.g. Schaub et al. 2013). Lorsque le taux de croissance répond à un protocole expérimental testant l'effet d'actions de gestion, les analyses LTRE sont les plus indiquées (*Life Table Response Experiment* ; Caswell 2001).

Ensuite, les analyses de sensibilité ne tiennent pas compte de la covariation négative entre certains paramètres démographiques, qui émerge des **compromis évolutifs**. Un organisme ne peut pas à la fois maximiser sa survie et sa reproduction, puisque l'énergie dont il dispose reste limitée. Ainsi, chez de nombreuses espèces, surtout les longévives, une augmentation de la fécondité induit une diminution de la survie. Or, si ce type de compromis peut avoir des implications en gestion, les PVA réalisées n'en tiennent généralement pas compte (Benton and Grant 1999).

En outre, il est très courant que, faute de données disponibles sur une population ou sur une espèce, des PVA soient paramétrées en utilisant des paramètres mesurés sur d'autres populations ou espèces proches (McLeod and Saunders 2001, Hernández-Matías et al. 2013; pour prendre des exemples qui seront détaillés plus tard). Malgré le fait qu'il n'y ait pas d'autres choix dans la majorité des situations, rares sont les études qui ont vérifié *a posteriori* que leurs prédictions étaient cohérentes avec la réalité observée. Pourtant, les conséquences de ces **substitutions** pourraient être importantes en terme de gestion (Devenish-Nelson et al. 2012).

Enfin, alors que nous avons vu que le taux de croissance était lié, certes au solde naturel, mais aussi au solde migratoire, **les phénomènes de dispersion sont en majorité absents des modèles de viabilité de populations**, considérant que les populations sont closes ou que ce solde est nul (*e.g.* García-Ripollés and López-López 2011). Pourtant, il pourrait s'avérer que l'immigration apporte une contribution majeure au taux de croissance, même dans les systèmes où elle a été peu étudiée (Tauler et al. 2015; sur la même espèce que la citation précédente, le vautour percnoptère). C'est là encore une des limites majeures de l'utilisation qu'il a été fait des PVA, dont les prédictions n'ont que rarement été testées (Macdonald and Johnson 2001).

Chapitre 4 — L'importance de l'immigration dans la dynamique des populations

Jusqu'à présent, seuls les taux de natalité et de mortalité influençaient la dynamique des populations. Pourtant, lorsqu'une mesure des flux d'individus entre les populations est disponible, l'influence de la dispersion d'individus entre populations sur la dynamique de celles-ci est visible : en 1962, le retour massif des « pieds-noirs » a stimulé brutalement le taux de croissance de la population française (Figure 13). Dans l'étude des espèces animales mobiles, la **dispersion** peut être définie comme le comportement d'un individu quittant sa population d'origine (processus d'**émigration**) pour s'installer et se reproduire dans une autre (**immigration**). Ce comportement de dispersion peut avoir lieu entre la naissance et le premier site de reproduction (dispersion natale) comme entre deux événements de reproduction successifs (dispersion de reproduction; Clobert et al. 2001). Comme le montrait l'équation 1, ces phénomènes d'émigration et d'immigration sont théoriquement parties prenantes de la dynamique des populations à hauteur de la natalité et de la mortalité locale. Pourtant, les exemples précédents sont bien représentatifs d'une grande majorité des études démographiques, qu'elles soient fondamentales ou appliquées à des problèmes de gestion. Généralement, le gestionnaire comme le chercheur ignorera ces phénomènes de dispersion (en effectuant par exemple des échantillonnages sur des temps très courts), ou présupposera que l'immigration et l'émigration se compensent, sans influencer en conséquence le taux de croissance des populations. D'autre part, les populations sont souvent considérées comme démographiquement closes parce qu'elles semblent géographiquement isolées (sur une île par exemple) et parce que l'espèce est connue pour ses faibles capacités de dispersion ou pour son comportement philopatrique (le fait de rester dans sa population natale). En particulier, plusieurs suivis à long terme qui ont permis l'essor de l'étude de la dynamique des populations animales concernent des populations insulaires ou artificiellement closes : c'est le cas des moutons de Soay *Ovis aries* de l'archipel St-Kilda (Coulson et al. 2001), des cerfs élaphes *Cervus elaphus* de l'île de Rhum (Clutton-Brock and Lonergan 1994), des mouflons canadiens *Ovis canadensis* de la montagne de Ram (Jorgenson et al. 1997) ou encore des chevreuils *Capreolus capreolus* des réserves closes de Chizé et Trois Fontaines (Gaillard et al. 1993). Dans la grande majorité des situations, cela permet de simplifier les systèmes d'étude pour la bonne raison qu'une bonne estimation de l'émigration et l'immigration est un vrai défi à l'étude des populations naturelles. Or, bien que la littérature soit fournie sur la dispersion à l'échelle individuelle (en terme de décision comportementale, de déterminant évolutif ou de dynamique théorique) et sur les flux génétiques de long terme à l'échelle populationnelle, un **réel manque de données empiriques en restreint l'application dans des contextes appliqués à la gestion**. A cause de cette difficulté à quantifier les flux démographiques de court terme entre populations, peu d'attention a été portée aux méthodes permettant de les mesurer (Clobert et al. 2001, Macdonald and Johnson 2001).

i. Le défi de la quantification de l'immigration

Quantifier les mouvements de dispersion par les méthodes CMR

Les méthodes indirectes d'estimation de la dispersion via ses conséquences génétiques ne sont encore que peu utilisables pour comprendre la dynamique des populations à l'échelle d'une génération (Hanski 2001; mais lire Andreasen et al. 2012). La détection et la mesure des mouvements de dispersion se font en majorité grâce au marquage et à la ré-observation des individus marqués (on parlera par la suite de « contrôle ») à différent temps ou potentiellement en différents lieux s'ils se sont déplacés (Bennetts et al. 2001). Ces contrôles successifs permettent de connaître la direction, la distance parcourue, et le temps entre la capture et chaque contrôle.

Comme nous l'avons vu, la plupart des études utilisant un protocole CMR à échelle locale n'estime pas directement l'émigration mais celle-ci est intégrée au calcul de la survie apparente ou locale, qui est justement fonction du taux de mortalité éprouvée localement et du taux d'émigration permanente (Lebreton et al. 1992). Cependant, il est possible d'**estimer ce taux d'émigration en combinant le suivi CMR avec des reprises d'individus** (vivant ou morts), c'est-à-dire des contrôles souvent accidentels d'individus hors de la zone d'étude. En estimant parallèlement les probabilités de survie et de recapture dans la zone étudiée avec la probabilité de reprise hors de la zone d'étude, il est possible d'identifier ce taux d'émigration (Burnham 1993, Bennetts et al. 2001).

A l'inverse, l'**estimation des taux d'immigration** était encore, il y a peu, à l'état embryonnaire (Bennetts et al. 2001, Henry 2001). En répertoriant les méthodes existantes de quantification de l'immigration, différents auteurs ont souligné que, contrairement à l'émigration, il était très difficile d'obtenir une mesure directe de ce trait à partir d'un programme de marquage local (Nichols and Kaiser 1999, Bennetts et al. 2001, Abadi et al. 2010b). Dans un premier cas, cela nécessiterait de pouvoir différencier les individus tout juste immigrants des locaux déjà présents sur le site. Or ceci est possible uniquement si tous les individus de la population étudiée sont marqués, ce qui est impossible dans la grande majorité des situations naturelles à cause des contraintes liées à la probabilité de capture inférieure à 1 (lire Grøtan et al. 2009 pour un contre-exemple). Une situation plus fréquente repose sur le marquage de tous les jeunes nés dans la population étudiée. Après quelques années, tous les individus non marqués sont forcément des immigrants et le taux d'immigration annuel peut être estimé (Clobert et al. 1988, O'Hara et al. 2009). Néanmoins, cette méthode ne permet pas de connaître ni l'année, ni l'âge de leur arrivée ; et il reste très rare de pouvoir marquer toutes les naissances.

Ensuite, l'immigration peut être quantifiée à partir de l'observation directe de mouvements d'individus marqués entre plusieurs populations étudiées. On utilise à cette fin les modèles CMR multi-états précédemment expliqués où un individu marqué peut transiter d'un état « vivant dans la

population A » à « vivant dans la population B » (Lebreton et al. 2003, Kendall and Nichols 2004). Les flux démographiques entre A et B peuvent alors être estimés sans avoir bagué toute une population. Un bon exemple est celui d'une étude portant sur 40 populations de mélitées noirâtres *Melitaea diamina* avec 600 papillons marqués et 1300 recaptures (Hanski et al. 2000) ! Pour autant, ce protocole requiert d'échantillonner plusieurs populations, ce qui représente un surcoût important, et comme toutes les populations sources potentielles d'immigrants ne peuvent être échantillonnées, l'immigration s'en trouve alors souvent sous-estimée (Abadi et al. 2010b). De plus, il favorise aussi une **discréétisation arbitraire de l'espace** en zones de présence détectées d'une espèce, appelées populations alors que cette fragmentation ne correspond pas forcément à la réalité (Lagrange et al. 2014; cf. Tome IV Chapitre 1)

Une troisième possibilité est d'utiliser un protocole CMR particulier appelé « ***Robust-design*** » dans lequel la session de capture annuelle est répétée plusieurs fois en quelques jours. Ces captures répétées en peu de temps permettent d'estimer la taille de population au moment de la session annuelle en présupposant qu'aucun individu ne peut naître, mourir, partir ou arriver dans ce cours intervalle de temps. Après avoir estimé les taux de survie grâce à la session suivante, il est possible d'estimer la taille de population attendue lors de cette deuxième session. Si l'effectif estimé indépendamment par les captures répétées de la deuxième session est supérieur, la différence est une quantification du nombre d'immigrants (Nichols and Pollock 1990). De la même manière que pour la capture multi-sites, le protocole de *Robust-design* souffre de l'effort supplémentaire très important à réaliser pour mener à bien l'estimation.

D'autres méthodes ont pu être proposées mais toutes se basaient sur un nombre significatif de présupposés ou sur des particularités liées au mode de vie spécifique, empêchant ainsi leur généralisation dans de nombreuses situations naturelles (Abadi et al ; 2010). Ces derniers auteurs en ont conclu que beaucoup restait à faire pour réussir à tirer meilleure partie des suivis démographiques locaux sans rajouter d'efforts supplémentaires.

Optimiser l'analyse des suivis démographiques en combinant les sources de données

Les suivis de populations disposent souvent d'**informations provenant de sources de natures différentes**. En effet, il n'est pas rare qu'en sus du protocole de CMR soient réalisés des suivis de reproduction. De même, rares sont les chercheurs et gestionnaires qui suivent la démographie d'une population sans estimer son effectif et ses variations. Pourtant, ces données différentes sont couramment analysées de manière ségrégée avec un rapport d'activité sur le suivi du succès reproducteur, un autre sur les contrôles d'oiseaux marqués dans des zones inattendues et un troisième ajoutant annuellement sa pierre à l'édifice des variations d'effectifs d'années en années. La cohérence entre les analyses réalisées indépendamment n'est d'ailleurs que rarement

vérifiée, ou alors de manière *ad hoc* (Besbeas et al. 2002). Pourtant, une solution à l'estimation de l'immigration pourrait venir de la mise en relation de ces différents types de données. En effet, l'équation 1 montre de manière simple la relation entre les différents traits mesurés indépendamment : si le taux de natalité est connu grâce au suivi de la reproduction, si l'estimation d'une survie locale cumule le taux de mortalité et le taux d'émigration permanente, et enfin, si le taux de croissance de la population est connu grâce au suivi des effectifs, alors la quantification du taux d'immigration n'est théoriquement plus qu'une affaire d'équation à une inconnue. Une autre manière de dire tout cela est que **la dynamique d'une population contient l'information de tous les processus démographiques qui la constituent**. Donc, s'il manque d'observation directe sur un des paramètres, comme c'est le cas pour l'immigration, l'information résiduelle présente dans le taux de croissance peut être extraite pour estimer ce paramètre en l'absence de données le concernant (Besbeas et al. 2002, Abadi et al. 2010b).

Une première approche a consisté à combiner suivi CMR et suivi de la reproduction en utilisant les **modèles dit de symétrie temporelle de Pradel** (Pradel 1996). Lire les histoires de captures en sens inverse permet d'estimer la probabilité d'être déjà présent dans la population l'année précédant une capture avérée. Complémentaire au recrutement, cette probabilité autorise, quand elle est combinée à l'estimation des taux de survie, l'inférence du recrutement annuel de tous les nouveaux individus reproducteurs (nés localement et immigrants ; Cooch and White 2015). Enfin, en intégrant la mesure du recrutement total grâce au suivi de la reproduction, l'immigration peut être estimée par leur différence (Abadi et al. 2010b). Cette méthode repose néanmoins sur des présupposés très forts (effort d'échantillonnage constant, structure d'âge stable et homogénéité de la recapture). De plus, l'immigration y est seulement dérivée des paramètres de recrutement et ses variations selon des covariables d'intérêt ne peuvent pas être testées. C'est pourquoi relativement peu d'études ont à ce jour utilisé cette méthode pour mesurer l'immigration (Lampila et al. 2006, Peery et al. 2006, Schaub et al. 2006).

Une seconde approche consiste à **comparer les projections d'un modèle matriciel avec les données de taux de croissance observé à partir des comptages**. De la même manière que précédemment, l'immigration est estimée par la différence entre les comptages et les effectifs prédits par la modélisation de la dynamique locale (Peery et al. 2006). Cette approche a été réalisée par Doxa et collaborateurs (2013) à partir d'un suivi de la population française du goéland raireur *Chroicocephalus genei*. Les auteurs ont mis en évidence que la projection de la dynamique locale était largement inférieure à la dynamique observée, suggérant un important flux d'immigrants provenant d'Italie, d'Espagne ou d'Afrique du Nord. Ils ont ensuite estimé le nombre annuel de femelles ayant dû nécessairement immigré pour que les projections du modèle s'ajustent aux observations (Doxa et al. 2013, voir aussi Millon et al. 2014). Une méthode similaire a été utilisée

pour estimer par maximum de vraisemblance le nombre annuel d'immigrants femelles qu'aurait théoriquement nécessité une population de vautours percnoptères en croissance démographique. Se référant là encore aux comptages d'effectifs, les auteurs avancent qu'une seule immigrante recrutée chaque année permettrait d'expliquer la dynamique observée (Tauler et al. 2015). Pourtant, ces exemples où l'immigration est estimée à partir des suivis démographiques reposent sur le fort présupposé que les comptages sont réalisés chaque année sans aucune erreur. L'estimation de l'immigration est aussi réalisée *a posteriori* et de manière informelle après que survie et fécondité aient été estimées, sans que celles-ci ne soient impactées par ailleurs. Il restait alors à mettre en pratique le concept d'intégration des sources de données grâce à des méthodes d'inférence statistiques permettant de tenir compte de la complexité des variations que subissent les différents paramètres et surtout de l'incertitude existant autour de l'estimation de chacun, notamment l'imprécision qui peut exister autour du comptage des effectifs.

Les modèles intégrés de dynamique des populations

En réponse s'est développée, depuis quelques années, une méthode permettant d'estimer conjointement l'immigration, la survie et la fécondité en intégrant dans le cadre d'un seul modèle tous les mécanismes déterminant les variations de la taille d'une population : la naissance des jeunes, leur survie et leur recrutement dans la population reproductrice, la survie des individus reproducteurs et l'apport d'immigrants, recrues externes à la population (Figure 20).

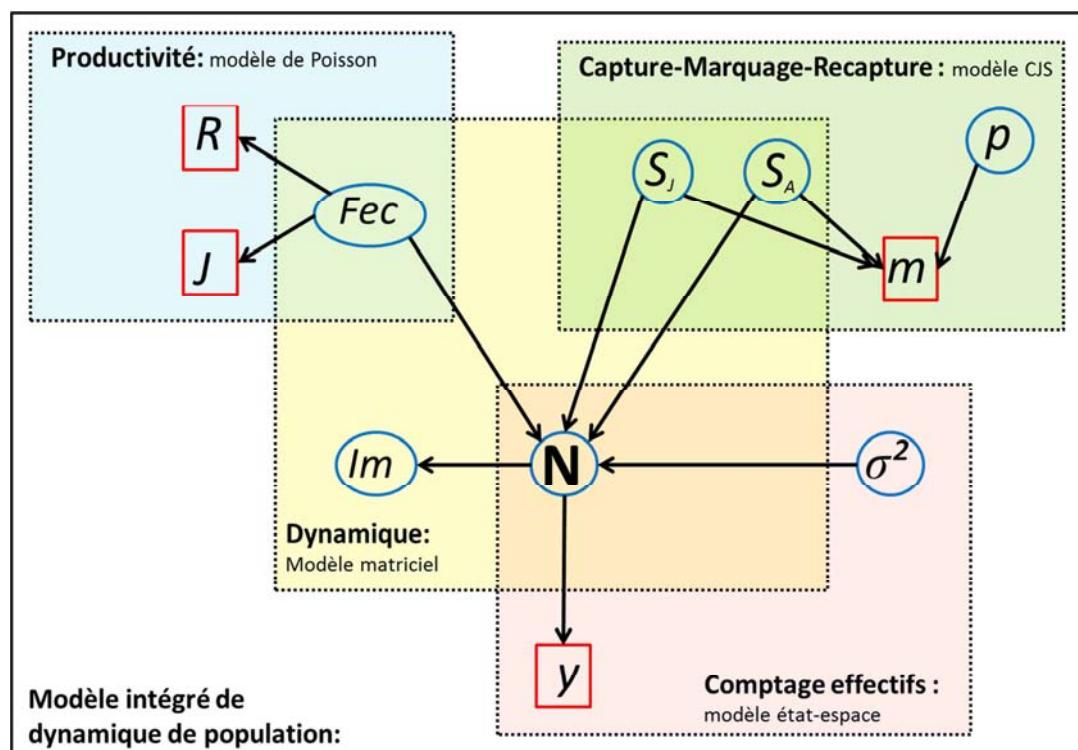


Figure 20 : Schéma simplifié d'un modèle intégré de dynamique des populations tel qu'il aurait pu être construit dans le cadre de l'étude du monarque de Tahiti, afin d'identifier dans la dynamique des populations suivies l'existence d'une immigration en provenance de vallées où la présence de l'espèce reste inconnue. Un modèle similaire a été réalisé sur l'oriole de l'île de Monserrat *Icterus oberi* (Oppel et al. 2014).

En utilisant les données de suivi de la reproduction, le paramètre de fécondité (Fec) peut être estimé en première approche par une loi de Poisson sur le ratio entre nombre de jeunes annuellement produits (J) et le nombre de femelles reproductrices (R). L'estimation de la survie locale (S_J et S_A : survies réelles et émigration permanente) est reliée aux histoires de captures (m) par l'intermédiaire d'un modèle CMR comme présenté précédemment. Enfin survie et fécondité sont associées à l'immigration (im) dans un modèle matriciel de population projetant les variations d'effectif par classe (N). L'incertitude autour de l'estimation des paramètres est intégrée dans le modèle au travers de distributions statistiques modélisant la stochasticité démographique. Les variations interannuelles autour de ces paramètres peuvent être estimées pour modéliser la stochasticité environnementale. Enfin, toute observation en milieu naturel est la résultante d'un processus écologique (dont la compréhension est l'objectif d'une étude) et d'un processus d'observation, source de biais et d'erreurs dans les analyses. Pour prendre cela en compte, le modèle unique contient un modèle hiérarchique dit « espace-état » reliant les comptages annuels (y) aux effectifs prédis par une loi Normale traduisant le processus d'erreur (σ^2) associé à l'observation de ces effectifs (de Valpine and Hastings 2002, Kéry and Schaub 2012, Newman et al. 2014).

Cette méthode, présentée ici pour un système simple, est appelée **modélisation intégrée de dynamique de population** (IPM pour *Integrated Population Modelling* ; Besbeas et al. 2002). La modélisation intégrée repose sur l'analyse conjointe de différentes sources de données dans un modèle unique. Dans ce cadre, l'inférence des paramètres du modèle est basée sur le calcul d'une vraisemblance conjointe à l'ensemble des composantes du modèle et issue de la multiplication des vraisemblances de chaque composante. Les présupposés nécessaires à la réalisation des IPM seront présentés par la suite, lors de leur mise en œuvre dans le cadre de cette thèse sur des cas concrets d'application en gestion. L'intégration est possible car certains paramètres sont partagés par au moins deux composantes différentes. Pour illustrer cela, les différentes composantes d'un modèle intégré sont schématisées dans la figure 20 ainsi que les paramètres qui les relient ensemble. Plus particulièrement, les modèles intégrés de dynamique de population qui nous intéressent ici sont définis par l'analyse conjointe des données sur la variation des effectifs d'une population et des données sur ses paramètres démographiques. Leur objectif est d'estimer ces paramètres au mieux et d'en inférer la dynamique de la population en tenant compte des comptages ayant été réalisés (Schaub and Abadi 2011). En ce sens, les IPM formalisent l'approche *ad hoc* qui avait été proposée pour comparer les projections de dynamique par l'approche démographique des modèles matriciels avec le taux de croissance observé par les suivis phénoménologiques des variations de l'abondance (Véran and Lebreton 2008). Ainsi, le qualificatif de modèles intégrés illustre le fait que cette modélisation réussit de manière unique à **réunir l'approche démographique de l'approche phénoménologique**, tel que l'appelait de ses vœux K. Shea (1998).

Pour être plus précis, les IPM présentent, à l'image de l'exemple précédent, un grand nombre d'avantages issus des bénéfices de l'intégration (Schaub and Abadi 2011):

- Principalement, l'intégration rend possible l'**estimation de paramètres démographiques en l'absence de données spécifiques** (Abadi et al. 2010b, Schaub and Fletcher 2015). Si cette propriété est particulièrement pertinente pour l'estimation de l'immigration, difficile par ailleurs, elle peut être utilisée dans différentes situations, par exemple pour estimer la fécondité moyenne sans avoir à réaliser de suivi de la reproduction (Besbeas et al. 2002, Kéry and Schaub 2012), pour estimer la survie juvénile ou immature quand les individus ne peuvent être marqués ou ré-observés avant un certain âge (Lebreton and Clobert 1991, Véran and Lebreton 2008) ou encore pour améliorer l'estimation de l'émigration en combinant comptages, contrôles et reprises (Reynolds et al. 2009, Cave et al. 2010, Péron et al. 2010).
- Les IPM sont en effet conçus comme des puzzles d'une **grande flexibilité** en fonction des besoins du système étudié et facilement adaptable aux améliorations statistiques au sein des différents compartiments. Ils peuvent notamment intégrer l'estimation d'effets reliés à des covariables environnementales (Besbeas et al. 2002, Schaub and Abadi 2011) pouvant constituer des menaces climatiques ou anthropiques à la dynamique des populations (Véran and Lebreton 2008, Tenan et al. 2012, Péron et al. 2012, Oppel et al. 2014). La modélisation d'effets aléatoires est aussi très aisée si on cherche à tenir compte de la variabilité inhérente aux paramètres démographiques selon les années ou encore les sites d'études (Kéry and Schaub 2012).
- Ces modèles permettent aussi de **tenir compte de différentes sources d'hétérogénéité** entre les individus ou les sites suivis et **d'incertitudes** dans la compréhension de la dynamique des populations comme la stochasticité démographique et environnementale (Besbeas et al. 2002). Ils innovent surtout par leur capacité à la fois d'identifier une part de biais et d'imprécisions issus du processus d'observation et d'améliorer la qualité des estimations d'abondances en tenant compte des processus démographiques mesurés par ailleurs. De multiples modélisations de ce processus d'observation ont déjà pu être testé en fonction de données disponibles sur les effectifs, qu'il s'agisse le plus couramment du nombre de couples reproducteurs (Véran and Lebreton 2008, Abadi et al. 2010b, Péron et al. 2012, Brown and Collopy 2012, Szostek et al. 2014), d'informations sur la présence et l'occupation de nichoirs (Tempel et al. 2014), d'estimation de l'abondance via les prises de pêcherie (« *Catch-Per-Unit-Effort* » ; Rochette et al. 2013) ou encore de protocoles de suivi standardisés d'estimation de tendances à l'échelle nationale (Besbeas et al. 2002).
- Ainsi, l'**intégration rend plus correcte l'estimation des paramètres démographiques** comme celle des effectifs car elle permet de vérifier la cohérence entre les différents types d'analyses indépendantes (Besbeas et al. 2002). Cette propriété semble particulièrement intéressante pour étudier les populations à démographie complexe et/ou de petites tailles pour lesquels les

analyses indépendantes perdent de leur puissance (Schaub et al. 2007, Véran and Lebreton 2008, Abadi et al. 2010a, Johnson et al. 2010). De plus, il sera envisageable d'optimiser à l'avenir, et pour chaque système d'étude, le protocole d'échantillonnage des différentes sources d'informations afin d'obtenir un niveau de compréhension suffisant pour un coût de suivi limité (Abadi et al. 2010a, Lahoz-Monfort et al. 2014; cf. Tome II, Chapitre 4).

En conclusion, si la partie précédente a montré que les analyses démographiques étaient de puissants **outils à la gestion des populations animales**, celles-ci restaient difficilement applicables à un grand ensemble de situations concrètes à cause de l'obtention longue et coûteuse de données suffisantes. De par leurs avantages précédemment listés, les IPM semblent prometteurs pour réaliser des analyses démographiques même en cas de **jeux de données faibles ou partiels, situation courante en gestion des populations**. Ils ont déjà fait leurs preuves dans un certain nombre de situations pratiques : pour identifier des causes de déclin et pour renseigner les efforts de conservation (Besbeas et al. 2002, Schaub et al. 2007, 2010, Véran and Lebreton 2008, Johnson et al. 2010, Tenan et al. 2012, Oppel et al. 2014), pour affiner les stratégies de prélèvements modulables (Fonnesbeck and Conroy 2004, Gauthier et al. 2007), pour améliorer la compréhension de la dynamique des populations en utilisant la récolte d'individus non marqués prélevés ou retrouvés morts (Hoyle and Maunder 2004, Fieberg et al. 2010, Schaub et al. 2010, Rochette et al. 2013), pour comprendre la dynamique conjointe de deux espèces en interaction (Péron and Koons 2012), ainsi que pour identifier des processus démographiques dépendant du niveau de densité de population (Johnson et al. 2010, Péron et al. 2010, 2012, Abadi et al. 2012, Schaub et al. 2013).

Mais la principale valeur ajoutée de la modélisation intégrée pourrait être l'**estimation des flux démographiques de court terme entre populations, sur lesquels on connaît peu de choses, et cela sans demander d'effort de suivis supplémentaires** (Abadi et al. 2010b, Schaub et al. 2010, 2012, 2013, Brown and Collopy 2012, Demerdzhiev et al. 2014, Szostek et al. 2014). En particulier, la capacité des IPM à pouvoir directement tester l'effet de covariables environnementales sur le taux d'immigration a favorisé un pan de recherche entier sur la compréhension des déterminismes de ce processus, qui avait été ouvert par les premières analyses de CMR, mais surtout par des modèles théoriques. C'est dans ce cadre que les IPM ont été utilisés au cours de mon doctorat (cf. Tome II). Je n'oublierai pas, à la fin de ce manuscrit, d'en discuter certaines limites avérées et d'autres que mon travail m'a permis de souligner (cf. Chapitre 2 de la discussion générale).

ii. Les facteurs influençant l'immigration

Le comportement de dispersion peut se décomposer en trois étapes : le départ du site d'origine, le déplacement à la recherche d'un nouveau site et le choix de s'installer dans ce nouveau site (Clobert et al. 2001). D'aucuns peuvent s'intéresser de manière légitime aux facteurs influençant telle ou telle étape, telle ou telle décision de manière isolée. Seulement, tout lien entre les trois étapes de dispersion ne doit pas être sous-estimé. En particulier, se focaliser sur les déterminants de l'immigration ne doit pas réduire le champ d'investigation aux mécanismes guidant la probabilité d'installation mais bien l'élargir aux étapes précédentes qui la conditionnent. Par exemple, le choix de s'installer peut bien être influencé par la bonne qualité de l'habitat ; si aucune population voisine n'est en mesure de fournir assez d'immigrants potentiels, ou bien si les corridors de dispersion sont barrés par des infrastructures humaines, l'immigration n'en reste pas moins affectée. Ainsi **le taux d'immigration est influencé par la probabilité que des émigrants quittent leur population d'origine, par la probabilité qu'ils atteignent la population étudiée, et enfin par la probabilité qu'ils décident de s'y installer et qu'ils réussissent à s'y reproduire.** Les paragraphes suivants reviennent d'abord sur les facteurs influençant ces différentes probabilités. Ensuite, nous expliquerons comment cette influence se traduit en terme démographique, avant de terminer sur l'application en gestion de ces concepts fondamentaux.

Les facteurs favorisant l'émigration de candidats potentiels à l'immigration :

Le comportement de dispersion a historiquement été abordé comme un comportement animal consistant à quitter son site de naissance (ou de reproduction). Et c'est avec l'essor de l'écologie comportementale qu'ont été étudiés en profondeur les multiples déterminants de la dispersion via cette décision d'émigrer de sa population d'origine, qui varie bien sûr en fonction du contexte (espèce, population, individu). Pour simplifier, ces déterminants peuvent être présentés en trois classes distinctes (Clobert et al. 2001; de nombreux chapitres traitent ce sujet):

- **La qualité de l'habitat à la naissance** ou pendant le développement était le premier facteur attendu à pouvoir influencer le choix de disperser. Dans certaines situations, de mauvaises conditions peuvent déclencher le départ des individus vers des lieux plus cléments (Oro et al. 2004). À l'inverse, ces mauvaises conditions peuvent inhiber tout départ si cela indique une augmentation des coûts associés à la recherche d'un nouvel environnement (Spinks et al. 2000). Il a aussi été montré que des individus immigrants étaient malgré tout porteurs d'une information sur la qualité de leur population d'origine, et leur bonne qualité physique pourrait être un signe pouvant favoriser la dispersion des locaux (Cote and Clobert 2007).

- Ensuite, les **relations intraspécifiques** sont un élément clé dans la propension à quitter une population car les parents, les frères et sœurs et/ou les congénères de manière générale peuvent

forcer un individu à partir afin de ne pas limiter leur utilisation des ressources. Ainsi, l'augmentation de la densité de congénères peut conduire dans de nombreux cas à augmenter la dispersion (comme dans Inchausti and Weimerskirch 2002) mais elle peut aussi la réduire dans d'autres situations où elle indique une bonne qualité de l'habitat (Matthysen 2005). La philopatrie (le choix de ne pas disperser) peut aussi être favorisée dans de nombreux systèmes sociaux ou grégaires, où les individus bénéficient de la présence de leurs congénères. A l'aide d'un IPM combinant contrôles et reprises sur plusieurs sites, Péron et ses collaborateurs ont pu mettre en évidence de telles variations dans le déterminant à l'émigration d'une même espèce. La dispersion natale des mouettes rieuses *Chroicocephalus ridibundus* semble être favorisée dans les grandes colonies en direction des plus petites, tandis que la dispersion de reproduction est favorisée dans les petites colonies en direction des colonies plus importantes ! Selon les auteurs, le succès reproducteur des primo-reproducteurs est plus faible dans les grandes colonies où les adultes expérimentés bénéficient des meilleures places. Pourtant, le succès reproducteur des adultes est meilleur dans les grandes que dans les petites colonies, bénéficiant probablement d'une recherche de nourriture facilitée et d'une prédation limitée. Ainsi, les jeunes ont tendance à quitter les grandes colonies pour s'assurer une première reproduction dans une petite colonie avant de retourner dans une grande colonie une fois de l'expérience acquise (Péron et al. 2010).

- Enfin, la dispersion peut être une **stratégie d'évitement de la dépression consanguine** en limitant la probabilité de se reproduire avec un individu apparenté (Lambin 1994, Szulkin and Sheldon 2008). Ce mécanisme peut conduire à ce que, quelle que soit la situation, il puisse toujours y avoir une proportion, même négligeable, d'émigrants. Néanmoins, la dispersion ne doit pas atteindre des lignées évolutives trop éloignées avec lesquelles des tentatives de reproduction seraient infructueuses (phénomène de dépression hybride).

En conclusion, du point de vue d'une population étudiée, la venue d'immigrants peut être influencée par des causes indépendantes affectant les populations voisines. Citons par exemple de fort succès reproducteur dans des populations de forte densité pouvant induire le départ des jeunes ne pouvant pas y être recrutés. La variation de cette quantité d'immigrants potentiels peut ainsi influencer le taux d'immigration réalisé dans une population voisine (Szostek et al. 2014).

Les facteurs limitant la capacité des dispersants à atteindre la population étudiée :

La phase de déplacement entre deux populations se réalise au travers d'une multitude d'habitats inconnus et pas forcément favorables à la survie de l'individu. Ce déplacement a donc toujours un certain coût, en termes de condition physique voire de mortalité (prédation, accident, famine...), qui influence ensuite la capacité de l'individu à s'installer et à se reproduire dans un nouveau territoire (Stamps 2001). Ce coût est lié à la **connectivité du paysage** par rapport aux

exigences de l'espèce. Il est d'autant plus fort que l'individu doit se mouvoir dans des milieux non favorables. Tout un pan de recherche en écologie s'intéresse à cette connectivité du paysage via l'organisation spatiale des mosaïques d'habitats contrastés (Manel et al. 2003). Il s'intéresse tout particulièrement à la fragmentation des habitats par les activités humaines, phénomène déjà présenté, qui pourrait ainsi **réduire la capacité des dispersants à atteindre la population étudiée** et donc pourrait affecter son taux d'immigration (Macdonald and Johnson 2001).

Les facteurs favorisant l'installation d'immigrants dans la population étudiée

Le processus d'installation peut être divisé à nouveau en trois étapes : la recherche de ce nouvel habitat favorable, la décision de s'y installer, et le fait d'y être effectivement recruté, c'est-à-dire de s'y reproduire (le candidat peut en effet repartir après un stimulus défavorable ou un échec de reproduction). Intéressons-nous pour commencer aux **processus comportementaux de recherche puis de sélection du futur site de reproduction**. Ils peuvent être distingués entre quatre processus principaux (Stamps 2001) :

- L'individu dispersant peut prospecter puis sélectionner un habitat selon sa seule expérience. Cette source d'**information dite privée** est issue d'un **long apprentissage par essai-erreur** (Danchin et al. 2001). Par le coût associé aux déplacements et à la recherche d'un nouvel habitat, les dispersants sont confrontés à un compromis entre le risque associé à une recherche trop longue et le bénéfice de trouver l'habitat optimal à leur valeur adaptative future (Stamps 2001). La stratégie choisie dépend là encore, des conditions locales, de chaque individu mais aussi de l'espèce et de la stratégie démographique qui lui est associée. Il est attendu que les espèces à courte durée de vie adulte comme les insectes réduisent leur temps de recherche jusqu'à accepter des habitats suboptimaux. Les espèces longévives pouvant reporter leur reproduction vont à l'inverse pouvoir approfondir le choix d'un territoire auxquels elles seront le plus souvent fidèles... Dans tous les cas, la sélection de l'habitat peut être accélérée par l'utilisation d'informations indirectes sur la qualité de celui-ci mais suffisamment intégrative pour limiter le temps de recherche (Danchin et al. 2001).
- En effet, le dispersant peut être aidé par des stimuli qui favorisent la sélection d'un nouvel habitat similaire à celui d'origine. Ce mécanisme est appelé **empreinte spatiale par apprentissage de stimuli** (« *habitat imprinting by habitat cuing* », Hildén 1965). Ces stimuli ne doivent pas être nécessairement produits par les facteurs déterminants le succès reproducteur à venir mais y être corrélés. Ils doivent cependant être facilement détectables (Stamps 2001). Certains insectes utilisent par exemple des indices chimiques libérés par leurs plantes hôtes.
- D'autre part, les dispersants peuvent utiliser la présence de congénères comme indice d'une bonne qualité de l'habitat. Cette **attraction pour les congénères** a lieu lorsque leur présence à un endroit donné augmente la probabilité que de nouveaux individus s'y installent (« *conspecific*

attraction » ; Stamps 1988). Si ce processus était attendu et a été couramment rencontré chez les espèces sociales ou coloniales (exemples dans Sarrazin et al. 1994, Péron et al. 2010, Szostek et al. 2014), il a aussi été montré chez un grand nombre d'espèces solitaires (Stamps 2001).

- Enfin, l'information indirecte de la qualité de l'habitat par la seule présence de congénères peut être biaisée si les conditions se détériorent ou bien si le milieu ne peut pas soutenir de nouvelles recrues. A l'inverse, les dispersants peuvent utiliser une information non-biaisée de la qualité actuelle de l'habitat au travers des performances reproductrices réalisées par les congénères au sein d'un habitat convoité. Les auteurs parlent d'**information publique** (Valone and Templeton 2002) car c'est un indice de qualité de l'habitat que les reproducteurs locaux ne peuvent pas dissimuler. L'information publique permet ainsi aux candidats à l'installation de prédire leur succès futur par l'intégration de l'ensemble des effets influençant la performance reproductrice (qualité de l'environnement mais aussi le niveau actuel de la compétition intraspécifique...). Cela en fait un signal facile à détecter, plus fiable que la seule présence des congénères et plus efficace que l'information privée par essai/erreur. Néanmoins, comme les immigrants potentiels se basent sur l'événement de reproduction précédent leur propre tentative, l'utilisation de cette information publique devrait être sélectionnée dans les environnements où les variations successives sont corrélées et non dans les milieux imprévisibles en terme de climat ou de ressources (Danchin et al. 2001). L'utilisation d'information publique via le succès reproducteur des congénères a été empiriquement validée chez quelques espèces solitaires (Doligez et al. 2002) mais surtout chez les espèces fortement sociales (Valone and Templeton 2002). Elle serait par exemple utilisée par les vautours fauves candidats à l'installation dans l'environnement des causses du Sud de la France, aux variations interannuelles significativement autocorrelées (J. Lecomte; résultats non publiés selon Danchin et al. 2001). Au sein de ce type d'environnement, il est prévu que l'information publique soit particulièrement pertinente pour les espèces longévives choisissant un territoire pérenne pour se reproduire car elle permet de se faire une idée des niveaux de variations de la qualité de l'habitat.

Les facteurs favorisant le recrutement d'immigrants dans la population étudiée

Il y a pour finir les processus favorisant la reproduction d'un immigrant dans le nouveau site.

- Tout d'abord, le succès de cette première reproduction est évidemment dépendant des **conditions environnementales au moment de la tentative**. Un individu non expérimenté face à un nouvel habitat risque d'être plus sensible à l'occurrence d'un climat rude ou d'une faible quantité de ressources alimentaires (exemples dans Grøtan et al. 2009, Abadi et al. 2010b). Cependant, cette sensibilité renforcée par l'inexpérience peut être limitée par le mécanisme d'empreinte spatiale, énoncé plus haut, qui peut aussi faciliter le recrutement d'un immigrant. En effet, la probabilité

qu'il réussisse à se reproduire dans le nouvel habitat est augmentée si celui-ci ressemble à l'habitat d'origine, puisque l'individu a déjà acquis l'expérience de ce type d'habitat pour y résider de manière performante à travers des compétences motrices et sensorielles favorisant la recherche de nourriture dans ce type d'habitat, l'acquisition de comportements anti-prédateurs associés ou encore une réponse immunitaire adaptée à cet environnement (notion d'« **habitat training** », Stamps 2001). Cette notion implique que l'idée de qualité intrinsèque de l'habitat, qui sera valable pour tous les individus est peut-être à relativiser au vu de leur adaptation à leur habitat d'origine.

- Ensuite, l'effet attractif de la présence des congénères sur la décision d'installation peut se révéler comme un bon indicateur de la probabilité de recrutement dans des cas où l'espèce est présente en faible densité sur une zone étendue et où la présence de congénères apporte un certain nombre d'avantages : un meilleur accès aux partenaires sexuels et aux ressources alimentaires lorsque celles-ci sont inégalement réparties, une réduction du risque de prédation grâce à la force de dissuasion du groupe... Cet effet positif de l'augmentation de la densité, défini comme **effet Allee** (Allee 1931, Courchamp et al. 2008), peut ainsi augmenter le taux d'immigration. Les preuves empiriques de ce mécanisme sont encore rare (Péron et al. 2010 à propos de la dispersion de reproduction chez la mouette rieuse) mais le biais des études en faveur des populations à forte densité y est sans doute en partie responsable.

- Cependant, la probabilité de recrutement est limitée dans une majorité des situations étudiées par la forte densité de congénères déjà installés (recrues locales et immigrants des années précédentes) qui limitent l'exploitation des ressources à un nouvel arrivant et montrent parfois des comportements agressifs (Stamps 2001). Par ce biais-là, **le taux d'immigration peut être un trait dépendant de la densité de la population** (Wilson and Arcese 2008, Schaub et al. 2013), et l'effet attractif de la présence de congénères trompe en quelque sorte la sélection du site favorable.

Ainsi, par ce fait que le recrutement effectif d'un immigrant dans une population puisse être lié à la densité de population, limité quand celle-ci est forte, potentiellement facilité quand celle-ci est faible, **le processus d'immigration apparaît comme un trait démographique pouvant réguler et stabiliser la dynamique d'une population** (Grøtan et al. 2009, Schaub et al. 2013). Seulement, les études empiriques mettant en évidence une régulation des populations via l'immigration restent encore rares (Schaub et al. 2013) alors que cet effet est théoriquement attendu dans de nombreux contextes, en particulier celui de la dynamique des métapopulations en fonctionnement source-puits (Pulliam 1988, Howe et al. 1991, Hanski 2001, Guo et al. 2005)

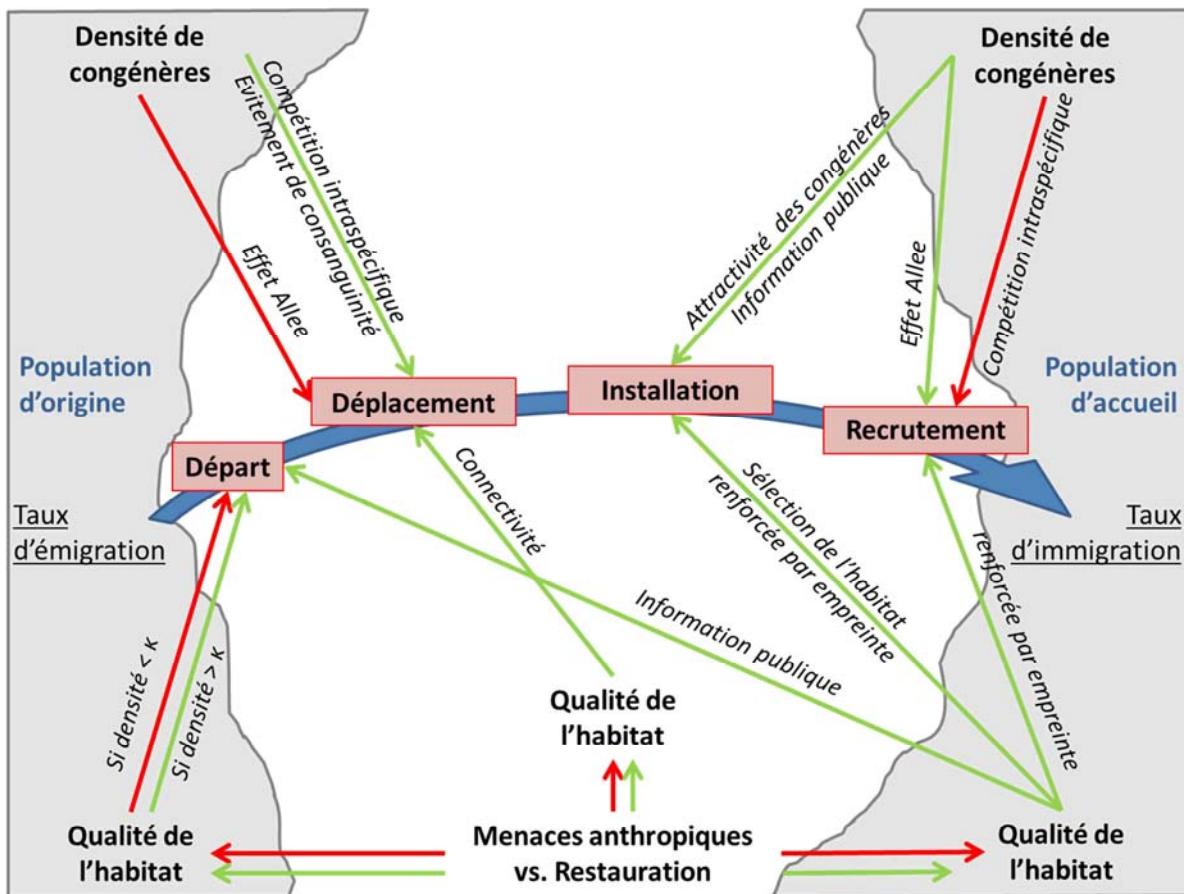


Figure 21 : Les facteurs influençant le taux d'immigration tout au long du processus de dispersion. Les flèches vertes indiquent une augmentation de la probabilité que l'étape de dispersion se réalise en lien avec une hausse du facteur déterminant. Les flèches indiquent au contraire un effet négatif. Les éléments en gras correspondent aux facteurs déterminants la dispersion. Les mécanismes associés à ces influences sont en italique.

iii. L'influence de l'immigration sur la dynamique des populations

Alors que la figure 21 schématise les facteurs pouvant influencer le taux d'immigration, cette partie présente ce que l'on sait, malgré les difficultés d'investigation, des conséquences de ces flux démographiques sur la dynamique des populations. Cette synthèse est un prérequis à la réflexion sur l'apport de ces connaissances en gestion des populations animales.

Révéler la contribution de l'immigration au taux de croissance

Dans un premier temps, plusieurs études avaient réussi à utiliser les analyses de CMR, combinées ou non à d'autres données, pour quantifier la contribution de l'immigration au taux de croissance des populations (Ward 2005, Lampila et al. 2006, Peery et al. 2006, Schaub et al. 2006). Mais c'est surtout dans le domaine de la régulation de la faune sauvage que le problème de l'immigration avait été soulevé depuis longtemps pour essayer de comprendre pourquoi certaines stratégies de régulation n'avaient que très peu d'effets sur les densités. Pourtant, rares sont les études qui ont pu démontré à ce jour, que ce soit à l'aide de la télémétrie ou de la génétique, un effet de l'immigration, malgré l'ampleur supposée du processus (Novaro et al. 2005, Robinson et al. 2008, Cooley et al. 2009, Andreasen et al. 2012).

C'est donc avant tout l'approche théorique via la modélisation qui a permis d'avancer sur la question des conséquences de la dispersion sur la dynamique des populations. Ces avancées théoriques avaient fait dire à Ikka Hanski que « le temps où les écologues ignoraient la dispersion, par le présupposé que émigration et immigration s'équilibrerait, était révolu » (Hanski 2001). Comme cela a déjà été soullevé pour l'application des modèles de viabilités, il a néanmoins fallu plus de dix ans, et de nombreux appels en faveur d'un renforcement des études empiriques pour calibrer, valider et appliquer ces modèles théoriques, afin que ce temps-là commence à laisser la place à une vérification systématique de l'influence de l'immigration dans les populations étudiées.

Suite à un premier travail novateur utilisant les IPM pour estimer le taux d'immigration d'une population de chouettes chevêches (Abadi et al. 2010b), Michael Schaub et ses collaborateurs ont progressivement identifié un **rôle majeur de l'immigration chez plusieurs espèces d'oiseaux**, dont la plupart était menacée à plus ou moins grande échelle (Schaub et al. 2010, 2012, 2013, Szostek et al. 2014). De plus en plus d'études quantifient de la sorte des taux d'immigration importants dans des systèmes qui auraient été considérés *a priori* clos, du fait de leur isolement géographique ou parce que l'espèce était réputée pour disperser à courtes distances (Brown and Collopy 2012, Demerdzhiev et al. 2014, Oppel et al. 2014, Tempel et al. 2014; cf. Tableau 3). Il y a des chances que l'utilisation croissante des IPM montre empiriquement que de telles situations composent en réalité une part importante voire majoritaire des situations naturelles.

En plus de forts pourcentages d'immigrants recrutés dans les populations, il apparaît que l'immigration réalise aussi une **forte contribution au taux de croissance réalisé**. En effet, si on fait abstraction de l'origine des individus, l'immigration reste un apport d'individus qui pèse dans la balance. Or, la dynamique de certaines populations, et en particulier celles d'espèces à courte durée de vie, est très sensible aux variations du recrutement de nouveaux individus (Saether and Bakke 2000). Ceci explique la forte contribution de l'immigration observée chez de nombreuses espèces de passereaux et de petits rapaces (Lampila et al. 2006, Abadi et al. 2010b, Schaub et al. 2012, 2013, Tempel et al. 2014). Si cette contribution de l'immigration comme facteur de recrutement est attendue moindre chez les espèces longévives, des exemples contradictoires s'accumulent notamment chez les oiseaux marins coloniaux et même chez les grands rapaces (Péron et al. 2010, Hernández-Matías et al. 2013, Szostek et al. 2014, Tauler et al. 2015).

Une question de définition et d'échelle...

Il serait important, dans un avenir proche, de procéder à l'analyse comparative des travaux disponibles pour identifier les contextes pour lesquels une forte contribution de l'immigration est attendue. Cela pourrait orienter suivis démographiques comme actions de gestion (cf. Tome IV).

Tableau 3 : Liste et description non exhaustive d'études mettant en évidence l'importance de l'immigration dans la dynamique des populations. Il s'agit des articles cités à plusieurs endroits de ce manuscrit.

Spèces	Aire (km ²)	Taux d'immigration	Commentaires	Références
<i>Parus montanus</i> Mésange boréale	22	22% ^c	—	(Lampila et al. 2006)
<i>Xanthocephalus x.</i> Carouge à tête jaune	40000	6.5 % ^b	Perte d'habitat affecte immigration	(Ward 2005)
<i>Jynx Torquilla</i> Torcol fourmilier	62	25% ^c	—	(Schaub et al. 2012)
<i>Upupa epos</i> Huppe fasciée	62	28% ^c	—	(Schaub et al. 2012)
<i>Lanius collurio</i> Pie-grièche écorcheur	18	43-56% ^c	Effet sauvetage Forte densité limite immigration	(Schaub et al. 2013)
<i>Brachyramphus m.</i> Guillemot marbré	2100	16% ^c	Effet sauvetage	(Peery et al. 2006)
<i>Sterna hirundo</i> Sterne pierregarin	4	16% ^c	Attraction pour les congénères	(Szostek et al. 2014)
<i>Athene noctua</i> Chouette chevêche	20-95	10-30% ^c	Effet sauvetage Diminue avec l'aire et l'éloignement	(Schaub et al. 2006)
<i>Athene noctua</i> Chouette chevêche	40	29.5% ^c	Pic de campagnols augmente immigration	(Abadi et al. 2010b)
<i>Strix occidentalis o.</i> Chouette tachetée	350	10% ^c	Effet sauvetage	(Tempel et al. 2014)
<i>Falco sparverius</i> Crécerelle d'Amérique	~5000	30-50% ^c	Effet sauvetage	(Brown and Collopy 2012)
<i>Bubo bubo</i> Hibou grand-duc	500	160% ^a	Effet sauvetage	(Schaub et al. 2010)
<i>Aquila heliaca</i> Aigle impérial	12500	85% ^a	Effet sauvetage	(Demerdzhiev et al. 2014)
<i>Neophron p.</i> Vautour percnoptère	5000	5-15% ^c	Effet sauvetage	(Tauler et al. 2015)
<i>Puma concolor</i> Puma	594	11% ^d	Effet aspirateur	(Cooley et al. 2009)
<i>Puma concolor</i> Puma	735	11-16% ^d	Effet aspirateur	(Robinson et al. 2008)

^a exprimé en nombre d'immigrants arrivés à 1 an par rapport à la population reproductrice

^b exprimé en nombre d'immigrants arrivés à 1 an par rapport à la population totale

^c exprimé en nombre d'immigrants recrutés par rapport à la population reproductrice

^d exprimé en nombre d'immigrants recrutés par rapport à la population totale

Une clarification des prédictions en fonction des stratégies d'histoires de vie est notamment attendue sur ce point. Seulement, un regard sur le tableau 3 suggère deux problèmes qu'il faudrait éclaircir avant de s'hasarder à des comparaisons :

- Il y a tout d'abord une question de définition du taux d'immigration. Si la majorité des études le définissent comme le nombre d'immigrants recrutés chaque année par rapport au nombre de couples reproducteurs présents, certaines le rapportent à la population totale, et d'autres estiment le nombre d'immigrants arrivant à l'âge d'1 an avant d'être recruté (Tableau 3). Ce choix est important, notamment chez les espèces longévives, car le nombre d'immigrants d'1 an sera toujours beaucoup plus important que celui des individus recrutés dans la population reproductrice après plusieurs années caractérisées par un certain taux de mortalité. Le taux d'immigration élevé de la

population de hiboux grand-duc ou celle d'aigles impériaux sont alors à relativiser par la forte proportion de ces immigrants qui ne se reproduisent pas et contribuent peu au taux de croissance. Ainsi, pour faciliter les comparaisons entre populations et espèces, je suggère que le taux renseigné soit celui du nombre d'immigrants recrutés à l'année t par rapport au nombre de couples reproducteurs cette même année.

- En outre, il y a nécessairement la question de l'échelle spatiale de l'aire d'étude à trancher. L'immigration étant un processus spatial, plus l'aire d'étude est grande, plus elle intégrera l'ensemble des mouvements de dispersion en son sein et plus les échanges avec l'extérieur seront faibles. Cette dépendance du taux d'immigration à l'échelle de l'aire d'étude a d'ailleurs été bien mise en évidence entre 4 populations de chouettes chevêches de taille et d'isolement différents (Schaub et al. 2006). Seulement, ce problème d'échelle est beaucoup plus complexe car cet effet spatial dépend fortement de l'espèce considérée, selon ces capacités de dispersion (aigle impérial vs. mésange boréale), son comportement colonial ou solitaire (sterne pierregarin vs. huppe fasciée)... C'est pour cette raison que le tableau 3 montre une grande variabilité de surfaces suivies, et pour la même raison que je ne m'hasarderai pas à des comparaisons interspécifiques de l'importance de l'immigration.

Par contre, la question de l'échelle spatiale nous a intéressés car elle détermine aussi l'influence de l'immigration et en conséquence les applications que peut avoir son étude en gestion des populations. Dans les paragraphes suivants, nous croiserons prédictions théoriques et validations empiriques sur l'effet de l'immigration dans la persistance des populations **à l'échelle locale (une population)**, **à l'échelle régionale (un réseau de populations)**, et **à l'échelle de la distribution d'une espèce**.

L'apport de l'immigration à l'échelle d'une population

Dans le contexte des populations en déclin, l'immigration a comme effet de réduire le risque d'extinction et de réussir à stabiliser la dynamique locale. Tout effet de ce type est appelé effet sauvetage au sens large (« *rescue effect* » ; Brown and Kodric-Brown 1977), même si son application stricte se réserve aux cas où la probabilité d'extinction est effectivement réduite (Hanski 2001). Les preuves empiriques de ce phénomène sont déjà nombreuses, chez les oiseaux par exemple (Inchausti and Weimerskirch 2002, Altwepp et al. 2006, Peery et al. 2006, Schaub et al. 2010, 2013, Brown and Collopy 2012, Demerdzhiev et al. 2014).

Un effet similaire à l'effet sauvetage, nommé effet aspirateur (« *vacuum effect* » ; Beasley et al. 2013) peut conduire à une augmentation de l'immigration vers les espaces qui ont subi de forts prélèvements, limitant ainsi les efforts de contrôle (Novaro et al. 2005, Cooley et al. 2009, Reynolds et al. 2013, Lieury et al. 2015). Cette capacité qu'a l'immigration de tamponner les

perturbations est néanmoins favorisée chez les espèces les plus mobiles, et colonisant une large gamme d'habitats. C'est par exemple le cas des renards (Novaro et al. 2005, Lieury et al. 2015), de certains mustélidés (Reynolds et al. 2013) et félins (Cooley et al. 2009, Andreasen et al. 2012).

Les connexions entre populations à une échelle régionale

A l'échelle régionale, la dispersion relie les populations fragmentées par des flux démographiques. Pour définir des réseaux de populations connectées, le terme de **métapopulation** a été proposé (Levins 1969). Il définit un assemblage de populations locales structurées dans l'espace en fonction de zones localisées et fragmentées d'habitats favorables, reliées entre elles par des flux démographiques. Ces flux ont pour conséquence d'influencer la dynamique locale, incluant la possibilité d'établir de nouvelles populations après l'extinction de certaines d'entre elles (Hanski 1999). Ce concept est donc relié, au cours d'une certaine échelle de temps recouvrant plusieurs générations, à la fragmentation de l'habitat et au renouvellement des populations locales au travers d'événements d'extinction et de colonisation (Hanski and Simberloff 1997). Dans le cas où l'attention est focalisée sur un moment donné, on remarque l'existence d'habitats où le recrutement local n'est pas suffisant pour permettre une population persistante⁹. Ces populations dont la démographie locale (*i.e.* sans immigration) enregistre un taux de croissance inférieur à 1 sont appelées **populations puits**. C'est vraisemblablement le cas des populations d'oiseaux précédemment citées qui déclinaient fortement sans immigration (Inchausti and Weimerskirch 2002, Peery et al. 2006, Schaub et al. 2010, 2013, Brown and Collopy 2012). A l'opposé, les populations en croissance démographique malgré l'absence d'immigration sont considérées comme populations sources. De par l'utilisation d'un habitat favorable permettant une production locale de jeunes qui potentiellement dépasse la capacité de charge du milieu, ces populations sont **sources** potentielles d'émigrants allant coloniser des espaces, peut-être moins favorables mais où le recrutement n'est pas empêché par une trop forte densité de congénères, que constituent les puits. Cette image négative du puits est liée à cette maigre qualité de l'habitat qui implique des taux de survie moins bons (toutes choses égales par ailleurs) et une production limitée de jeunes pouvant à leur tour nourrir d'autres populations (Pulliam 1988). Notons aussi l'existence de populations **pseudo-puits** dont le déclin ne conduit pas à l'extinction totale mais qui plutôt s'arrête à un nouvel effectif stable déterminé par les nouvelles conditions environnementales. Enfin, soyons bien clairs sur **l'indépendance entre la taille d'une population et son caractère source ou puits**. Typiquement, une population aussi petite soit-elle peut être source alors qu'elle reste sensible à l'extinction du fait des événements stochastiques (Hanski and Simberloff 1997).

⁹ D'où le concept de niche écologique réalisée où les phénomènes de dispersion permettent d'étendre la niche potentielle d'une espèce à des habitats moins favorables supportant des populations puits (Pulliam 1988).

Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes intéressés à la dynamique de populations locales gérées à une échelle temporelle inférieure ou égale au temps de génération des espèces considérées. En conséquence, lorsqu'il sera fait référence à l'existence de flux démographiques entre les populations étudiées et leurs voisines, ce sera dans le cadre de la compréhension d'une photographie instantanée de systèmes source-puits, et non celui de l'étude des événements d'extinction/colonisation locale sur plusieurs générations que requiert le concept de métapopulation. De par les définitions sus-jacentes, la caractérisation d'une population étudiée en tant que source ou puits est liée à la détermination de son **taux de croissance intrinsèque**, caractérisant la dynamique locale, c'est-à-dire sans immigration mais tenant en compte l'émigration dans la survie apparente. Les suivis d'abondance ne sont donc pas toujours un bon outil. Là encore, l'estimation des paramètres démographiques, survie locale et fécondité, est un prérequis à la projection du taux de croissance intrinsèque, notamment par le biais des modèles matriciels (*e.g.* Novaro et al. 2005, Peery et al. 2006, Doxa et al. 2013). Les IPM sont d'ailleurs d'excellents moyens d'optimiser l'analyse d'un suivi démographique pour déterminer la tendance d'une population et donc son statut de source ou puits (*e.g.* Schaub et al. 2010, 2013, Brown and Collopy 2012). La compréhension du fonctionnement d'un système source-puits dans son ensemble est à l'inverse beaucoup plus compliquée puisqu'elle nécessite un effort de suivi colossal sur plusieurs sites favorables à la reproduction, accompagné d'un programme CMR lourd permettant des relectures dans les différents sites (*e.g.* Inchausti and Weimerskirch 2002, Péron et al. 2010)¹⁰. C'est pourquoi la compréhension des conséquences de l'existence de flux démographiques à l'échelle régionale sur la dynamique des populations avait majoritairement progressé à l'aide de modèles théoriques avant qu'ils ne soient testés empiriquement dans différents systèmes d'études.

De manière générale, la régulation des taux d'émigration/immigration en fonction de la qualité de l'habitat, du niveau de consanguinité ou de compétition intraspécifique semble être à l'origine d'une **meilleure stabilité de l'ensemble d'une métapopulation** (Hanski 2001). En effet, l'existence de flux démographiques modulés par les contrastes de conditions locales entre les populations est favorable à un système dynamique où des individus peuvent quitter un habitat saturé ou dégradé pour coloniser d'autres sites, avant que d'autres individus puissent y revenir si les conditions s'améliorent. La dispersion entre les populations et la sélection d'un habitat favorable relâche ainsi la contrainte de subir inexorablement les conditions locales. Ce faisant, elle rend possible la persistance du réseau entier de populations même si certaines populations locales peuvent être perturbées jusqu'à s'éteindre. Cependant, compte tenu du coût individuel associé à la

¹⁰ D'autres méthodes permettent l'identification de système source-puits, comme les échantillonnages génétiques (Andreasen et al. 2012) ou les suivis télémétriques (Novaro et al. 2005). Autrement, une meilleure stabilité de la dynamique face à la stochasticité environnementale semble être indicatrice d'une population source (Howe et al. 1991).

dispersion, on s'attendrait à ce que de forts taux de dispersion soient contre-sélectionnés, empêchant ainsi la persistance de métapopulations à large échelle. Cette persistance peut néanmoins être considérée comme une stratégie évolutive d'étalement du risque, par l'existence d'individus persistant à disperser même si les conditions locales favorisent leur philopatrie, avec l'idée qu'une proportion de ces dispersants peut toujours atteindre par hasard un habitat de meilleure qualité (Hanski 2001).

L'immigration depuis les populations sources favorise donc la persistance de l'ensemble du réseau. Mais qu'en est-il de l'impact des populations puits ? Les populations sources étant autonomes démographiquement, on pourrait s'attendre à ce que leur dynamique soit affaiblie par le départ d'émigrants vers des sites puits qui devraient théoriquement ne fournir en retour que peu d'immigrants à la source. Selon cette idée, les puits ne seraient que des boulets trainés inexorablement par les populations en croissance. Plus que cela, ils auraient un effet néfaste dans le cas où la propension à émigrer des populations sources dépendrait de leur existence (Buechner 1987). Seulement, nous avons présenté plutôt des mécanismes d'émigration indépendants de l'existence d'autres habitats potentiels car forcés par les conditions locales, notamment en termes de densité ou de présence d'apparentés. Or, si certains individus quittent nécessairement leur population d'origine, l'existence d'habitats même moins favorables ne peut qu'augmenter leurs chances de survie. En lien avec ce présupposé, **divers effets bénéfiques de l'existence de population puits** ont théoriquement été mis en évidence **en faveur des populations sources et de la métapopulation dans son ensemble** (Howe et al. 1991) : i) la présence de populations puits additionnelles augmenterait la taille de la métapopulation, puisque les émigrants des populations sources peuvent survivre au sein des habitats puits, malgré leur dynamique déclinante liée à un succès reproducteur plus faible. ii) Cet effet serait fonction de la qualité du puits (en termes de taux de croissance) et non en fonction de sa taille. iii) Néanmoins, il ne serait théoriquement plus valable au-delà d'un certain seuil qui fragiliserait la population source (évidemment, si tous les jeunes partent...). Seulement, les mécanismes d'émigration densité-dépendante limiteraient en pratique de telles situations. iv) Enfin, dans le cas où le taux de croissance des populations sources déclinerait, la présence de puits augmenterait la persistance de la métapopulation, et plus les puits seraient de bonnes qualités, plus longtemps le réseau persisterait (Howe et al. 1991).

Enfin, tout ne semble pas aussi simple que ces modèles théoriques ne le prétendent. L'accumulation progressive mais très lente des évidences empiriques de dynamiques source-puits laissent apparaître des niveaux d'interactions complexes en fonction des espèces et des contextes entre les déterminants de l'émigration et l'immigration. Des manipulations expérimentales de la densité ont pu montrer un effet négatif de la génération d'un puits sur une population source et sur la persistance démographique de l'ensemble (Gundersen et al. 2001). Ces auteurs ont en tout cas

appelé à plus de précautions dans notre évaluation de la dynamique spatiale des populations. Vouloir imposer des modèles théoriques simples à toutes les situations naturelles sans faire l'effort préalable d'identifier les déterminants locaux pourrait générer de graves erreurs conceptuelles comme appliquées. Par exemple, dans le cas complexe précédemment explicité des colonies de mouettes rieuses du Forez, les déterminants de l'émigration variaient en fonction de la densité, mais aussi de l'âge des individus et du statut source ou puits de la population. Suite à un déclin de la population source principale, le taux d'émigration depuis cette population a été réduit, ce qui a augmenté le déclin des petites colonies puits, qui ne peuvent plus en retour soutenir la grande colonie dans son déclin (Péron et al. 2010).

Les patrons d'immigration à l'échelle de l'aire de distribution des espèces

Pour finir, la réflexion sur le fonctionnement des systèmes sources-puits peut être étendue à l'échelle de l'aire de répartition d'une espèce. La **théorie de la niche écologique potentielle** (Grinell) prédit que la densité en individus d'une même espèce est normalement distribuée au sein de la répartition spatiale de celle-ci avec un maximum de densité au centre du domaine d'existence, là où les conditions sont les plus favorables. Pour les espèces mobiles aux bonnes capacités de dispersion (typiquement les insectes, les oiseaux et les mammifères), on s'attend à ce que de fortes densités au centre de la répartition géographique provoquent l'émigration d'individus vers la périphérie (au moins dans les systèmes à l'équilibre, *i.e.* où les densités sont stabilisées autour de la capacité d'accueil). A l'inverse, les zones marginales sont attendues comme ne pouvant assurer une croissance démographique suffisante à la production d'un surplus d'émigrants potentiels. En conséquence, l'application de la théorie de la niche écologique, en lien avec l'influence de la qualité de l'habitat, de la compétition intraspécifique et de la dépression consanguine sur le taux d'émigration, suggère que **les populations au centre de l'aire de répartition soient des populations sources tandis que les populations à la marge soient des puits** (Lawton 1993, Maurer 1999, Ward 2005). Il est donc attendu que l'immigration contribue de manière majoritaire à la dynamique des populations périphériques tandis que les variations de survie et de fécondité en lien avec la densité déterminent la dynamique des populations centrales (Guo et al. 2005). Le corollaire de cette application est que **les populations à la marge seraient plus sensibles aux variations environnementales** et donc plus sujettes aux événements successifs d'extinction et de colonisation, à l'origine d'expansion/constriction de l'aire de répartition de l'espèce. Enfin, de par le fait que les populations marginales soient plus fragmentées et isolées entre elles, les événements de colonisation font d'elles des lieux de dérives et d'effet fondateur en termes génétiques et donc des potentialités d'évolution et de spéciations importantes (Guo et al. 2005).

iv. Application des connaissances sur l'immigration en gestion

Reprendons maintenant les grandes idées qui ont pu émerger des parties précédentes pour analyser leurs applications potentielles en termes de gestion des populations animales. Pour ce faire, progressons du niveau continental vers les situations locales particulières.

Tout d'abord, la prédiction d'un fonctionnement en système source-puits des populations connectées d'une même espèce à **l'échelle de son aire de répartition** pourrait justifier **une politique de priorisation de la conservation envers les populations centrales au détriment des populations marginales**. En effet, suivant le même raisonnement que d'aucuns utilisent pour proposer une réduction des efforts de conservation dans les îles susceptibles d'être submergées dans un futur proche (Courchamp et al. 2014 vs. Andréfouët et al. 2015), une application rapide de la dynamique source-puits continentale pourrait très bien consister à redistribuer en faveur des cœurs de répartition les ressources allouées aux populations à la marge, qui seraient destinées à s'éteindre de toute façon. Pour l'avoir vécu, cet argument peut être énoncé au sein d'une communauté d'écologues en réponse à une présentation sur les bénéfices des plans de conservation de populations marginales : « Quel est l'intérêt de conserver cette population puits qui s'éteindrait sans immigration, alors que les populations centrales qui la nourrissent d'immigrants, sont elles aussi menacées par les activités humaines ? ». Cette question pourrait par exemple être posée dans le cadre de l'aigle de Bonelli (Figure 22). Selon un modèle prédictif se basant sur des données réelles mais parcellaires, les populations de ce rapace méditerranéen seraient organisées en grandes populations sources situées à la latitude médiane de son aire de répartition (Andalousie pour sa partie occidentale), qui nourririaient les populations puits du Nord de la péninsule ibérique et du Sud de la France (Hernández-Matías et al. 2013). S'il est prédit qu'en renforçant la dynamique des populations sources, l'effet sauvetage sur les populations périphériques est bien plus efficace que les actions locales sur celles-ci, alors la priorisation spatiale des programmes (en faveur de Sud de l'Espagne dans l'exemple de l'aigle de Bonelli) pourrait être une solution. Le corollaire de cette idée dans le cadre de la régulation ou l'éradication à l'échelle continentale d'espèces considérées nuisibles ou invasives serait de renforcer l'action sur le centre de répartition pour affaiblir les populations périphériques.

Cependant, il a pu être prédit que la conservation des populations est dans certains cas aussi importante au centre qu'aux marges, puisque l'existence de ces dernières améliorerait la dynamique et la persistance de l'ensemble du réseau (Howe et al. 1991). En outre, elles seraient d'un grand **intérêt en termes d'adaptation évolutive**, surtout dans le contexte des changements climatiques, où les aires de répartition sont attendues à devoir évoluer pour s'adapter (Guo et al. 2005). Face à ces nouveaux arguments, toute perspective de priorisation spatiale serait-elle à exclure ?

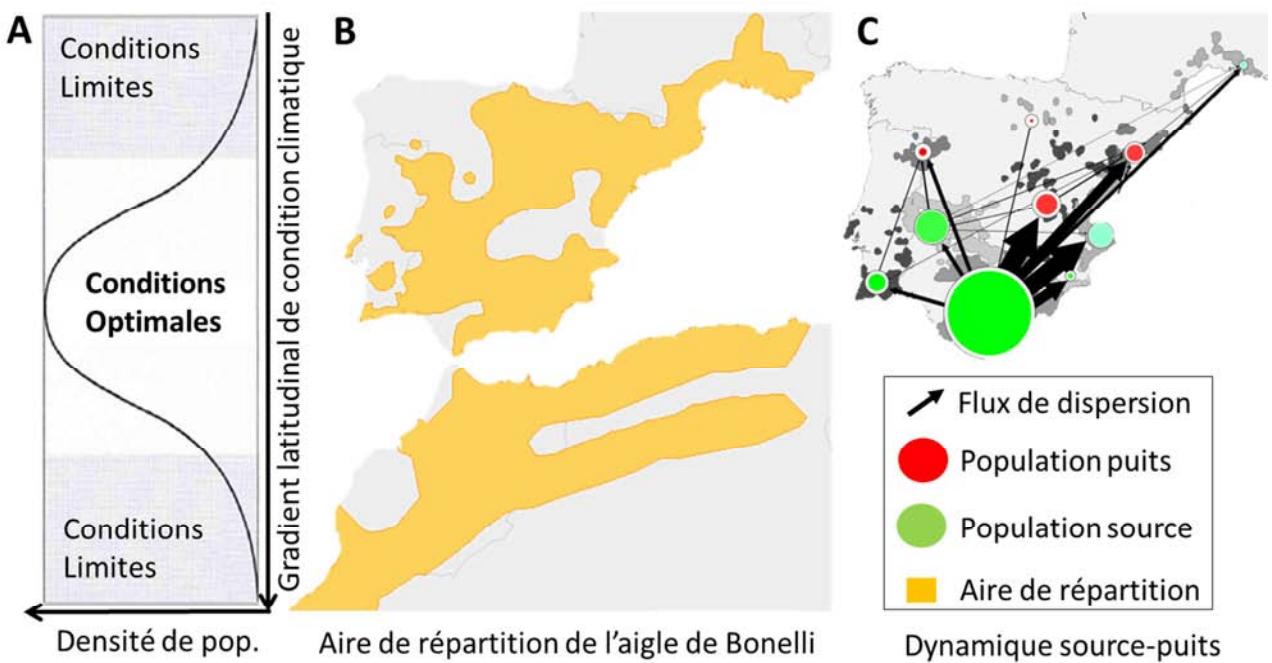


Figure 22 : Distribution de l'aigle de Bonelli en Europe occidentale : un système source-puits à l'échelle de l'aire de répartition ? En A, le concept de niche écologique potentielle prédit qu'il existe, pour un facteur donné de l'environnement, une zone de son gradient où les conditions de croissance démographique d'une espèce sont optimales, et où les densités de population sont les plus élevées. En B, ce concept peut être appliqué à la répartition occidentale de l'aigle de Bonelli (BirdLife International and NatureServe 2014), qui devrait, le long d'un gradient latitudinal de conditions climatiques, présenter un préférendum correspondant au sud de la péninsule ibérique et au Nord du Maghreb. En C, une prédition de la dynamique source-puits correspondant à la moitié Nord de cette répartition a été réalisée grâce à une PVA multi-sites (Hernández-Matías et al. 2013).

Ce questionnement peut évidemment s'appliquer aux systèmes sources-puits **à échelle régionale**, comme nous en avons déjà eu un aperçu avec l'exemple des colonies de mouettes rieuses (Péron et al. 2010). Malgré les débats concernant l'influence des systèmes sources-puits sur la dynamique des populations gérées localement, les auteurs semblent néanmoins d'accord sur la nécessité de mettre en place des **suivis démographiques multi-sites à échelle régionale permettant d'identifier la structure et la dynamique de réseaux de populations connectées** afin de protéger les sources contre tout déclin irrémédiable, tout en ne négligeant pas le suivi des populations puits ou marginales, qui est une condition nécessaire à la réalisation d'une gestion modulable des espèces face aux changements globaux (Howe et al. 1991, Guo et al. 2005, Hernández-Matías et al. 2013).

Pour illustrer ce propos, le suivi des populations d'albatros hurleurs nichant sur les îles australes a démontré l'existence d'un système source-puits causé par une émigration densité-dépendante (Inchausti and Weimerskirch 2002). Bien que cette émigration favorise la persistance des populations puits, les auteurs ont mis en évidence un effet pernicieux de la pêche à la palangre, qui non seulement affecte directement la dynamique des populations locales près desquelles les hameçons sont mis à la dérive, mais aussi l'ensemble du réseau, de manière indirecte par la

réduction de l'effet sauvetage via la diminution des propensions à émigrer. Malgré leurs coûts importants, les suivis multi-sites paraissent ainsi primordiaux pour détecter et comprendre de nouvelles menaces sur la biodiversité. A nouveau, la modélisation intégrée pourrait se révéler particulièrement utile pour mener **à bien ce type de suivis à moindre coût**.

Pour élargir le propos, certains auteurs se sont interrogés sur l'évolution attendue du taux de dispersion face aux menaces toujours grandissantes conduisant au déclin des populations, à la perte et la fragmentation des habitats (e.g. Hanski 2001). Deux prédictions extrêmes s'opposeraient à des échelles de temps différentes. A court terme, une réduction de la dispersion pourrait être sélectionnée par l'augmentation des taux de mortalité associée aux échanges interpopulations. Cette situation est particulièrement attendue pour des populations fortement isolées. A l'inverse, et peut être à plus long terme, supposant qu'une dynamique de métapopulation soit une échelle de sélection pertinente pour la persistance d'une espèce, une augmentation des taux de dispersion en réponse à la fragmentation des habitats peut être espérée, comme un sauvetage évolutif consistant à favoriser la persistance de la métapopulation au potentiel détriment de la dynamique locale (Hanski 2001).

Revenons pour finir aux conséquences de ces flux d'immigrants sur la dynamique et la **gestion d'une population locale**. Comme cela a déjà été dit, une grande majorité des actions de gestion sont pensées et réalisées à l'échelle locale en n'ayant pas conscience que l'immigration d'individus venus d'autres populations puisse influencer la réponse de la population aux mesures de gestion. Nous avons déjà explicité que l'effet sauvetage pouvait être d'un grand soutien à la conservation des populations menacées à partir du moment où les causes locales d'extinction ont été identifiées et éradiquées au minimum localement, au mieux sur l'ensemble de l'aire de répartition où la restauration d'habitats favorables est le terreau de recolonisation par dispersion. A l'inverse, cette réponse spatiale des populations est problématique lorsqu'elle interfère via effet aspirateur sur les stratégies d'éradication d'espèces invasives ou de contrôle d'espèces considérées comme nuisibles. Ainsi, il semblerait fondamental de **diagnostiquer systématiquement si la dynamique de la population gérée est fortement influencée par l'immigration**, afin d'avoir conscience que les actions réalisées localement ne sont pas forcément les plus déterminantes. Cela revient donc à identifier si la population est une source ou un puits, et cela grâce au suivi et à l'analyse des paramètres démographiques. Pour autant, étant donné que l'impact de l'immigration n'est *a priori* pas contrôlable par un plan de gestion, un gestionnaire pourrait honnêtement se poser la question de la pertinence de ce diagnostic. Quelques pistes de réflexion peuvent néanmoins s'inspirer de l'étude des déterminants de l'immigration synthétisée plus haut.

Concernant les déterminants de l'émigration depuis les populations avoisinant la population gérée, des perturbations majeures (anthropiques ou environnementales) peuvent modifier la qualité de l'habitat et induire le départ massif d'individus ou à l'inverse limiter à peau de chagrin la production d'émigrants. Ainsi, l'apport d'immigrants pour la population gérée peut être fortement influencé par ce qui a lieu hors de la zone d'action des gestionnaires locaux. Face à cette situation, il y a trois options : i) ne rien faire ; ii) étendre les mesures de gestion aux autres populations ; iii) **échanger avec les gestionnaires de populations proches sur la meilleure stratégie qui bénéficierait à l'ensemble du réseau de populations connectées.** Dans le contexte de l'éradication d'espèces considérées nuisibles ou invasives, l'extension d'une stratégie de contrôle homogène à une échelle nationale voire continentale paraît souvent impossible (contre-exemple dans Bryce et al. 2011, Reynolds et al. 2013), alors que l'accord entre des groupes de gestion différents est souvent difficile sur la décision comme l'application d'une méthodologie commune.

Ensuite, la fragmentation des habitats par les activités humaines peut aussi réduire la capacité des dispersants à atteindre la population étudiée et donc affecter son taux d'immigration (Macdonald and Johnson 2001). Chez certaines espèces, la déforestation, l'arrachement des haies, la densification du réseau de transport et l'urbanisation sont autant de barrières aux mouvements des animaux terrestres, tandis que pollutions sonores, lumineuses et installation d'éoliennes peuvent limiter les flux démographiques aériens. Ainsi, du point de vue d'une population étudiée, la venue d'immigrants pourrait théoriquement être arrêtée par une fragmentation croissante de l'habitat à son voisinage plus ou moins immédiat tandis que certaines installations peuvent être localement problématiques. Face à ce type d'enjeux, le **rétablissement de la connectivité du paysage** via la restauration de vastes corridors de dispersions semble la meilleure solution (Macdonald and Johnson 2001, Ward 2005). Dans certains contextes particuliers, la translocation d'animaux peut-être envisagée pour assister la dispersion et renforcer des populations en péril (Macdonald and Johnson 2001).

Enfin, une dernière possibilité réside dans l'**amélioration de l'attractivité locale** visant à favoriser la sélection puis le recrutement d'immigrants sur le site d'étude. En premier lieu, la découverte du mécanisme d'empreinte spatiale de l'habitat touche à la thématique de la conservation puisqu'elle a permis l'amélioration des actions de réintroductions/translocations en montrant qu'une habituation des individus à leur nouvel habitat pouvait améliorer les chances de survie une fois libérés (Sarrazin and Barbault 1996). A l'inverse, ce mécanisme implique que la conversion et la dégradation des habitats par les activités humaines puissent provoquer une diminution de l'attractivité de certains sites par production de stimuli répulsifs alors qu'ils pourraient par ailleurs supporter des individus sans affecter leur valeur adaptative (Stamps 2001). Dans la même idée, l'importance probable de l'attraction pour les congénères dans la décision de

l'installation pourrait s'avérer trompeur dans de nombreuses situations où la présence de congénères n'est plus qu'une conséquence de la dégradation/fragmentation de l'habitat plutôt qu'une réelle sélection de l'habitat (Macdonald and Johnson 2001). A l'inverse, dans le cas où l'effet Allee est déterminant dans le processus d'installation, des zones théoriquement favorables à une espèce pourraient être classées comme défavorables (et donc sans intérêt pour la conservation) à cause de l'absence de ces représentants, tout cela parce qu'il manquerait simplement une présence minimale d'individus pour amorcer une installation massive (Courchamp et al. 2008). Face à ces situations, Danchin et collaborateurs (2001) suggèrent d'utiliser différents déterminants à l'installation pour favoriser l'arrivée d'immigrants en améliorant de manière assez interventionniste l'indice de la qualité de l'habitat perçu par la présence des congénères en installant des leurres ou des individus captifs, voire en introduisant un faible nombre d'individus. De même, l'importance de l'information publique chez certaines espèces pourrait renforcer l'effet des actions locales en attirant des immigrants à s'installer dans de nouveaux territoires de la zone d'étude dont la qualité aurait été au préalable améliorée, soit par la réduction des menaces préexistantes, soit par l'approvisionnement artificiel en ressources : nichoirs ou nourriture (Danchin et al. 2001).

Ainsi, les concepts aujourd'hui connus à propos du comportement de dispersion et de son influence sur la dynamique des populations locales sembleraient fournir tout un ensemble de possibilités de gestion qui permettrait aux gestionnaires locaux de jouer sur des leviers que l'on pensait *a priori* peu importants et surtout inaccessibles. Malheureusement, de nombreux auteurs ont souligné le manque de données empiriques pour confirmer l'importance de ces différents concepts dans les populations naturelles, pour paramétriser les modèles associés et pour rendre réalisables des stratégies de gestion (Macdonald and Johnson 2001). Ce manque de données de terrain contextualisées est encore plus étonnant sachant le nombre croissant de méthodes aujourd'hui existantes pour obtenir ces données empiriques. Cet enjeu ne concerne pas seulement les populations menacées d'extinction. C'est aussi le cas de la régulation de prédateurs d'espèces menacées et plus généralement du contrôle des espèces considérées comme nuisibles ou invasives, pour lesquelles il est nécessaire de comprendre la dispersion afin de prédire leur expansion spatiale ainsi que leur réponse démographique aux actions entreprises (Macdonald and Johnson 2001). En conclusion, il semble qu'une réelle **synergie entre simulations et observations de terrain** soit nécessaire en gestion des populations. En effet, réaliser des simulations aide à la prise de décision en évitant de réaliser des actions trop coûteuses ou aux conséquences désastreuses. A l'inverse, les prédictions théoriques peuvent s'avérer dangereuses et contreproductives en entretenant l'illusion que des politiques de gestion simples sont applicables à large échelle. C'est pourquoi, elles nécessitent des calibrations en différents contextes afin d'être validées sur le terrain.

Résumé

L'introduction à ce travail de thèse a abordé les points suivants :

1. Pour limiter dans l'urgence les menaces que subissent ou que font peser les espèces dans le lien entre activités humaines et écosystèmes, une gestion des espèces est apparue comme essentielle et se développe depuis plusieurs décennies en combinant la conservation des populations menacées, une exploitation durable des ressources animales et une régulation pertinente des espèces considérées nuisibles ou invasives.
2. Malheureusement cette gestion de populations s'est divisée en trois champs disciplinaires : la gestion des pêcheries, le monde cynégétique et la conservation des espèces menacées. Les interactions entre ces champs sont encore très limitées alors qu'ils s'intéressent *in fine* aux mêmes objectifs et qu'ils font face aux mêmes mécanismes écologiques.
3. En outre, l'efficacité des actions de gestion semble avoir été limitée par la prépondérance de l'expérience personnelle et du choix arbitraire alors qu'une littérature importante se développe sur les déterminants et les pratiques d'une gestion non seulement efficace mais efficiente, en réponse aux ressources humaines et financières réduites. Des progrès et des actions concrètes sont actuellement menés en faveur d'une gestion des populations, éclairée par les connaissances acquises grâce à l'évaluation des actions déjà menées, et modulable en fonction des contextes et de l'évolution des systèmes.
4. L'étude de la dynamique des populations est très vite apparue comme un outil central au développement d'une gestion éclairée et modulable, puisqu'elle permet de comprendre et de prédire, grâce aux suivis des populations gérées, leur réponse démographique aux actions de gestion, et d'en améliorer à la fois l'efficience et la flexibilité.
5. Cependant, l'influence de l'immigration dans la dynamique des populations et dans leur réponse face à la gestion est semble-t-il encore sous-évaluée, alors qu'un nombre croissant d'études en souligne l'importance capitale.

Ce cheminement de pensée aboutit à la définition des objectifs de mon travail de doctorat, qui se devait de répondre aux différents éléments énoncés ci-après:

Premier objectif :

Ce travail de thèse a consisté à étudier la contribution de l'immigration dans la réponse de populations animales aux stratégies de gestion qui les concernent.

Second objectif :

Pour ce faire, il a fallu étudier la dynamique de ces populations en analysant les données de suivi démographiques qui ont pu être récoltées, en combinant approche phénoménologique et mécaniste. La difficulté d'estimer la contribution de l'immigration a nécessité l'utilisation des développements récents en analyse statistique et modélisations des paramètres démographiques.

Troisième objectif :

Face aux critiques récurrentes concernant le manque de données empiriques pour affiner ou valider les modèles de dynamiques théoriques, ce travail se positionne dans le cadre d'une écologie appliquée à des situations de gestion existantes, concrètes et diverses. Ce choix pour l'application ne devait pas pour autant fermer la porte à tout intérêt en termes de développement méthodologique et de questionnement sur de multiples aspects de l'écologie fondamentale. Cette thèse a donc requis un maximum de collaborations directes tant avec les acteurs de gestion des populations qu'avec les contributeurs d'une écologie fondamentale et théorique.

Quatrième objectif :

En conséquence de ce cadre de travail, ma thèse a donc cherché à participer et à encourager par diverses façons le développement d'une gestion éclairée et modulable des populations animales, que nous pensons être une condition nécessaire pour mettre en place une réponse efficiente face au déclin de la biodiversité.

Cinquième objectif :

Le succès d'une telle gestion éclairée et modulable est intimement lié selon nous aux rapprochements des différents champs d'application de l'écologie des populations, le monde de la gestion cynégétique (exploitation/régulation) et celui des protecteurs de la nature (conservation). C'est à cette fin que mon travail a porté à la fois sur des populations d'espèces menacées bénéficiant d'actions de conservation et sur la régulation d'espèces considérées comme nuisibles.

Nota Bene :

Comme le rappelle Sinclair *et al.* (2006), la décision d'un objectif de gestion correspond à un jugement de valeur qui n'est ni juste ni faux mais qui doit être discuté par des parties aux avis différents réunis par un même problème. Les travaux présentés ici s'appliquent à des cas concrets de gestion qui s'inscrivent donc dans un plan et un objectif de gestion. Dans ce manuscrit, nous nous intéresserons seulement aux aspects théoriques et techniques de mise en pratique de l'objectif préalablement choisi par les gestionnaires. Nous ferons attention de présenter le plus justement possible ces objectifs en amont des analyses réalisées, mais sans en discuter directement la pertinence.

Organisation du travail de thèse

En espérant qu'elle ait rempli sa mission, l'introduction qui s'achève ici a permis de présenter l'ensemble des briques conceptuelles et méthodologiques qui permettront aux lecteurs d'apprécier la présentation du travail que j'ai pu réaliser au cours de cette thèse. Il se peut néanmoins qu'au fil de l'écriture et de la réflexion, l'avancée de ces situations concrètes de gestion et de suivi nous contraigne à affiner ou à revoir nos stratégies d'analyses pour mieux s'ajuster aux contraintes du système étudié. Dans ce cas, si de nouveaux concepts et méthodes s'avèrent nécessaires, ils seront bien sûr introduits le plus clairement possible à l'image, je l'espère de cette introduction générale.

La présentation des analyses effectuées et des résultats obtenus est structurée en deux grandes parties que constituent deux systèmes de gestion différents :

1. En premier lieu, je présenterai une évaluation des actions de conservation menées au bénéfice de deux rapaces méditerranéens, **l'aigle de Bonelli** et **le vautour percnoptère**, dont les populations du Sud de la France sont menacées. Ce travail correspond à une analyse des suivis démographiques de ces deux populations en marge d'aire de répartition, afin d'identifier la part respective des actions de conservation et de l'immigration dans l'amélioration récente de leur dynamique.

2. En second lieu, je présenterai une évaluation des actions de régulation du **renard roux** dans des sites situés dans la moitié Nord de la France. Ce travail correspond à une analyse des suivis démographiques associés à une manipulation expérimentale des pressions de prélèvements réalisés dans différents sites géographiques, afin de quantifier l'efficacité de la gestion du renard dans différents contextes et d'identifier la part de l'immigration dans la réduction de cette efficacité.

Dans chaque partie, nous clôturerons nos analyses par des **propositions concrètes d'amélioration des actions de gestion**, puisqu'il s'agit là de la finalité du processus d'évaluation, mais aussi en proposant des pistes visant à **optimiser les suivis démographiques** de manière à favoriser une **évaluation des actions à moindre coût** humain et financier.

Tome II : Analyse comparée de la contribution de l'immigration à la dynamique de deux grands rapaces méditerranéens, menacés en marge de leur répartition mais bénéficiant de plans de conservation

Ce tome II s'inscrit dans une collaboration active avec Cécile Ponchon, en charge des suivis de rapaces au sein du Conservation des Espaces Naturels de Provence-Alpes-Côtes-d'Azur (CEN PACA ; www.cen-paca.org) et avec Max Gallardo, référent faune au Parc Naturel Régional du Luberon (PNR Luberon ; www.parcduuberon.fr). L'objectif de notre collaboration était d'apporter un support méthodologique à l'analyse des suivis démographiques réalisés simultanément aux plans de conservation, et à une réflexion sur l'optimisation de ces suivis. Ce travail a été enrichi sur ces aspects méthodologiques par une collaboration avec Aurélien Besnard et Olivier Gimenez, du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier (CEFE ; www.cefe.cnrs.fr).

Introduction — L'aigle de Bonelli et le vautour percnoptère, deux grands rapaces menacés par les activités humaines mais bénéficiant de plans de conservation¹¹

i. Deux rapaces longévifs de démographie similaire (Tableau 4)

L'aigle de Bonelli et le vautour percnoptère sont deux rapaces de taille moyenne (*i.e.* plus grand que les faucons mais plus petit que l'aigle royal ou le vautour fauve) mais néanmoins entrant dans la catégorie des **espèces longévives à maturité sexuelle tardive**. Il existe une grande variabilité dans l'âge, dit de recrutement, d'acquérir un territoire et de se reproduire pour la première fois mais les aigles de Bonelli sont en moyenne plus précoces (Hernández-Matías et al. 2010) que les vautours percnoptères (Grande 2006). Une fois cantonnés à un territoire, ces rapaces sont pour la plupart fidèles à leur site de reproduction. Les couples reproducteurs réussissent généralement à élever un jeune, plus rarement deux par an (Cortés-Avizanda et al. 2009, Hernández-Matías et al. 2013). D'après le travail de Thibaut Couturier présenté en Tome I Chapitre 3, la fécondité des aigles de Bonelli s'améliorerait avec l'âge et l'expérience des partenaires du couple (surtout de la femelle) et serait aussi sensible aux fortes précipitations du mois de Mai. Des analyses préliminaires dans le cas du vautour percnoptère montrent un effet similaire de l'expérience du couple, visible par un effet du renouvellement d'un de ces membres sur le succès reproducteur (Margalida and Benitez 2012). De même, chez les deux espèces, les taux de survie augmentent avec l'âge des individus et le statut de reproducteur. Cependant, les survies locales des jeunes aigles sont inférieures à celles des jeunes vautours (Grande et al. 2009 vs. Hernandez-Matias

¹¹ Les lecteurs trouveront des informations complètes sur ces deux espèces, les menaces, et les actions de conservation dont ils bénéficient en France sur les sites : www.aigledebonelli.fr et www.rapaces.lpo.fr/vautour-percnoptere

et al. 2011). Ainsi, malgré de grandes similitudes, l'aigle de Bonelli présenterait une stratégie démographique légèrement plus rapide que celle du vautour percnoptère avec un recrutement plus précoce au détriment d'une survie juvénile plus faible. D'après le continuum des stratégies démographiques présenté en Tome I Chapitre 3, il est attendu que cette différence se retrouve dans la contribution des paramètres démographiques à la dynamique d'une population, et donc peut être dans la réponse des populations aux perturbations anthropiques comme aux actions de conservation.



Illustration 4 : L'aigle de Bonelli (*Aquila fasciata*)

Une autre explication des faibles taux de survie des jeunes aigles de Bonelli serait un taux d'émigration hors de la population de naissance plus élevé que les jeunes vautours (Grande 2006, Hernández-Matías et al. 2010). Malgré la quantité limitée de données, le vautour percnoptère est en effet considéré comme une espèce philopatrique, comportement couramment observé chez les espèces migratrices. En effet, la deuxième différence entre les deux espèces est le comportement migrateur des vautours qui passent l'hiver au Sud du Sahara, entre la Mauritanie et le Sénégal pour ce qui est des individus français et espagnols (Figure 23; Meyburg et al. 2004, García-Ripollés et al. 2010). Après leur premier envol, les jeunes vautours passent leur premier été en Afrique avant d'initier la migration saisonnière dès 2-3 ans. La chute du taux de survie pour atteindre les 5 ans est expliquée par la recherche coûteuse d'un territoire (Grande et al. 2009). Chez les aigles, les faibles taux de survie des jeunes en recherche précoce de territoire pourraient s'expliquer de même. Dans les deux cas, les oiseaux à la recherche d'un territoire sont qualifiés d'erratiques.



Illustration 5 : Le vautour percnoptère (*Neophron percnopterus*)

Tableau 4 : Cartes d'identité démographique de l'aigle de Bonelli et du vautour percnoptère. Les références desquelles sont tirées les valeurs des paramètres démographiques sont citées dans le texte.

	Aigle de Bonelli	Vautour percnoptère d'Egypte
Nom scientifique	<i>Aquila Fasciata</i>	<i>Neophron percnopterus</i>
Famille phylogénétique	Accipitridae	Accipitridae
Masse / Envergure / Taille	1.5-2kg / 150-170cm / 60-70cm	1.5-2.5kg / 160-175cm / 55-75cm
Longévité	25-30 ans	~ 30 ans
Age de recrutement	3.8 [1-10] ans	6 [3-15] ans
Fécondité moyenne	0.9 [0.7-1.2] jeunes par couple	0.9 [0.5-1.4] jeunes par couple
Survie locale annuelle par âge	0.48 (Age 1), 0.57 (Age 2-3), 0.87 (Age 4+, en majorité cantonnés)	0.73 (Age 1-2), 0.78 (Age 3-4), 0.65 (Age 5), 0.75 (Age 6+), 0.83 (cantonnés)
Distance de dispersion	92 km [20-400 ; n=34]	36 km [0-150 ; n=22]
Comportement migratoire	Sédentaire	Migrateur transsaharien
Régime alimentaire	Prédateur (Lapin, perdrix...)	Nécrophage majoritaire



Figure 23 : Aire de répartition géographique de l'aigle de Bonelli (à gauche) et du vautour percnoptère (à droite)

L'aire de reproduction de l'aigle de Bonelli est indiquée en jaune. Dans la zone orange, il est parfois présent mais ne se reproduit pas. L'aigle se reproduit aussi sur les côtes chinoises (BirdLife International and NatureServe 2014; <http://www.iucnredlist.org/details/22696076/0>). Les zones de reproduction du vautour percnoptère sont indiquées en marron. L'hiver, les vautours migrent vers les zones jaunes. Dans les zones oranges, ils sont parfois présents (BirdLife International and NatureServe 2014 ; <http://www.iucnredlist.org/details/22695180/0>). Les populations étudiées dans le cadre de cette thèse sont localisées dans le Sud-Est de la France (cadre rouge), dans les deux cas en marge septentrionale d'aire de répartition. Notez que pour l'ensemble des figures de ce chapitre, l'espace graphique sera séparé en deux parties, la gauche pour l'aigle de Bonelli et la droite pour le vautour percnoptère. Cette représentation permettra la comparaison directe des analyses et de leurs résultats pour les deux espèces, qui seront indiquées par leur illustration respective.

En sus de leur démographie similaire, l'aigle de Bonelli et le vautour percnoptère partagent une **niche écologique similaire** que traduisent les aires de répartition superposées (Figure 23). Ils se reproduisent dans les milieux semi-arides du bassin méditerranéen et du Moyen-Orient. En domaine méditerranéen, ils apprécient les mosaïques de garrigue et de plaine à proximité de massifs rocheux où ils nichent en majorité dans des aspérités de falaises (Illustration 6). Les jeunes erratiques se rencontrent plus fréquemment en pleine littorale comme en Crau et en Camargue dans le Sud de la France. Les deux rapaces diffèrent néanmoins par leur régime alimentaire : prédateur d'oiseaux et de lagomorphes pour le premier, majoritairement nécrophage pour le second. Ils ne négligent pas moins des proies plus petites (reptiles, insectes, micromammifères) quand leurs ressources principales manquent.



Illustration 6: Falaises calcaires, sites de nidification partagés par l'aigle de Bonelli et le vautour percnoptère dans le Sud de la France.

ii. Menaces pesant sur les grands rapaces méditerranéens

Les deux rapaces ont subi un **lourd déclin de leur effectif mondial** depuis les années 1950. Si ce déclin ne semble pas encore préoccupant pour l'avenir de l'aigle de Bonelli à l'échelle mondiale, le vautour percnoptère a été classé parmi les 100 oiseaux les plus menacés dans le monde (30^{ème} de la liste EDGE de la Société zoologique de Londres ; www.edgeofexistence.org) et dans la liste rouge des espèces menacées de l'IUCN (BirdLife International and NatureServe 2014). Il faut noter le lien entre les menaces qui les affectent et leurs caractéristiques déjà énoncées.

Les principales menaces générant leur déclin sont l'**électrocution**, lorsque les oiseaux se perchent ou se cognent sur un pylône électrique, et les **persécutions directes** (tirs et empoisonnements). La persécution directe est une conséquence de la compétition que les aigles opèrent sur les activités humaines en prédatant le petit gibier (lapins, perdrix), et de la mauvaise réputation de charognard que traînent les vautours. Pour rappel, les reprises d'aigles de Bonelli morts dans le Sud de la France ont montré que les aigles avaient un risque annuel de mourir électrocutés à hauteur de 50% chez les erratiques et de 15 % chez les territoriaux (Chevalier et al. 2015). Dans la même zone, sept cas d'oiseaux plombés ont été recensés entre 2008 et 2014, parmi

ceux retrouvés (Scher and Boudarel 2014). Le vautour percnoptère étant charognard, l'impact du poison inoculé dans les carcasses est majoritaire même si les électrocutions et les tirs ne sont pas en reste (Terrasse 2005, Hernández and Margalida 2009, García-Ripollés and López-López 2011, Angelov et al. 2013). Parce qu'elles touchent la survie de tous les individus, et notamment les adultes reproducteurs, ces menaces ont de **fortes conséquences sur le taux de croissance des populations**, connaissant par ailleurs la contribution des taux de survie à la démographie des espèces longévives (Real and Mañosa 1997).

Ensuite, la **réduction des ressources alimentaires** a pu simultanément contribuer au déclin, notamment à cause des épidémies de myxomatose et de fièvre hémorragique affectant le lapin, proie essentiel de l'aigle de Bonelli (Hernandez-Matias et al. 2011), et suite au déclin du pastoralisme et à l'avènement de règlements sanitaires limitant la présence de carcasses en libre accès pour les vautours (Margalida et al. 2010, Martínez-Abraín et al. 2012a)

En outre, les rapaces méditerranéens subissent une **dégradation croissante de leur habitat préférentiel** avec l'implantation de nombreux projets éoliens et solaires dans ces régions au fort ensoleillement et aux vents réguliers et puissants. Ces installations ont pour effet de réduire considérablement les habitats de prospection sans compter les mortalités supplémentaires par collision avec les pales d'éoliennes (Carrete et al. 2009). Dans le Sud de la France, 1000 ha associés à 40 projets éoliens actuellement opérationnels occupent des domaines vitaux de couples d'aigles de Bonelli (Scher and Boudarel 2014). A cette dégradation de l'habitat, il faut ajouter les pollutions qui affectent la dynamique de ces rapaces aux travers des pesticides et des médicaments vétérinaires, comme le diclofenac, responsable d'un déclin très rapide des vautours asiatiques, dont le percnoptère d'Egypte, présent en Inde (Gilbert et al. 2007).

Enfin, la reproduction de ces rapaces rupestres peut être fortement affectée par les **activités sportives** très présentes en milieu méditerranéen (escalades, randonnées, VTT, motocross...) et qui perturbent, souvent de manière irréversible, les tentatives de reproduction et réduisent la fécondité (Orabi 2008).

iii. Les plans d'actions pour le Sud-Est de la France

Sous l'effet de ces menaces durant tout le siècle dernier, les populations d'aigles de Bonelli et de vautours percnoptères du Sud-Est de la France ont souffert d'une forte baisse à la fois de leur effectif de couples cantonnés (de ~ 80 couples d'aigles en 1960 à 25 en 2000, Scher and Lecacheur 2011, de ~100 en 1900 à 12 couples de vautours en 2000, Orabi 2008) et de leur aire de reproduction (Figure 24). Situées à la marge septentrionale de leur aire de répartition (Figure 23), **ces deux populations sont géographiquement isolées** des populations les plus proches : la population catalane d'aigles de Bonelli et la population pyrénéenne de vautours percnoptères.

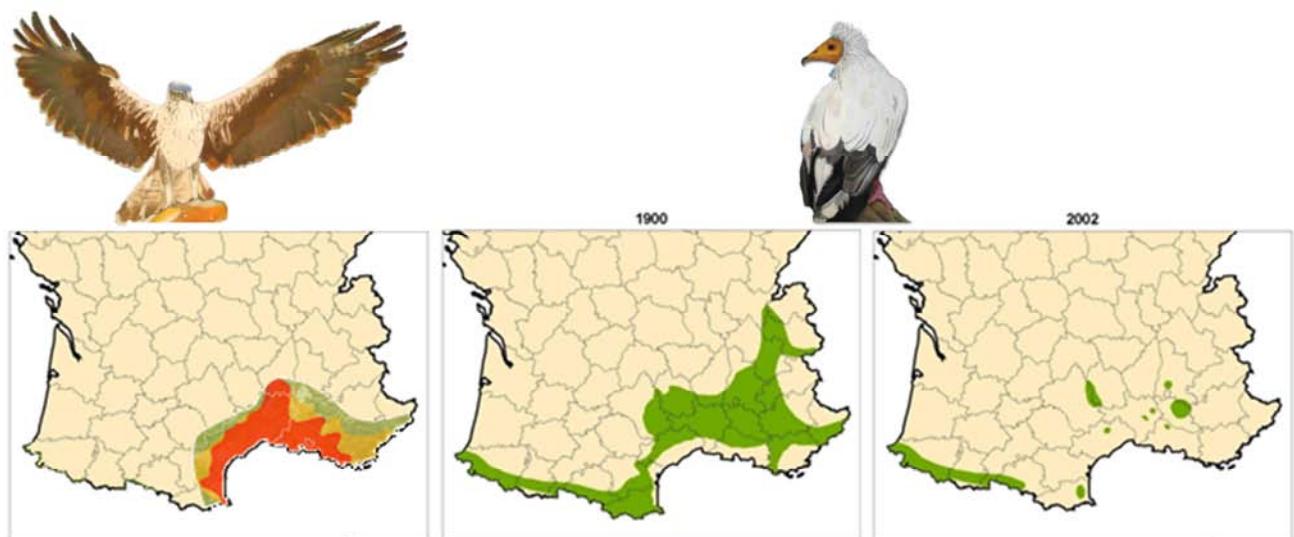


Figure 24 : Réduction en un siècle de l'aire de reproduction de l'aigle de Bonelli et du vautour percnoptère dans le Sud-Est de la France. A gauche, l'aire de reproduction de l'aigle de Bonelli est comparée entre 1900 (vert), 1950 (jaune) et 2014 (en orange, source : CEN-LR). Une réduction de l'aire de reproduction du vautour percnoptère (en vert) est aussi observable entre 1900 (au milieu) et 2002 (à droite, Source : PNR Luberon). Les populations étudiées dans ce manuscrit correspondent à toute la zone orange dans le cas de l'aigle mais uniquement aux lieux de présence du vautour dans la moitié Est du pays, donc hors Pyrénées.

La chute de l'effectif d'aigles de Bonelli a été détectée par le comptage des couples cantonnés réalisé chaque année par les associations naturalistes locales, suspectant une réduction du nombre d'observation de l'espèce. Seulement, dans les années 70-80, les maigres connaissances sur la biologie et la dynamique de l'espèce ne permettaient pas de comprendre suffisamment les menaces en jeu pour permettre des actions de gestion efficaces. Un **suivi démographique à long terme** de la population a alors été mis en place pour pallier ce manque de connaissances, en combinant un programme de baguage initié en 1990 avec le suivi des couples cantonnés et de leur succès reproducteur. Ce suivi a permis d'identifier l'électrocution des aigles comme la principale menace sur la persistance de cette population. L'aigle de Bonelli a alors bénéficié de deux **Plans Nationaux d'Action (PNA)** entre 1999 et 2004 puis entre 2005 et 2009. Un PNA est un plan de conservation d'une espèce ou d'un habitat menacé soutenu par l'Etat français, qui délègue à des opérateurs locaux le soin de limiter le déclin de la biodiversité patrimoniale.

En cohérence avec l'introduction générale de ce manuscrit, le tableau 5 présente, ci-après, les caractéristiques en termes d'objectifs, d'organisation, de pratiques et d'évaluations des deux PNA réalisés en faveur de l'aigle de Bonelli, combinant **réduction des taux de mortalité par électrocution**, actions de surveillance et de concertation avec les différents usagers de la nature, et amélioration des connaissances. Ces plans de conservation de l'aigle de Bonelli sont comparés à ceux mis en œuvre pour le maintien du vautour percnoptère : un PNA entre 2002 et 2006 entrepris à l'échelle du pays (population Sud-Est et pyrénéenne) et un plan Life Nature financé par l'Union Européenne entre 2003 et 2008. Ce dernier visait principalement à limiter le déclin de la population Sud-Est par la mise en place d'un **réseau de placettes d'alimentation** et de charniers cherchant

autant à restaurer la disponibilité en ressources de l'habitat qu'à restaurer un service écosystémique d'équarrissage naturel pour les éleveurs. Il s'agit de zones ouvertes clôturées alimentées en abats de boucherie par les acteurs de la conservation pour ce qui est des placettes d'alimentation et alimentées en carcasses de moutons par les éleveurs eux-mêmes pour ce qui est des charniers. Par la suite, j'utiliserai le terme « placette » pour désigner les deux systèmes, les placettes ayant été majoritairement installées lors les plans de conservation. Ces plans se sont accompagnés d'un suivi démographique visant à comprendre la dynamique de l'espèce à l'aide d'un programme de baguage.

Tableau 5 : Descriptifs des plans de gestion de l'aigle de Bonelli et du vautour percnoptère.

	Aigle de Bonelli	Vautour percnoptère d'Egypte
Plan de gestion	PNA	PNA et LIFE Nature
Période d'activité	1999-2004 puis 2005-2009	2002-2006 et 2003-2008
Porteurs du projet	DREAL LR	PNR Luberon et LPO Rapaces
Financeurs	Ministère, Union Européenne	Ministère, Union Européenne
Opérateurs techniques	DREAL LR, CEN LR, CORA	PNR Luberon, LPO, CEN PACA, CORA, SM Gorges du Gardon
Objectifs	Arrêt du déclin local Augmentation des effectifs Amélioration des savoirs	Arrêt du déclin local Augmentation des effectifs Restauration du service écosystémique d'équarrissage Amélioration des savoirs
Actions envisagées	Limitation des menaces Sensibilisation du public Suivi de la population	Limitation des menaces Sensibilisation du public Suivi de la population
Action principale d'atténuation des menaces	Isolation des pylônes électriques pour réduire le taux de mortalité lié à l'électrocution	Installation de placettes pour favoriser l'installation et le succès de couples reproducteurs
Action parallèle	Surveillance des dérangements lors de la reproduction	Surveillance des dérangements lors de la reproduction
Justification bibliographique	Faible recul sur l'aménagement des lignes électriques (Lehman et al. 2007)	Inspiré de la conservation des vautours fauves et moines dans les Causses, les Baronnies, le Verdon
Evaluations envisagées	Validation interne par un comité de pilotage ¹² et évaluation finale par un rapporteur externe	Evaluation finale interne par un comité de pilotage ¹⁴
Références	(Burger et al. 2013)	(Gallardo 2002, Orabi 2008)

¹² Tous deux constitués d'administrations (ministère, DIREN), de collectivités, d'experts scientifiques (CNRS, MNHN) et des opérateurs techniques (DREAL, CEN, LPO...)

L'évaluation de ces plans d'actions

La lecture des projets et comptes-rendus de ces plans de gestion invite à les comparer aux attentes précédemment décrites par le Tome I Chapitre 2. En première lecture, et pour les deux populations, la **réflexion en amont** de ces plans répondait aux critères d'une définition claire des objectifs généraux et spécifiques, d'actions envisagées en lien avec les connaissances alors établies, d'une concertation active entre les différents acteurs du programme, d'une synergie entre objectifs biologiques (renforcement de dynamique) et objectifs sociétaux (sensibilisation, partenariats avec éleveurs, chasseurs et entreprises), d'une collaboration avec les chercheurs (dont ce travail de thèse est un exemple), et enfin d'une évaluation des actions menées sur la durée du plan. Il faut aussi noter que ces différents plans ont été initiés alors qu'une maigre littérature était alors disponible sur l'efficacité des différentes actions envisagées. Cependant, la lecture des rapports d'évaluation contraste avec les **attentes en termes de qualité scientifique** (quantification des effets, protocole expérimental ou prise en compte d'effets confondants, prise en compte de l'incertitude...) : les conclusions sont uniquement basées sur la description de la variation du nombre de couples et de leur succès reproducteur.

En effet, l'isolation des pylônes électriques a débuté dès 1997 avec un maximum de pylônes problématiques aménagés au cours du premier PNA (1999-2004). Simultanément, le nombre de couples d'aigles a arrêté de chuter dès 1999 pour progressivement ré-augmenter depuis (Figure 25). De même, si quelques placettes d'alimentation ont été mises en place dès les années 80, la combinaison PNA/LIFE a augmenté progressivement leur nombre jusqu'à l'actuel, couvrant plus de 50 aires de reproduction occupées ou historiques. Au cours du suivi, le déclin du vautour percnoptère (en nombre de couples cantonnés) s'est enrayer avant que l'effectif ne progresse de 12 couples en 2000 à 21 en 2012 (Figure 25). Les deux résultats suggéraient donc le **bénéfice des actions menées sur la dynamique de ces populations**.

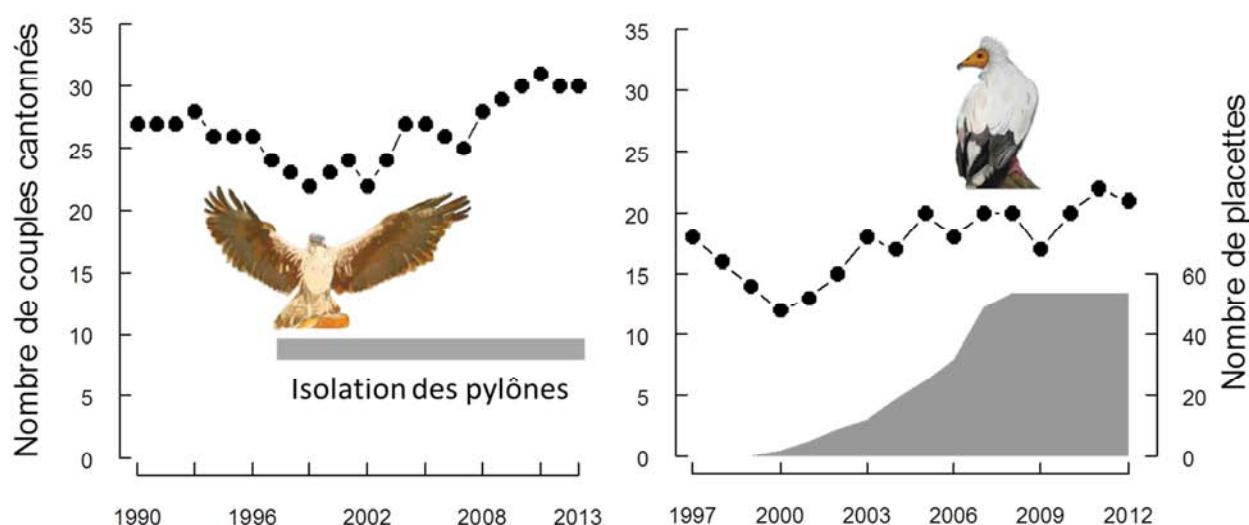


Figure 25 : Dynamique observée (en nombre de couples cantonnés) de l'aigle de Bonelli et du vautour percnoptère dans le Sud-Est de la France, en lien avec les principales actions de conservation mises en place.

Il est écrit dans les rapports d'évaluation interne que ces actions ont été bénéfiques du fait de la réduction des évènements d'électrocution documentés et de la fréquentation des placettes par les vautours percnoptères. Seulement, aucun lien n'avait pu être fait entre ces éléments et l'augmentation de la taille des populations. Il restait à **relier ces phénomènes observés par une compréhension des mécanismes sous-jacents**. L'objectif de mon travail a donc été de tirer le meilleur profit des suivis réalisés pour quantifier *a posteriori* et de manière rigoureuse les effets de ces actions sur la dynamique locale des populations via une estimation des variations de leurs paramètres démographiques. En réalité, la courte durée des précédents plans d'action n'avait pas permis de réaliser cette évaluation avant car un certain recul temporel était nécessaire pour augmenter la taille du jeu de données et voir se stabiliser la dynamique des populations à la clôture des programmes.

Les suivis démographiques analysés

Au commencement de mon doctorat, ces suivis de populations avaient donc permis d'accumuler respectivement **24 et 16 ans de comptage** des couples cantonnés (aigle de Bonelli 1990-2013 ; vautour percnoptère 1997-2012, Figure 25). Chaque printemps, les couples cantonnés connus étaient surveillés et les réseaux d'observateurs permettaient d'en détecter de nouveaux sur toute la région. Nous avons défini ce nombre de couples cantonnés comme une mesure de la taille des populations. Dans le cas de ces petites populations, ces comptages pouvaient être considérés *a priori* comme exhaustifs modulo une erreur d'observation autour d'un ou deux couples maximum. Simultanément, les suivis de la reproduction ont accumulé des séries temporelles aussi longues sur la fécondité, en nombre de jeunes produits par couples cantonnés, grâce aux visites répétées sur les sites de reproduction depuis l'accouplement jusqu'à l'envol des poussins. Enfin, les **protocoles CMR par baguage de 524 poussins d'aigles et de 151 poussins de vautours** avant leur envol ont pu recueillir autant d'histoires de vies et de contrôles (ré-observation d'individus bagués). Si le baguage des aiglons a été quasi systématique sur l'ensemble des couples suivis (94% des poussins bagués entre 1990 et 2009; Chevalier et al. 2014), cela n'a pas toujours été le cas pour les vautours.

En plus de la bague métallique du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, les aigles ont été équipés d'une bague Darvik en plastique présentant un code alphanumérique simple permettant d'identifier l'individu à l'aide d'un télescope à une distance allant jusqu'à 200 m. Comme des individus porteurs de bague métal avaient rapidement été observés sans leur bague Darvik, des observations plus intensives de ces individus ont permis leur identification par lecture de leur bague métal (86 contrôles de ce type), grâce à des heures d'affuts ou plus récemment à des pièges photographiques. Ce suivi intensif a permis 194 contrôles d'individus dont 55 reprises d'individus morts et 6 individus recrutés en Espagne. Sur les 524 poussins, seuls 80 ont été identifiés par la

suite comme vivant sur la zone d'étude, que ce soit en qualité de cantonnés (189 contrôles) ou d'erratiques (23 contrôles). Au contraire des aiglons, les jeunes vautours ont été équipés de trois anneaux en plastique de couleur, dont la combinaison pouvait être lue au télescope de la même manière qu'une bague Darvik. Le jeu de données comptait 171 événements de contrôles sur 66 individus auxquels s'ajoutaient 9 reprises d'oiseaux morts. Si certains oiseaux ont été contrôlés en Espagne, la plupart de ces contrôles étaient concomitants à la période de migration et leur statut de recrutement n'a pas été précisé pour les cas restants. Parmi les contrôles locaux, 11 individus ont pu être identifiés malgré la perte d'une des bagues colorées (lecture de bague métal, seule combinaison possible pour les bagues restantes, individu cantonné connu depuis plusieurs saisons). L'ensemble des contrôles ont été réalisés sur toute la zone d'étude du Sud-Est de la France, intensivement surveillée par un réseau de **différents opérateurs et associations locales** (LPO, CEN-PACA, CEN-LR, Salsepareille, CORA...), sans qui, ce type d'analyse serait bien sur impossible.

De potentielles connexions démographiques

Pour les deux espèces, l'importance de la perte de bague devait être considérée car cela a pu fortement réduire la probabilité de contrôle de ces individus et donc conduire à sous-estimer les taux de survie. Par contre, le faible nombre de contrôles en Espagne n'aurait pas permis en l'état actuel d'estimer correctement le taux d'émigration sans complexifier les modèles CMR. C'est pourquoi l'analyse de ces données n'a cherché qu'à estimer la survie locale (pour rappel, la combinaison de la survie réelle et de l'émigration permanente). Pourtant, choisir de se focaliser sur la dynamique locale contrastait avec les **données de terrain suggérant** que des individus aient émigré en Espagne et inversement **que des oiseaux espagnols aient visité les populations françaises pour parfois s'y reproduire**. En effet, sur les 46 aigles recrutés dans le Sud de la France depuis 2010, 9 sont d'origine catalane soit près de 20 % des recrutements ! (Cécile Ponchon, données non publiées). En moindre mesure, au moins trois vautours recrutés ces dernières années ont été identifiés d'origine espagnole. Par ailleurs, une immigration régulière est susceptible d'avoir favorisé la reprise récente de la population catalane (Taufer et al. 2015). Alors que ces populations de rapaces du Sud-Est de la France sont géographiquement isolées du reste de l'aire de répartition, et bien qu'une espèce comme le vautour percnoptère soit considérée comme fortement philopatrique, **il semblerait que l'immigration vers ces populations ne soit pas négligeable**. De même, vu l'importance que pourrait avoir ces recrutements supplémentaires dans la dynamique des populations, il paraissait fondamental d'identifier cette contribution de l'immigration malgré les informations parcellaires. En effet, une forte contribution de l'immigration aurait des **conséquences majeures en termes d'actions de conservation** (cf. Tome I Chapitre 4) : i) cela pourrait cacher, derrière une apparente stabilité, un déclin persistant des dynamiques locales dans le Sud-Est de la

France, à l'image des hiboux grands ducs du Valais suisse (Schaub et al. 2010), impliquant un renforcement local des mesures de conservation ; ii) cette immigration a pu renforcer leur dynamique, comme un effet sauvetage qui aurait été bien plus efficace que les actions locales ; iii) cette dépendance des populations du Sud de la France à un taux d'immigration pourrait justifier une réallocation des efforts affectés vainement à ces zones en marge de répartition en faveur des sites espagnoles, théoriquement plus favorables à ces espèces plus menacées. Il faut enfin noter qu'en raison de cette connexion démographique supposée des populations françaises avec les noyaux ibériques, les actions de réintroductions initialement prévues ont été abandonnées car elles n'apporteraient pas de valeur ajoutée si des immigrants étaient effectivement recrutés régulièrement (Scher and Lecacheur 2011, Burger et al. 2013).

Présentation du travail effectué

Ces deux modèles d'étude ont représenté des **situations particulièrement intéressantes pour répondre aux objectifs de ma thèse** : i) elles étaient et sont toujours porteuses de forts enjeux de conservation autant au niveau local qu'international ; ii) l'évaluation des plans de gestion déjà réalisés pouvait être affinée par une analyse approfondie des suivis démographiques effectués ; et iii) l'immigration semblait jouer un rôle non négligeable dans la dynamique de ces rapaces longévifs. Ces situations concrètes demandaient l'**utilisation d'une approche mécaniste** pour démêler l'ensemble des processus démographiques à l'œuvre dans la réponse de ces populations aux actions de gestion mises en œuvre. Ainsi, les informations issues des données CMR et du suivi de la reproduction ont pu être utilisées pour mettre en évidence une amélioration de ces paramètres en lien avec la gestion locale. Plus encore, la suggestion d'une connexion démographique de ces populations avec leur voisines en faisait des situations idéales pour appliquer les potentialités d'une combinaison des sources d'informations au sein de modèles intégrés de dynamique de populations (IPM ; Schaub and Abadi 2011). Comme cela sera expliqué dans les chapitres suivants, nous avons construit et paramétré un modèle intégré de dynamique des rapaces longévifs en tirant le meilleur parti des connaissances acquises sur les histoires de vie de ces deux espèces pour réussir à i) quantifier la contribution relative de la survie, de la reproduction et de l'immigration dans la récente reprise observée et ii) évaluer dans quelle mesure ces paramètres démographiques ont été influencés par les actions principales de conservation : l'aménagement des pylônes électriques menaçant l'aigle de Bonelli et les placettes en faveur du vautour percnoptère.

J'ai tout d'abord choisi de présenter les résultats de ce travail en suivant la démarche d'investigation effectuée en pratique. Elle a consisté à initier le travail par une analyse indépendante des données CMR, d'en extraire le maximum d'informations avant de complexifier la modélisation

par la combinaison des sources d'information au sein d'un IPM. Cette démarche se justifie en trois points : i) elle suit une logique de questionnement sur les processus biologiques allant du plus simple au plus complexe selon l'avancée des conclusions, ii) elle évite d'embrayer sur une modélisation complexe qui empêcherait de prendre du recul sur les conclusions biologiques, mais surtout iii) elle permet d'identifier précisément la valeur ajoutée par les IPM dans leurs applications concrètes pour pouvoir justifier de leur utilisation dans le monde de la gestion (cf. Tome IV Chapitre 2). Une petite précision cependant, puisque l'aboutissement de cette démarche restait cependant la quantification de l'immigration par le seul biais possible des IPM, ceux-ci s'implémentant aujourd'hui couramment en statistique bayésienne, nous avons réalisé de même les analyses de survie en bayésien, de manière à faciliter la poursuite des investigations, même si les méthodes fréquentistes sont plus couramment utilisées.

Enfin, j'ai fait le choix de comparer ici systématiquement les résultats obtenus pour les deux espèces, estimant d'une part que cela éviterait des redondances, mais surtout car des interprétations intéressantes pouvaient émerger de cette mise en perspective. A l'inverse, les articles que nous avons rédigés à destination des revues scientifiques présentent séparément le travail réalisé pour chaque espèce et les actions de gestion la concernant. Cette séparation était exigée par les contraintes de concision de ces publications. Un premier article concernant le vautour percnoptère a été accepté le 10 juillet 2015 par la revue *Biological Conservation*. L'article est présenté en Annexe 1. Le deuxième article concernant l'aigle de Bonelli est en voie d'être soumis à la revue *Animal Conservation*. Il est présenté en Annexe 2.

Chapitre 1 — L'évaluation des actions de conservation montre une amélioration des taux de survie des deux espèces

i. Deux actions de conservation peu évaluées

Une convergence majeure de ces deux cas d'étude est l'utilisation répandue d'une action phare de conservation, qu'il s'agisse de l'aménagement du réseau électrique pour limiter le risque d'électrocution ou de l'installation de placettes d'alimentation pour contrebalancer la réduction des ressources, alors que ces deux pratiques n'ont été que très rarement évaluées et valorisées par des études démontrant leur bénéfice sur le fonctionnement des populations. Celui-ci est pourtant considéré comme « indéniable » par certains acteurs de la gestion, « sans aucun doute possible » (Gallardo 2002, Terrasse 2005). Il est vrai que leurs effets bénéfiques étaient fortement attendus : quelle autre action que l'isolation des pylônes électriques pourrait limiter les mortalités par électrocution ? Quelle autre action que les placettes d'équarrissage pourrait améliorer l'installation de vautours percnoptères en restaurant des ressources présentes il y a quelques décennies ?

Les bénéfices de l'aménagement du réseau électrique

Lors de la mise en œuvre de ces actions de gestion, il n'y avait encore que peu d'arguments pour orienter majoritairement les pratiques en ce sens. Tout d'abord, peu d'études avaient quantifié l'impact des électrocutions répétées dans la dynamique des populations de grands rapaces. Les taux de mortalité associés étaient rarement estimés, les biais de détection n'étaient pas pris en compte et il était impossible de prédire les risques liés aux infrastructures en projet pour demander des aménagements (Lehman et al. 2007). Apparemment, une seule étude avait permis d'identifier, à l'échelle régionale, les pylônes électriques les plus problématiques de Catalogne puis d'évaluer les bénéfices de leur isolation en terme d'une diminution de la proportion de rapaces retrouvés morts par électrocution (Tintó et al. 2010). La conséquence de ces aménagements sur la dynamique de la population catalane n'avait également pas été quantifiée. En cause, l'absence de suivis démographiques à long terme permettant d'effectuer clairement cette quantification nécessaire à une gestion éclairée. C'est dans ce but que Clément Chevalier et Aurélien Besnard ont analysé le suivi de la population d'aigle de Bonelli du Sud de la France, en collaboration avec les gestionnaires. En utilisant les modèles multi-états d'analyse de données CMR qui ont été présentés en introduction, ils ont pu tester l'effet de la campagne d'isolation des pylônes électriques sur les taux de survie des différentes classes d'âges, tout en tenant compte de la perte de bague qui avait été observée. Une augmentation de 15 % du taux de survie des adultes de 4 ans et plus (respectivement 25 et 75% pour les immatures de 2-3 ans et pour les jeunes d'1 an) a été identifiée ainsi qu'une chute de la proportion des électrocutions dans les décès reportés jusqu'à l'absence totale d'adulte

retrouvé électrocuté depuis 1997 (cf. Figure 27). En termes de dynamique, **ce bénéfice de l'aménagement du réseau électrique a amélioré la persistance de cette population**, estimée à 20 ans (temps avant extinction de la population) avant 1997 et à 170 ans depuis la campagne d'isolation (Chevalier et al. 2015).

Les effets des réseaux de placettes

Ce travail d'évaluation n'avait pas encore été réalisé à la suite du plan de conservation du vautour percnoptère dans le Sud-Est de la France. Les placettes étaient déjà largement utilisées dans les pays méditerranéens pour la conservation des vautours (Cortés-Avizanda et al. 2010). Malgré cela, **les analyses quantitatives de leurs effets sur les paramètres démographiques sont restées rares et mêmes contradictoires**. Dans certains contextes, les placettes semblent avoir amélioré uniquement la survie des oiseaux immatures (Piper et al. 1999; Oro et al. 2008). Au contraire, elles sont apparues inefficaces pour réduire les empoisonnements des vautours fauves en Espagne (Martínez-Abraín et al. 2012a) alors que des analyses préliminaires étaient porteuses d'espoir en Inde (Gilbert et al. 2007). En ce qui concerne les performances reproductrices, les couples cantonnés de vautours percnoptères semblaient plus productifs à proximité des placettes (Liberatori and Penteriani 2001, Grande 2006) tandis que la fécondité a diminué dans une population de gypaètes barbus en raison d'une rétroaction compensatoire de la densité d'oiseaux (Carrete et al. 2006). En conséquence, plusieurs auteurs ont suggéré que l'attractivité des placettes, sachant leurs effets délétères potentiels, pouvait représenter une sorte de piège écologique (Gilroy and Sutherland 2007). En effet, si les petits nécrophages comme le vautour percnoptère fréquentent les placettes en nombre, il semblerait que des interférences inter- et intraspécifiques y limitent l'apport effectif en nourriture par rapport aux carcasses naturellement disséminées (Cortés-Avizanda et al. 2012). L'agrégation aux placettes favoriserait aussi les actes de prédation et la transmission de maladies (Robb et al. 2008). En outre, dans les régions où la mortalité anthropique des individus cantonnés est encore élevée (électrocution, empoisonnement, destruction), leur remplacement par des erratiques attirés par les placettes mais originaires de régions aux persécutions réduites pourrait constituer un piège (Hernández and Margalida 2009). Enfin, la réponse comportementale des vautours adaptée à une nourriture disséminée et imprévisible (*i.e.* agrégation des individus après la découverte d'une carcasse isolée) pourrait s'avérer inadéquate face à des placettes d'alimentation en quantité constante (habituation, sédentarisation, compétition...; Monserrat et al. 2013). En résumé, l'ensemble de ces **conclusions équivoques** implique que **les effets des placettes sur les populations de vautours doivent encore être évalués** dans des contextes écologiques différents afin de pouvoir faire des prédictions pertinentes en gestion.

C'est pourquoi un premier travail au cours de cette thèse a consisté à quantifier l'effet des placettes installées progressivement, sur les paramètres démographiques de la population de vautours percnoptères du Sud-Est de la France. L'enjeu de cette analyse reposait essentiellement sur une bonne prise en compte de facteurs confondants qui auraient pu influencer les taux de survie, en faisant croire que les actions de conservation généraient leurs variations. En particulier, l'amélioration des conditions climatiques dans les zones d'hivernage aurait pu causer l'augmentation de la taille de population (Grande et al. 2009). Aussi, ne pas tenir compte de la perte des bagues aurait pu sous-estimer les taux de survie (Le Gouar et al. 2008, Tavecchia et al. 2012).

ii. Quantifier les bénéfices des actions de conservation sur les taux de survie

Le modèle

Les taux de survie locale des vautours percnoptères et leurs variations ont été estimés à partir des données CMR par l'approche multi-états (MSCR pour *Multi-State-Capture-Resighting model*) précédemment présentée et utilisée pour l'aigle de Bonelli (Chevalier et al. 2015). Le choix de cette approche était nécessaire puisque les oiseaux bagués ont pu changer de statut au cours de leur histoire de vie (jeunes erratiques recrutés comme adultes cantonnés et reproducteurs) comme ils ont pu être retrouvés morts (Lebreton et al. 2009). En outre, ces modèles permettent d'estimer simultanément les probabilités de survie et de recrutement tout en tenant compte de la perte de marque (Tavecchia et al. 2012). La **modélisation de la perte des bagues** est particulièrement importante dans le cas présent, car les vautours perdent facilement leurs bagues plastiques colorées (Le Gouar et al. 2008, Grande et al. 2009).

L'approche multi-états consiste donc à décomposer chaque histoire de captures (*i.e.* de contrôles, dans le cas présent où seules des réobservations ont été réalisées) en une succession d'états correspondant à l'histoire de vie de chaque individu bagué et en une succession d'observations associées à chaque état (Lebreton et al. 2009). Ces modèles multi-états rentrent ainsi dans le cadre des modèles hiérarchiques permettant de modéliser des processus réalisés en parallèle de leurs observations (Kéry and Schaub 2012). Dans notre cas, chaque vautour a pu, selon l'année considérée, *être* dans un de ces neuf états suivants: poussin bagué à l'envol, erratique avec une, deux ou toutes ces bagues colorées, cantonné avec une, deux ou trois bagues, ainsi que mort récemment et retrouvé ou mort depuis longtemps. En parallèle, chaque vautour a pu *être observé* en tant que poussin bagué, erratique avec une, deux ou toutes ces bagues colorées, cantonné avec une, deux ou trois bagues, ainsi que mort récemment et retrouvé, mort récemment et non retrouvé ou non observé du tout¹³. D'une année à l'autre, chaque individu a pu transiter d'un état à l'autre selon les

¹³ La probabilité de reprise d'un individu mort récemment est intégrée à la matrice de transition entre états pour faciliter les calculs (Kéry and Schaub 2012), de même que la perte de bague qui n'affecte que la probabilité de contrôle.

probabilités de transition décrivant la survie, le recrutement, la perte de bague, et la reprise d'un oiseau mort dans l'année. Le tableau 6 présente cette matrice de transition Ω . Parallèlement, la relation entre l'état de chaque individu lors d'une année donnée et le fait qu'il ait été observé dépend de la probabilité de contrôle de cet oiseau selon son état (voir la matrice d'observation Θ dans le tableau 6). La construction de ces matrices s'est inspirée des travaux de Tavecchia (2012) et Chevalier et al. (2014), adaptés à l'inférence bayésienne (Kéry and Schaub 2012). Sachant qu'une histoire de contrôle débute par l'état connu de poussin bagué avant l'envol, les changements de l'état z de chaque oiseau i entre chaque temps t ont été modélisés à l'aide d'une loi catégorielle :

$$z_{i,t+1}|z_{i,t} : \text{Categoruelle}(\Omega_{z_{i,t}, 1\dots 11, t}) \quad \text{Equation 8}$$

Connaissant les changements estimés de l'état z , la succession des observations y de chaque oiseau i entre chaque temps t ont été modélisés à l'aide d'une loi catégorielle :

$$y_{i,t+1}|z_{i,t+1} : \text{Categoruelle}(\Theta_{z_{i,t+1}, 1\dots 11, t+1}) \quad \text{Equation 9}$$

Ensuite, les deux matrices ont été paramétrées selon les connaissances déjà acquises sur la démographie de l'espèce. Les probabilités de survie et de contrôle ont été considérées indépendantes du sexe mais variant avec l'âge et le statut des individus (Grande et al. 2009). Il fallait d'abord considérer que la probabilité de contrôle pouvait être réduite par la perte d'au moins une bague. Chez les oiseaux portant toutes leurs bagues, il était attendu que celle-ci augmente en fonction de trois classes erratiques (p_i pour $i = 1, 2$ ou 3 ans et plus) et d'une seule classe pour les individus cantonnés. Pour ne pas surparamétrer le modèle, nous avons restreint l'estimation des probabilités de contrôle après perte de bague aux erratiques de 3 ans et plus et aux cantonnés. En parallèle, la mise en place progressive de pièges photographiques sur les placettes nouvellement installées a pu améliorer la détectabilité des oiseaux erratiques venant s'y nourrir. Nous avons donc testé une **augmentation linéaire de la probabilité de contrôle** de ces oiseaux de 3 ans et plus:

$$\text{logit}(p_{\geq 3 \text{yr}, t}) = \text{mean.} p_{\geq 3 \text{yr}} + a * t \quad \text{Equation 10}$$

Enfin, sachant que l'âge de recrutement varie entre 3 et 15 ans, il nous a paru important de prendre en compte cette **probabilité de recrutement variable** alors que les études présupposait jusqu'à présent un recrutement totale à 6 ans (Grande et al. 2009, García-Ripollés and López-López 2011). Puisqu'aucune estimation de ce paramètre n'était donc disponible, nous avons supposé qu'il variait selon les mêmes classes d'âge que les taux de survie, tout en restant constant dans le temps. Le recrutement a aussi été fixé comme nul pour les oiseaux de 1 et 2 ans, âges auxquels aucune première reproduction n'a jamais été observée dans la population étudiée.

Tableau 6 : Matrices de transition Ω et d'observations Θ du modèle MSCR pour le vautour percnoptère. L est la probabilité annuelle de perdre une bague colorée; r la probabilité d'être retrouvé mort (ou probabilité de reprise); S_{it} est la probabilité pour un oiseau erratique de survivre jusqu'à l'âge i durant l'année t et S_{Tt} est la probabilité de survie annuelle d'un oiseau cantonné; α_i est la probabilité pour un oiseau erratique d'être recruté à l'âge i ; p_{it+1} est la probabilité pour un oiseau erratique d'être contrôlé à l'âge i au début de l'année $t+1$; celle-ci devient pL_{it+1} pour un erratique ayant perdu au moins une bague, et p_{Tt+1} (respectivement $p_{TL_{t+1}}$) pour un cantonné avec toutes ses bagues (ou pas).

$\Omega =$

Poussin bagué	Erratique à 3 bagues	Cantonné à 3 bagues	Erratique à 2 bagues	Cantonné à 2 bagues	Erratique à 1 bague	Cantonné à 1 bague	Erratique sans bague	Cantonné sans bague	Récemment mort et retrouvé	Mort et non retrouvé
0	$S_{it}(1-L)$	0	$S_{it}L(1-L)$	0	$S_{it}L^2(1-L)$	0	$S_{it}L^3$	0	$(1-S_{it})r$	$(1-S_{it})(1-r)$
0	$S_{it}(1-\alpha_i)(1-L)$	$S_{it}\alpha_i(1-L)$	$S_{it}(1-\alpha_i)L(1-L)$	$S_{it}\alpha_iL(1-L)$	$S_{it}(1-\alpha_i)L^2(1-L)$	$S_{it}\alpha_iL^2(1-L)$	$S_{it}(1-\alpha_i)L^3$	$S_{it}\alpha_iL^3$	$(1-S_{it})r$	$(1-S_{it})(1-r)$
0	0	$S_{Tt}(1-L)$	0	$S_{Tt}L(1-L)$	0	$S_{Tt}L^2(1-L)$	0	$S_{Tt}L^3$	$(1-S_{Tt})r$	$(1-S_{Tt})(1-r)$
0	0	0	$S_{it}(1-\alpha_i)(1-L)$	$S_{it}\alpha_i(1-L)$	$S_{it}(1-\alpha_i)L(1-L)$	$S_{it}\alpha_iL(1-L)$	$S_{it}(1-\alpha_i)L^2$	$S_{it}\alpha_iL^2$	$(1-S_{it})r$	$(1-S_{it})(1-r)$
0	0	0	0	$S_{Tt}(1-L)$	0	$S_{Tt}L(1-L)$	0	$S_{Tt}L^2$	$(1-S_{Tt})r$	$(1-S_{Tt})(1-r)$
0	0	0	0	0	$S_{it}(1-\alpha_i)(1-L)$	$S_{it}\alpha_i(1-L)$	$S_{it}(1-\alpha_i)L$	$S_{it}\alpha_iL$	$(1-S_{it})r$	$(1-S_{it})(1-r)$
0	0	0	0	0	0	$S_{Tt}(1-L)$	0	$S_{Tt}L$	$(1-S_{Tt})r$	$(1-S_{Tt})(1-r)$
0	0	0	0	0	0	0	$S_{it}(1-\alpha_i)$	$S_{it}\alpha_i$	$(1-S_{it})r$	$(1-S_{it})(1-r)$
0	0	0	0	0	0	0	0	S_{Tt}	$(1-S_{Tt})r$	$(1-S_{Tt})(1-r)$
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

$\Theta =$

Poussin bagué	Erratique à 3 bagues	Cantonné à 3 bagues	Erratique à 2 bagues	Cantonné à 2 bagues	Erratique à 1 bague	Cantonné à 1 bague	Erratique sans bague	Cantonné sans bague	Récemment mort et retrouvé	Mort et non retrouvé
0	p_{it+1}	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-p_{it+1}$
0	0	p_T	0	0	0	0	0	0	0	$1-p_T$
0	0	0	pL_{it+1}	0	0	0	0	0	0	$1-pL_{it+1}$
0	0	0	0	p_TL	0	0	0	0	0	$1-p_TL$
0	0	0	0	0	pL_{it+1}	0	0	0	0	$1-p_{it+1}$
0	0	0	0	0	0	p_TL	0	0	0	$1-p_TL$
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Ayant tenu compte des différents éléments pouvant les affecter, nous avons pu modéliser la variation des taux de survie en fonction de l'âge et du statut. La probabilité de survivre localement jusqu'à l'âge i varie en effet entre 4 classes d'erratiques (1-2 ans, 3-4 ans, 5 ans, 6 ans et plus) et une seule classe de cantonnés (Grande et al. 2009). Cette dernière étude a montré que les années d'hivernage les plus humides augmentaient la survie des vautours. Ainsi, une tendance dans ces conditions climatiques d'hivernage pourrait avoir causé l'amélioration des survies à l'origine de l'augmentation de la population de vautours du Sud-Est de la France.

Ces **conditions climatiques** représentaient alors un **facteur confondant** à prendre en compte dans notre évaluation de l'effet des placettes. Nous avons donc suivi Grande et ses collègues en utilisant la moyenne annuelle des NDVI (*Normalized Differentiation Vegetation Index*) issus d'images satellites, comme un proxy de la production primaire et donc des conditions climatiques de la zone d'hivernage (Pettorelli et al. 2005). Les images d'indice NDVI ont été téléchargées depuis l'Institut flamand pour la recherche technologique (<http://free.vgt.vito.be/>) avec une résolution de 10 km² sur l'Afrique de l'Ouest. Elles correspondaient à dix jours de synthèses globales et normalisées d'images du satellite SPOT. Ces images ont été extraites sous format .bil en utilisant le logiciel *cropt_VGT* (http://cidoc.iuav.it/~silvio/crop_vgt.html) puis recentrées sur la zone d'hivernage des vautours percnoptères d'Europe occidentale. La zone de mise au point a été choisie pour contenir les localisations d'hivernage de quelques oiseaux suivis par télémétrie satellitaire depuis le Sud-Est de la France (Meyburg et al. 2004). Ces localisations ont été complétées par d'autres publiées sur des oiseaux espagnols (García-Ripollés et al. 2010). La zone d'hivernage a alors été contrainte entre 17,5°N et 13,5°N et entre -15°W et -6°W. Elle correspond à une zone transfrontalière entre le sud de la Mauritanie, le nord du Sénégal et l'ouest du Mali. J'ai utilisé le package *R_raster* pour convertir les fichiers .bil en format raster et calculer pour chaque hiver (entre le 1er Octobre et le 28 Février) le NDVI moyen de chaque pixel (valeur comprise entre 0 et 250) avant de calculer la valeur annuelle moyenne de la zone d'hivernage (Figure 26).

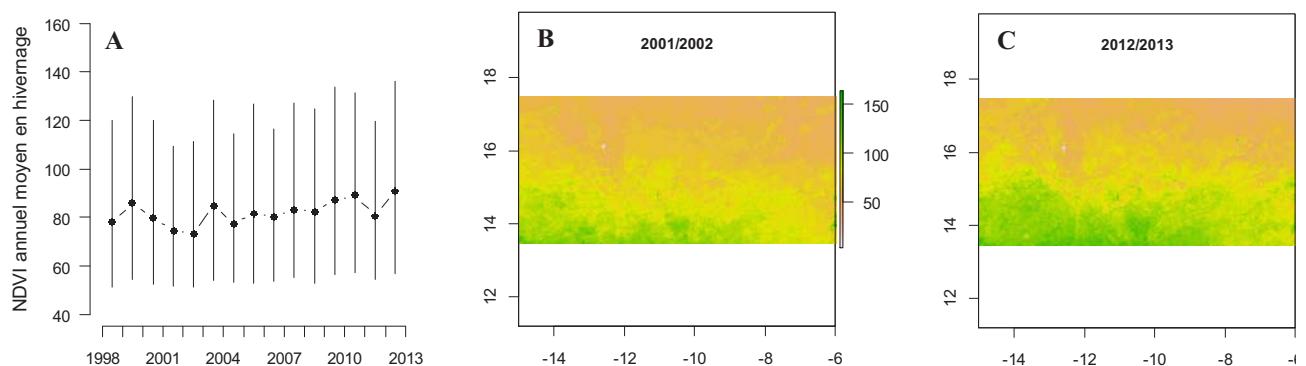


Figure 26 : Variation des conditions climatiques en zone d'hivernage mesurée par le NDVI. En A, variations annuelles du NDVI moyen dans la région transfrontalière Sénégal/Mauritanie/Mali. Les barres indiquent 95% de l'hétérogénéité spatial du NDVI. En B et C, deux exemples contrastés d'une année sèche (hiver 2001/2002) et d'une année pluvieuse (hiver 2012/2013). Au cours du suivi de la population de vautour du Sud-Est de la France, une très légère tendance à la hausse de la productivité primaire en Afrique de l'Ouest peut être notée. Cette augmentation pourrait avoir influencé la variation des paramètres démographiques en France.

Notre objectif initial était de **tester une relation linéaire positive entre les taux de survie locale et le nombre de placettes** mises en place et alimentées au cours du suivi. Une fois encore, par souci de simplification, nous avons supposé que cet effet était similaire (*i.e.* additif) pour les vautours de toutes les classes âges, et quel que soit leur statut. Les probabilités de survie des oiseaux erratiques ont donc été paramétrées en fonction de leur âge, de la production primaire en hivernage et du nombre de placette mises en place en zone de reproduction :

$$\text{logit} (S_{i,t}) = \text{mean.} S_i + \beta \text{NDVI}_t + \delta \text{Placette}_t \quad \text{Equation 11}$$

De même, les probabilités de survie des cantonnés ont été paramétrées en fonction de la production primaire en hivernage et du nombre de placette mises en place en zone de reproduction. Comme les conditions d'hivernages semblent affecter plus fortement les cantonnés (Grande et al. 2009), un coefficient différent a été utilisé pour cet effet dans l'équation suivante :

$$\text{logit} (S_{T,t}) = \text{mean.} S_T + \gamma \text{NDVI}_t + \delta \text{Placette}_t \quad \text{Equation 12}$$

L'estimation des paramètres du modèle MSCR

Dans le Tome I chapitre 3, la méthode d'inférence, *i.e.* d'estimation des probabilités de recapture et de survie d'un modèle CJS à partir des données CMR consistait à calculer la vraisemblance d'obtenir les données observées pour toute une gamme de paramètres $[\varphi_i; p_i]$ et de retenir la distribution des paramètres permettant de maximiser cette vraisemblance relativement à la complexité du modèle. Il s'agit là d'une approche dite fréquentiste. Nous avons utilisé ici l'**inférence bayésienne** qui consiste à calculer la vraisemblance d'obtenir les données observées à partir d'une distribution *a priori* des paramètres du modèle. La distribution *a posteriori* des paramètres estimés est obtenue par le théorème de Bayes :

$$P([\varphi_i; p_i] | CMR) = \frac{P(CMR | [\varphi_i; p_i]) * P([\varphi_i; p_i])}{P(CMR)} \quad \text{Equation 13}$$

L'inférence bayésienne rend donc possible l'ajout d'une connaissance *a priori* du système, quand celle-ci est disponible, afin de limiter le champ des possibles. Ainsi, en sus des contraintes techniques déjà exposées, l'utilisation de l'inférence bayésienne pouvait être un atout à l'analyse des suivis démographiques d'espèces menacées qui sont, par définition, en effectifs restreints limitant la taille des jeux de données. Dans le cas du vautour percnoptère, des *a priori* informatifs existaient avec l'analyse démographique de la population espagnole de la vallée de l'Ebre (Tableau 7; Grande et al. 2009). Comme il est de rigueur, la sensibilité de chaque estimation au choix de l'*a priori* a été vérifiée en changeant pour des *a priori* non informatifs, *i.e.* explorant la gamme des possibles. Les *a priori* choisis pour les effets des covariables sur les paramètres démographiques étaient centrés sur 0 (Kéry and Schaub 2012). Ces effets ont été considérés comme significatifs lorsque 95% de leur distribution *a posteriori* ne chevauchaient pas zéro (Grosbois et al. 2008).

Tableau 7: Choix des distributions *a priori* des paramètres estimés par le modèle MSCR

Paramètre	<i>A priori</i> non-informatif	<i>A priori</i> informatif	Référence
S_{12}	Uniform [0,1]	Beta (3, 1)	Grande <i>et al.</i> 2009
S_{34}	Uniform [0,1]	Beta (4, 1)	Grande <i>et al.</i> 2009
S_5	Uniform [0,1]	Beta (4.8, 2.8)	Grande <i>et al.</i> 2009
S_{6+}	Uniform [0,1]	Beta (3, 1))	Grande <i>et al.</i> 2009
S_T	Uniform [0,1]	Beta (5, 1)	Grande <i>et al.</i> 2009
p_1	Uniform [0,1]	Beta (1, 15)	Grande <i>et al.</i> 2009
p_2	Uniform [0,1]	Beta (1, 5)	Grande <i>et al.</i> 2009
p_3	Uniform [0,1]	Beta (1, 1)	Grande <i>et al.</i> 2009
p_T	Uniform [0,1]	Beta (15, 1)	Grande <i>et al.</i> 2009
p_{LF}	Uniform [0,1]	-	-
p_{LT}	Uniform [0,1]	-	-
α_{12}	0	0	-
α_{34}	Uniform [0,1]	-	-
α_5	Uniform [0,1]	-	-
α_{6+}	Uniform [0,1]	-	-
r	Uniform [0,1]	-	-
L	Uniform [0,1]	-	-
a	Normal (0,1)	-	Kéry & Schaub 2011
β	Normal (0,1)	-	Kéry & Schaub 2011
γ	Normal (0,1)	-	Kéry & Schaub 2011
δ	Normal (0,1)	-	Kéry & Schaub 2011

L’inférence bayésienne étant par essence un processus itératif, qui à partir de la distribution *a priori* affine à chaque étape la vraisemblance de l’estimation en utilisant le résultat précédent, nous avons appliqué 3 chaînes de Monte Carlo Markov (MCMC) pour estimer les distributions *a posteriori* des paramètres démographiques d’intérêt en utilisant le logiciel WinBUGS (Lunn *et al.* 2000), exécuté à partir du logiciel R et de la bibliothèque R2WinBUGS (Sturtz *et al.* 2005). La longueur des chaines était de 100 000 itérations dont les 50 000 premières ont été enlevées pour ne pas tenir compte des étapes de convergence. Nous avons conservé les distributions d’une étape toutes les 10 itérations pour limiter l’autocorrélation entre les étapes successives. Au final, la distribution de chaque paramètre a été inférée à partir de 15 000 échantillons. La convergence des chaînes a toujours été satisfaisante, autant visuellement que traduite par un indice $\hat{R} < 1.05$.

Pour que ces analyses puissent être répétées et adaptées dans un maximum d’autres situations, les pages suivantes ont pour objectif de présenter la transcription des équations précédentes en langage BUGS. Bien que l’utilisation du logiciel WinBUGS en écologie des populations soit expliquée de manière didactique dans le livre de Marc Kéry et Michael Schaub (2010), j’ai pensé qu’une présentation des modèles BUGS utilisés était nécessaire afin que le travail technique que j’ai pu réaliser soit réutilisable par d’autres. De plus, il s’agit d’une bonne occasion pour favoriser son utilisation auprès d’un public francophone, en particulier étudiant ou gestionnaire. Le code du modèle MSCR pour l’aigle de Bonelli est attaché en appendice de ce manuscrit, accompagné de l’article scientifique rédigé pour la revue internationale.

```

# Modèle Multi-Etat de Capture-Recapture du vautour percnoptère du Sud-Est de la France
#-----
sink("NeoMS.bug") # implémente le modèle en langage BUGS
cat("

model {
#-----
# - modèle structuré en 6 classes d'âge et de statut (erratiques vs. cantonnés)
# - taux de survie fonction du nombre de placettes et du NDVI en hivernage
# - probabilité de recrutement fonction de l'âge des oiseaux
# - reprise d'individus morts
# - probabilité de perte de bague colorée
# - différentes probabilités de contrôle des oiseaux ayant perdu au moins une bague
# - vérification que la probabilité de contrôle des erratiques ne s'est pas améliorée
#-----

#-----
# 1 Contraintes et distribution a priori
#-----

# Paramètres indépendant de l'âge

for (tt in 1:(nyears-1)){
stdP[tt] <- (Placette[tt]-mean(Placette[]))/sd(Placette[])
stdNDVI[tt] <- (NDVI[tt]-mean(NDVI[]))/sd(NDVI[])
stdT[tt+1] <- (Time[tt+1]-mean(Time[]))/sd(Time[])
# Importance de standardiser les différentes covariables expliquant les paramètres du
modèle car elles ne sont pas toutes du même ordre de grandeur

# Taux de survie des vautours cantonnés
logit(sT[tt]) <- phiT.lim[tt] # Transformation logit de l'effet linéaire sur la survie
phiT.lim[tt] <- min(999, max(-999, phiT[tt])) #Stabilise la transformation logit
phiT[tt] <- mu.phiT + alpha*stdP[tt] # Traduction de l'équation 12
mu.phiT <- log(mean.phiT / (1-mean.phiT)) # Transformation inverse de la survie moyenne

# Paramètres de contrôle
pT[tt+1] <- mean.pT
pLT[tt+1] <- mean.pLT # Probabilité différente pour les oiseaux ayant perdu une bague
L[tt] <- mean.L # Taux annuel de perte d'une bague colorée
r[tt] <- mean.R # Probabilité de reprise
} #t
# Paramètres dépendant de l'âge
for (i in 1:nind){
  for (tt in f[i]:(nyears-1)){
logit(sf[i,tt]) <- phiF.lim[x[i,tt],tt]
logit(pf[i,tt+1]) <- pF.lim[w[i,tt+1],tt+1]
logit(pLF[i,tt+1]) <- pLF.lim[w[i,tt+1],tt+1]
a[i,tt] <- set[x[i,tt],tt] } #t } #i
# Les matrices x et w donnent l'âge de tous les individus chaque année suivant les
classes définies pour la survie et le recrutement (x) et pour le contrôle (w)

# Taux de survie et de recrutement des vautours erratiques
for (u in 1:4){
  for (tt in 1:(nyears-1)){
phiF.lim[u,tt] <- min(999, max(-999, phiF[u,tt])) #Stabilise le lien logit
phiF[u,tt] <- mu.phiF[u] + alpha*stdP[tt] + beta*stdNDVI[tt] # Traduit l'équation 11
set[u,tt] <- mean.set[u]
} #t
mu.phiF[u] <- log(mean.phiF[u] / (1-mean.phiF[u])) # Transformation inverse
} #u
# Paramètres de contrôle
for (u in 1:3){
  for (tt in 1:(nyears-1)){
pF.lim[u,tt+1] <- min(999, max(-999, prF[u,tt+1])) #Stabilise le lien logit
prF[u,tt+1] <- mu.pF[u] + kapa*stdT[tt+1] # Traduit l'équation 10
}
}
}
```

```

plF.lim[u,tt+1] <- min(999, max(-999, prLF[u,tt+1])) #Stabilise le lien logit
prLF[u,tt+1] <- mu.pLF[u] + kapa*stdT[tt+1] # Traduit l'équation 10
} #t
mu.pF[u] <- log(mean.pF[u] / (1-mean.pF[u])) # Transformations inverses
mu.pLF[u] <- log(mean.pLF[u] / (1-mean.pLF[u])) } #u

*****
# 2. Définir les distributions a priori des paramètres du modèle
*****
# a priori informatifs à partir de l'étude de Grande et al (2009)
mean.phiT ~ dbeta(5, 1) # Survie des oiseaux cantonnés 0.83+/-0.02 SE
mean.pT ~ dbeta(15, 1) # Contrôle des cantonnés 0.94+/-0.02 SE
mean.phif[1] ~ dbeta(3, 1) # Survie des oiseaux erratiques d'1-2 an 0.73 +/- 0.02 SE
mean.phif[2] ~ dbeta(4, 1) # de 3-4 ans 0.78 +/- 0.03 SE
mean.phif[3] ~ dbeta(4.8, 2.8) # de 5 ans 0.60 +/- 0.05 SE
mean.phif[4] ~ dbeta(3, 1) # de 6 ans et plus 0.75 +/- 0.02 SE
mean.pF[1] ~ dbeta(1, 15) # Contrôle des cantonnés de 1 an 0.05 +/- 0.02 SE
mean.pF[2] ~ dbeta(1, 5) # de 2 ans 0.15 +/- 0.02 SE
mean.pF[3] ~ dbeta(1, 1) # de 3 ans et plus 0.55 +/- 0.05 SE
# Les paramètres des lois dbeta ont été défini suivant Grande et al (2009)

# A priori non-informatifs
mean.R ~ dunif(0, 1) # Taux annuel de reprise
mean.L ~ dunif(0, 1) # Taux annuel de perte de bague
mean.pLT ~ dunif(0, 1) # Contrôle moins probable des cantonnés après perte de bague
mean.set[1] <- 0 # Probabilité d'être recruté à 1-2 ans, fixée nulle
mean.set[2] ~ dunif(0, 1) # à 3-4 ans
mean.set[3] ~ dunif(0, 1) # à 5 ans
mean.set[4] ~ dunif(0, 1) # à 6 ans et plus
mean.pLF[1] <- mean.pF[1] # Contrôle moins probable des erratique après perte de bague
mean.pLF[2] <- mean.pF[2] # fixé identique pour les deux premières années
mean.pLF[3] ~ dunif(0, 1) # fixé différent pour les plus âgés

# A priori sur les coefficients des différents effets testés centrés sur 0
alpha ~ dnorm(0,0.01)I(-5,5) # Effet des placettes sur la survie
beta ~ dnorm(0,0.01)I(-5,5) # Effet des NDVI sur la survie
eta ~ dnorm(0,0.01)I(-5,5) # Effet des placettes sur le contrôle

*****
# 3. Paramètres dérivés
*****
# Taux de survie annuels : transformations inverses
for (tt in 1:(nyears-1)){
  surT[tt] <- exp(phiT[tt])/(1+exp(phiT[tt])) # Cantonnés
  for (u in 1:4){
    surF[u,tt] <- exp(phiF[u,tt])/(1+exp(phiF[u,tt])) # Erratiques
  }#u }#t
  # Probabilité annuelle de contrôle des erratiques âgées
  for (tt in 1:(nyears-1)){
    recF[3,tt+1] <- exp(prF[3,tt+1])/(1+exp(prF[3,tt+1])) } #t

  # Coefficients à l'échelle réelle
  Food <- alpha/sd(Placette[]) # Effet des placettes sur la survie
  NDVIF <- beta/sd(NDVI[]) # Effet des NDVI sur la survie
  pTime <- kapa/sd(Time[]) # Effet des placettes sur le contrôle

-----
# 4. Vraisemblance du modèle MSCR
-----
# Paramètres:
# SF: taux de survie des erratiques
# ST: taux de survie des cantonnées
# a(i): Probabilité d'être recrutées à l'âge i
# pF: probabilité de contrôle des erratiques
# pT: probabilité de contrôle des cantonnées

```

```

# r: probabilité de retrouver un oiseau mort récemment (reprise)
# L: probabilité annuelle de perte une bague colorée
# -----
# Etat (S): = état dans lequel se trouve un certain individu
# 1 poussin avec toutes ses bagues
# 2 erratique avec toutes ses bagues
# 3 cantonné avec toutes ses bagues
# 4 mort récemment et retrouvé
# 5 erratique ayant perdu une bague
# 6 cantonné ayant perdu une bague
# 7 erratique ayant perdu deux bagues
# 8 cantonné ayant perdu deux bagues
# 9 mort récemment et non retrouvé
# 10 erratique ayant perdu toutes ses bagues
# 11 cantonné ayant perdu toutes ses bagues

# Observation (O): = état dans lequel est observé un certain individu
# 1 bagué poussin
# 2 observé erratique
# 3 observé cantonné
# 4 retrouvé mort
# 5 identifié comme erratique malgré la perte d'une bague
# 6 identifié comme cantonné malgré la perte d'une bague
# 7 identifié comme erratique malgré la perte de deux bagues
# 8 identifié comme cantonné malgré la perte de deux bagues
# 9 ni vu ni retrouvé mort
# 10 identifié comme erratique malgré la perte de toutes ses bagues
# 11 identifié comme cantonné malgré la perte de toutes ses bagues
# -----
# Définir les matrices de transitions et d'observation
for (i in 1:nind){ # les transitions sont établies pour chaque individu afin de tenir
compte de l'effet de l'âge de celui-ci.

    # Transcription de la matrice de transition Q entre état à t et t+1
    for (t in f[i]:(nyears-1)){
        # f[i] indique l'année de baguage de chaque individu
        # Chaque oiseau bagué à un an de plus chaque année t

        # Définir la probabilité d'être en l'état S à t+1 sachant l'état S à t
        # Premier indice = état à l'année t, dernière indice = état à l'année t+1

        ps[1,i,t,1] <- 0
        ps[1,i,t,2] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * (1-L[t])
        ps[1,i,t,3] <- sF[i,t] * a[i,t] * (1-L[t])
        ps[1,i,t,4] <- (1-sF[i,t])*r[t]
        ps[1,i,t,5] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * L[t] * (1-L[t])
        ps[1,i,t,6] <- sF[i,t] * a[i,t] * L[t] * (1-L[t])
        ps[1,i,t,7] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * L[t] * L[t] * (1-L[t])
        ps[1,i,t,8] <- sF[i,t] * a[i,t] * L[t] * L[t] * (1-L[t])
        ps[1,i,t,9] <- (1-sF[i,t])* (1-r[t])
        ps[1,i,t,10] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * L[t] * L[t] * L[t]
        ps[1,i,t,11] <- sF[i,t] * a[i,t] * L[t] * L[t] * L[t]

        ps[2,i,t,1] <- 0
        ps[2,i,t,2] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * (1-L[t])
        ps[2,i,t,3] <- sF[i,t] * a[i,t] * (1-L[t])
        ps[2,i,t,4] <- (1-sF[i,t])*r[t]
        ps[2,i,t,5] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * L[t] * (1-L[t])
        ps[2,i,t,6] <- sF[i,t] * a[i,t] * L[t] * (1-L[t])
        ps[2,i,t,7] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * L[t] * L[t] * (1-L[t])
        ps[2,i,t,8] <- sF[i,t] * a[i,t] * L[t] * L[t] * (1-L[t])
        ps[2,i,t,9] <- (1-sF[i,t])* (1-r[t])
        ps[2,i,t,10] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * L[t] * L[t] * L[t]
        ps[2,i,t,11] <- sF[i,t] * a[i,t] * L[t] * L[t] * L[t]
    }
}

```

```

ps[3,i,t,1] <- 0
ps[3,i,t,2] <- 0
ps[3,i,t,3] <- sT[t] * (1-L[t])
ps[3,i,t,4] <- (1-sT[t])*r[t]
ps[3,i,t,5] <- 0
ps[3,i,t,6] <- sT[t] * L[t]* (1-L[t])
ps[3,i,t,7] <- 0
ps[3,i,t,8] <- sT[t] * L[t] * L[t] * (1-L[t])
ps[3,i,t,9] <- (1-sT[t])* (1-r[t])
ps[3,i,t,10] <- 0
ps[3,i,t,11] <- sT[t] * L[t] * L[t] * L[t]

ps[4,i,t,1] <- 0
ps[4,i,t,2] <- 0
ps[4,i,t,3] <- 0
ps[4,i,t,4] <- 0
ps[4,i,t,5] <- 0
ps[4,i,t,6] <- 0
ps[4,i,t,7] <- 0
ps[4,i,t,8] <- 0
ps[4,i,t,9] <- 1
ps[4,i,t,10] <- 0
ps[4,i,t,11] <- 0

ps[5,i,t,1] <- 0
ps[5,i,t,2] <- 0
ps[5,i,t,3] <- 0
ps[5,i,t,4] <- (1-sF[i,t])*r[t]
ps[5,i,t,5] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * (1-L[t])
ps[5,i,t,6] <- sF[i,t] * a[i,t] * (1-L[t])
ps[5,i,t,7] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * L[t] * (1-L[t])
ps[5,i,t,8] <- sF[i,t] * a[i,t] * L[t] * (1-L[t])
ps[5,i,t,9] <- (1-sF[i,t])* (1-r[t])
ps[5,i,t,10] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * L[t] * L[t]
ps[5,i,t,11] <- sF[i,t] * a[i,t] * L[t] * L[t]

ps[6,i,t,1] <- 0
ps[6,i,t,2] <- 0
ps[6,i,t,3] <- 0
ps[6,i,t,4] <- (1-sT[t])*r[t]
ps[6,i,t,5] <- 0
ps[6,i,t,6] <- sT[t] * (1-L[t])
ps[6,i,t,7] <- 0
ps[6,i,t,8] <- sT[t] * L[t] * (1-L[t])
ps[6,i,t,9] <- (1-sT[t])* (1-r[t])
ps[6,i,t,10] <- 0
ps[6,i,t,11] <- sT[t] * L[t] * L[t]

ps[8,i,t,6] <- 0
ps[8,i,t,7] <- 0
ps[8,i,t,8] <- sT[t] * (1-L[t])
ps[8,i,t,9] <- (1-sT[t])* (1-r[t])
ps[8,i,t,10] <- 0
ps[8,i,t,11] <- sT[t] * L[t]

ps[9,i,t,1] <- 0
ps[9,i,t,2] <- 0
ps[9,i,t,3] <- 0
ps[9,i,t,4] <- 0
ps[9,i,t,5] <- 0
ps[9,i,t,6] <- 0
ps[9,i,t,7] <- 0
ps[9,i,t,8] <- 0
ps[9,i,t,9] <- 1
ps[9,i,t,10] <- 0
ps[9,i,t,11] <- 0

ps[10,i,t,1] <- 0
ps[10,i,t,2] <- 0
ps[10,i,t,3] <- 0
ps[10,i,t,4] <- (1-sF[i,t])*r[t]
ps[10,i,t,5] <- 0
ps[10,i,t,6] <- 0
ps[10,i,t,7] <- 0
ps[10,i,t,8] <- 0
ps[10,i,t,9] <- (1-sF[i,t])* (1-r[t])
ps[10,i,t,10] <- sF[i,t] * (1-a[i,t])
ps[10,i,t,11] <- sF[i,t] * a[i,t]

```

```

ps[11,i,t,1] <- 0
ps[11,i,t,2] <- 0
ps[11,i,t,3] <- 0
ps[11,i,t,4] <- (1-sT[t])*r[t]
ps[11,i,t,5] <- 0
ps[11,i,t,6] <- 0
ps[11,i,t,7] <- 0
ps[11,i,t,8] <- 0
ps[11,i,t,9] <- (1-sT[t])*(1-r[t])
ps[11,i,t,10] <- 0
ps[11,i,t,11] <- sT[t]

# Transcription de la matrice d'observation Θ
# Probabilité de O(t+1) sachant S(t+1)
# L'observation a lieu l'année suivante

po[1,i,t+1,1] <- 0
po[1,i,t+1,2] <- 0
po[1,i,t+1,3] <- 0
po[1,i,t+1,4] <- 0
po[1,i,t+1,5] <- 0
po[1,i,t+1,6] <- 0
po[1,i,t+1,7] <- 0
po[1,i,t+1,8] <- 0
po[1,i,t+1,9] <- 1
po[5,i,t+1,6] <- 0
po[5,i,t+1,7] <- 0
po[5,i,t+1,8] <- 0
po[5,i,t+1,9] <- 1-pLF[i,t+1]
po[5,i,t+1,10] <- 0
po[5,i,t+1,11] <- 0

# Tous les poussins ne sont pas bagués
po[1,i,t+1,10] <- 0
po[1,i,t+1,11] <- 0

po[2,i,t+1,1] <- 0
po[2,i,t+1,2] <- pF[i,t+1]
po[2,i,t+1,3] <- 0
po[2,i,t+1,4] <- 0
po[2,i,t+1,5] <- 0
po[2,i,t+1,6] <- 0
po[2,i,t+1,7] <- 0
po[2,i,t+1,8] <- 0
po[2,i,t+1,9] <- 1-pF[i,t+1]
po[2,i,t+1,10] <- 0
po[2,i,t+1,11] <- 0
po[6,i,t+1,1] <- 0
po[6,i,t+1,2] <- 0
po[6,i,t+1,3] <- 0
po[6,i,t+1,4] <- 0
po[6,i,t+1,5] <- 0
po[6,i,t+1,6] <- pLT[t+1]
po[6,i,t+1,7] <- 0
po[6,i,t+1,8] <- 0
po[6,i,t+1,9] <- 1-pLT[t+1]
po[6,i,t+1,10] <- 0
po[6,i,t+1,11] <- 0

po[3,i,t+1,1] <- 0
po[3,i,t+1,2] <- 0
po[3,i,t+1,3] <- pT[t+1]
po[3,i,t+1,4] <- 0
po[3,i,t+1,5] <- 0
po[3,i,t+1,6] <- 0
po[3,i,t+1,7] <- 0
po[3,i,t+1,8] <- 0
po[3,i,t+1,9] <- 1-pT[t+1]
po[3,i,t+1,10] <- 0
po[3,i,t+1,11] <- 0
po[7,i,t+1,1] <- 0
po[7,i,t+1,2] <- 0
po[7,i,t+1,3] <- 0
po[7,i,t+1,4] <- 0
po[7,i,t+1,5] <- 0
po[7,i,t+1,6] <- 0
po[7,i,t+1,7] <- pLF[i,t+1]
po[7,i,t+1,8] <- 0
po[7,i,t+1,9] <- 1-pLF[i,t+1]
po[7,i,t+1,10] <- 0
po[7,i,t+1,11] <- 0

po[4,i,t+1,1] <- 0
po[4,i,t+1,2] <- 0
po[4,i,t+1,3] <- 0
po[4,i,t+1,4] <- 1
po[4,i,t+1,5] <- 0
po[4,i,t+1,6] <- 0
po[4,i,t+1,7] <- 0
po[4,i,t+1,8] <- 0
po[4,i,t+1,9] <- 0
po[4,i,t+1,10] <- 0
po[4,i,t+1,11] <- 0
po[8,i,t+1,1] <- 0
po[8,i,t+1,2] <- 0
po[8,i,t+1,3] <- 0
po[8,i,t+1,4] <- 0
po[8,i,t+1,5] <- 0
po[8,i,t+1,6] <- 0
po[8,i,t+1,7] <- 0
po[8,i,t+1,8] <- pLT[t+1]
po[8,i,t+1,9] <- 1-pLT[t+1]
po[8,i,t+1,10] <- 0
po[8,i,t+1,11] <- 0

po[5,i,t+1,1] <- 0
po[5,i,t+1,2] <- 0
po[5,i,t+1,3] <- 0
po[5,i,t+1,4] <- 0
po[5,i,t+1,5] <- pLF[i,t+1]
po[9,i,t+1,1] <- 0
po[9,i,t+1,2] <- 0
po[9,i,t+1,3] <- 0
po[9,i,t+1,4] <- 0
po[9,i,t+1,5] <- 0
po[9,i,t+1,6] <- 0
po[9,i,t+1,7] <- 0
po[9,i,t+1,8] <- 0
po[9,i,t+1,9] <- 1
po[9,i,t+1,10] <- 0

```

```

po[9,i,t+1,11] <- 0
po[10,i,t+1,1] <- 0
po[10,i,t+1,2] <- 0
po[10,i,t+1,3] <- 0
po[10,i,t+1,4] <- 0
po[10,i,t+1,5] <- 0
po[10,i,t+1,6] <- 0
po[10,i,t+1,7] <- 0
po[10,i,t+1,8] <- 0
po[10,i,t+1,9] <- 1
po[10,i,t+1,10] <- 0
po[10,i,t+1,11] <- 0

po[11,i,t+1,1] <- 0
po[11,i,t+1,2] <- 0
po[11,i,t+1,3] <- 0
po[11,i,t+1,4] <- 0
po[11,i,t+1,5] <- 0
po[11,i,t+1,6] <- 0
po[11,i,t+1,7] <- 0
po[11,i,t+1,8] <- 0

} # Fin du script BUGS
",fill = TRUE)
sink()

```

Résultats

Le résultat principal de cette analyse démographique est l'**identification du bénéfice des plans de gestion sur la dynamique des populations via l'augmentation des taux de survie en lien avec la mise en place progressive des placettes** (Tableau 8). Chez les couples cantonnés qui déterminent *a priori* le taux de croissance de la population, la survie locale s'est améliorée de 11% entre 1997 et 2012 (Figure 27). Cette conclusion tient compte de la détection de l'amélioration pressentie de la probabilité de contrôle des erratiques au cours du suivi en raison de la mise en place progressive de pièges photographiques sur les placettes (Tableau 8). De même, l'effet potentiellement confondant que représentait un changement des conditions climatiques en zone d'hivernage a été identifié par l'entremise de l'indice NDVI. Des NDVIs élevés indiquent une forte production primaire et donc des hivers pluvieux. La survie des erratiques a été significativement affectée par ces hivers pluvieux. Cependant, nous n'avons constaté aucun effet sur la survie des couples cantonnés (Tableau 8). En conséquence, les résultats présentés sont ceux d'un modèle MSCR simplifié sans l'effet du NDVI sur la survie des territoriaux, après vérification de l'impact de cette simplification (Figure 28). La simplification a aussi réduit la déviance du model (660.9 vs. 667.0) comme le critère DIC (916.0 vs. 918.2), ce qui est indicateur d'un modèle mieux ajusté et plus parcimonieux. Tous les effets significatifs mis en évidence par notre modèle étaient identifiables et insensibles au changement de distribution *a priori* (Figure 28) tout comme les paramètres démographiques moyens ou invariants (Tableau 8 et Figure 29).

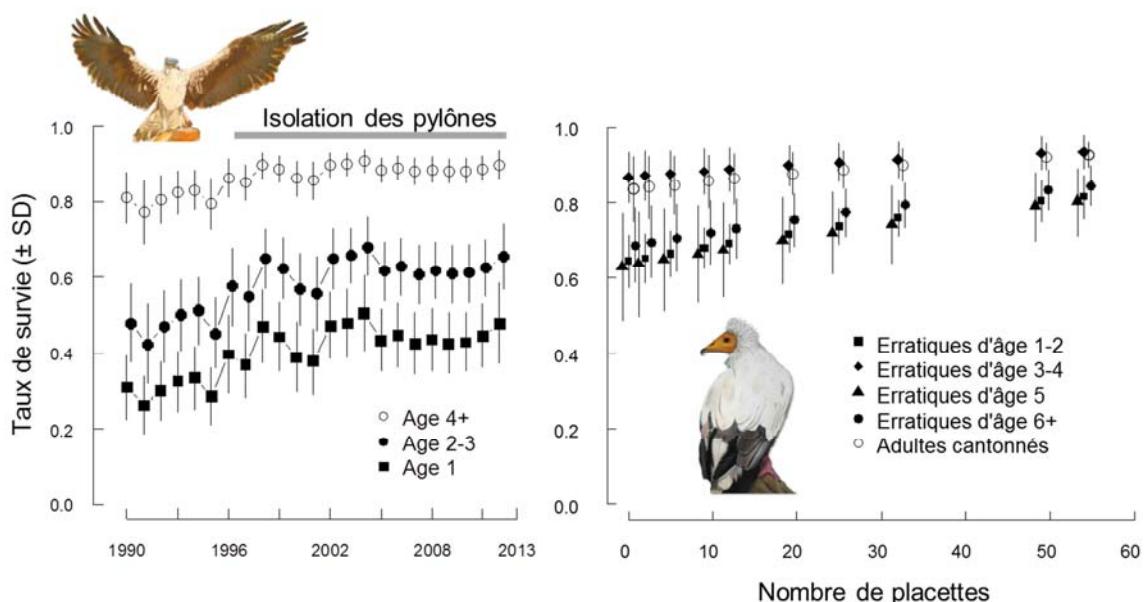


Figure 27 : L'effet des actions de conservation sur les taux de survie des populations d'aigles de Bonelli et de vautours percnoptères dans le Sud-Est de la France. A gauche est visualisé l'effet bénéfique de l'isolation des pylônes électriques sur la survie annuelle des aigles de différents âges (Chevalier et al. 2015). A droite est représentée l'augmentation de la survie locale des vautours de différentes classes, à partir des coefficients de pente et d'ordonnées à l'origine de l'effet linéaire des placettes. L'effet du NDVI n'est pas représenté. Ces augmentations pourraient avoir influencé la dynamique des deux populations observées en figure 24.

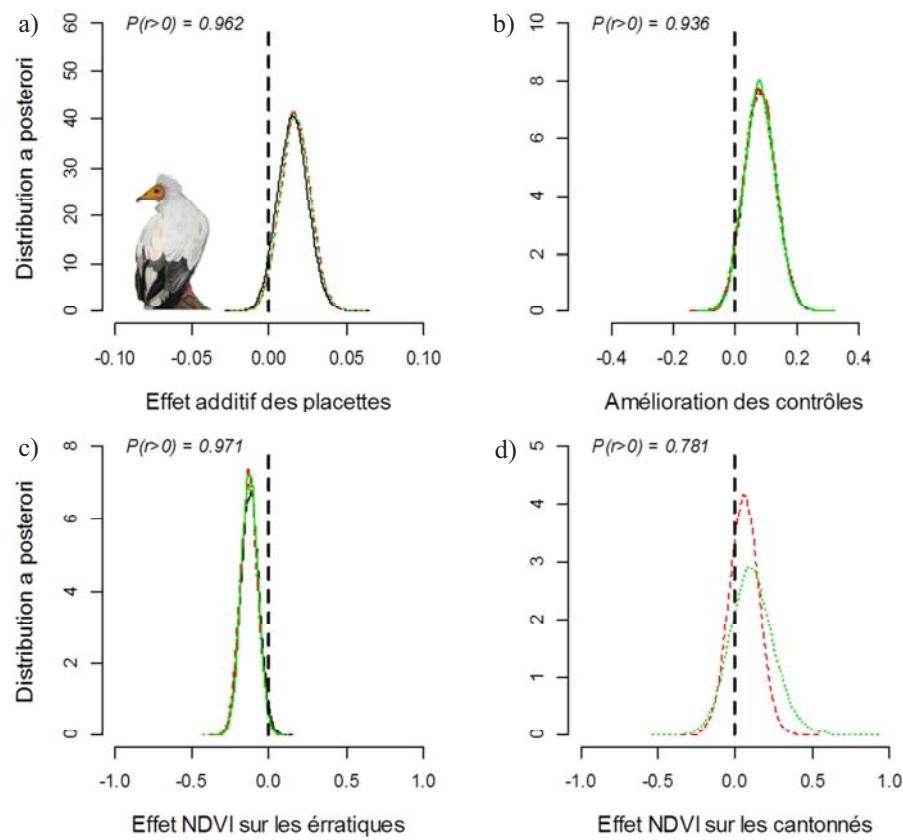


Figure 28: Identifiabilité et sensibilité des distributions *a posteriori* des effets agissant sur les probabilités de transitions et d'observation du modèle MSCR des vautours percnoptères du Sud-Est de la France. De haut en bas et de gauche à droite: a) l'effet additif de la mise en place des placettes sur la survie des vautours, toutes classes confondues; b) la tendance à l'amélioration de la détectabilité des erratiques de 3ans et plus, en lien avec la mise en place de pièges photographiques au niveau des placettes; c) et d) l'influence de la production primaire en zone d'hivernage (testé par le proxy du NDVI) sur la survie des erratiques et des cantonnés. Les distributions en pointillés rouges ont été obtenues à partir d'*a priori* informatifs sur les survies et les probabilités de contrôle (cf. Tableau 7). Les distributions en pointillés verts ont été obtenues à partir d'*a priori* non-informatifs. Les distributions entières et noires sont issues du modèle MSCR simplifié de l'effet non significatif du NDVI sur la survie des cantonnés (en bas à droite). La significativité de l'effet est indiquée par la proportion de distribution en dessus de zero $P(r>0)$ ou en dessous $P(r<0)$.

Tableau 8: Distribution *a posteriori* des paramètres estimés (moyenne, écart-type et quantiles) par le modèle MSCR pour la population de vautours percnoptères du Sud-Est de la France. Les probabilités de transition et d'observation des matrices du modèle MSCR sont séparées des coefficients des effets testés comme agissant sur ces probabilités. Les données satellitaires et moyennées annuellement de NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) sont utilisées comme un proxy de la production primaire en zone d'hivernage.

Notation	Paramètre	Moyenne	Ecart-Type	2.50%	97.50%
Probabilités					
S_{12}	Survie des erratiques jusqu'à l'âge 1 et 2	0.742	0.046	0.652	0.830
S_{34}	Survie des erratiques jusqu'à l'âge 3 et 4	0.910	0.051	0.793	0.986
S_5	Survie des erratiques jusqu'à l'âge 5	0.724	0.107	0.508	0.923
S_{6+}	Survie des erratiques jusqu'à l'âge 6 et plus	0.778	0.062	0.645	0.888
S_T	Survie des cantonnés de tout âge	0.893	0.050	0.775	0.970
p_1	Contrôle des erratiques d'âge 1	0.026	0.015	0.005	0.062
p_2	Contrôle des erratiques d'âge 2	0.152	0.042	0.081	0.243
p_{3+}	Contrôle des erratiques d'âge 3 et plus	0.325	0.045	0.241	0.417
p_T	Contrôle des cantonnés de tout âge	0.965	0.032	0.883	0.999
α_{34}	Recrutement à l'âge 3 et 4	0.024	0.014	0.005	0.058
α_5	Recrutement à l'âge 5	0.124	0.054	0.040	0.248
α_{6+}	Recrutement à l'âge 6 et plus	0.199	0.056	0.103	0.320
r	Reprise des oiseaux morts récemment	0.087	0.027	0.043	0.146
L	Perte annuel d'une bague colorée	0.068	0.016	0.042	0.103
p_{LF}	Contrôle des erratiques ayant perdu une bague	0.232	0.099	0.088	0.467
p_{LT}	Contrôle des cantonnés ayant perdu une bague	0.938	0.056	0.792	0.998
Coefficient					
p_{time}	Amélioration du contrôle des erratiques	0.082	0.051	-0.012	0.182
$NDVI_F$	Effet du NDVI sur la survie des erratiques	-0.126	0.054	-0.233	-0.020
$NDVI_T$	Effet du NDVI sur la survie des cantonnés	0.011	0.014	-0.162	0.410
$Food$	Effet additif des placettes sur les survies	0.016	0.007	0.002	0.031

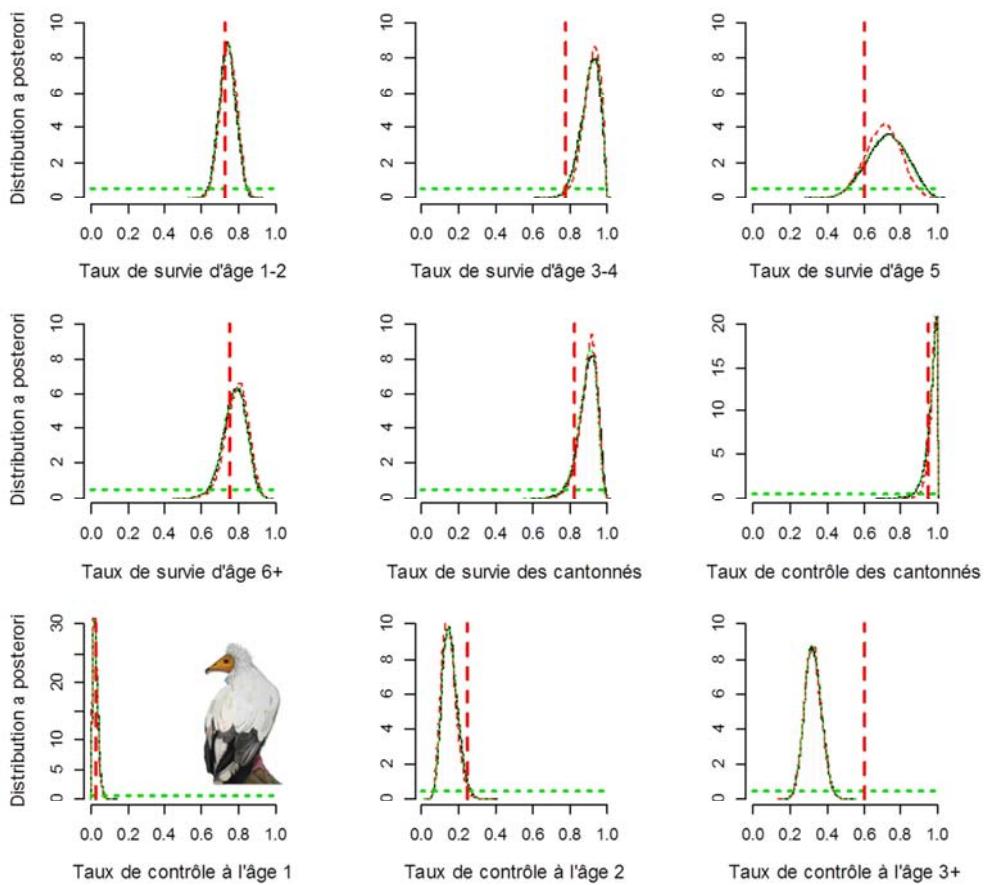


Figure 29: Identifiabilité et sensibilité des distributions *a posteriori* des paramètres de survie et de contrôle du modèle MSCR des vautours percnoptères du Sud-Est de la France. Les distributions en pointillés rouges ont été obtenues à partir d'*a priori* informatifs (cf. Tableau 7). Les distributions en pointillés verts ont été obtenues à partir d'*a priori* non-informatifs. Enfin, les distributions entières et noires proviennent du modèle MSCR simplifié de l'effet non significatif du NDVI sur la survie des cantonnés.

iii. Apport et validité de l'évaluation réalisée

Bien que l'utilisation des placettes ait reçu beaucoup d'attention comme un moyen de préserver les vautours (Margalida et al. 2010, Cortés-Avizanda et al. 2010), encore peu d'études ont analysé leur impact sur les taux de survie. Une augmentation de 60% de la survie des jeunes vautours du Cap avait été identifiée (Piper et al. 1999) puis un cadre expérimental avait confirmé que fournir des carcasses saines réduisait de moitié les mortalités de vautours liées à l'accumulation d'anticoagulants vétérinaires (Gilbert et al. 2007). D'après notre connaissance non-exhaustive de la littérature, un seul système d'étude a solidement démontré l'effet bénéfique des placettes sur un échantillon suffisant de Gypaètes barbus, montrant une augmentation de 20 % de la survie des erratiques (Oro et al. 2008) tandis que la fermeture des placettes ordonnée par les législations sanitaires avait réduit la survie des oiseaux de tout âge (Margalida et al. 2014). Et jusqu'à notre travail, aucune étude n'avait quantifié l'effet des placettes sur la survie des vautours percnoptères.

L'installation et l'alimentation de placettes semblent avoir amélioré la survie locale des vautours percnoptères du Sud-Est de la France, quel que soit leur âge et leur statut. Chez les oiseaux cantonnés par exemple, elle a augmenté d'environ 11% (de 0,84 à 0,98 en moyenne; Figure 27). Il convient de discuter la validité de notre interprétation et surtout du lien de causalité implicitement suggéré alors que le système d'étude n'était pas expérimental. L'augmentation de la survie locale a pu être générée par deux processus non mutuellement exclusifs : une amélioration de la survie réelle des oiseaux en se nourrissant aux placettes et/ou la réduction de l'émigration permanente des oiseaux bagués. En effet, la zone d'étude aurait pu devenir plus attrayante pour les locaux, réduisant ainsi la probabilité qu'ils dispersent en dehors de la zone d'étude. La présence de nourriture ou même de congénères aurait pu réduire l'émigration en deçà d'un certain seuil de densité (cf. Figure 21 du Tome I Chapitre 4). L'attraction interspécifique a pu également jouer car l'effectif de vautours fauves a augmenté dans le sud-est de la France tout au long de la période d'étude grâce à des plans de réintroduction. Or, il semblerait que les vautours fauves puissent favoriser la présence des vautours percnoptères en facilitant la détection des carcasses et en assurant leur découpage (Cortés-Avizanda et al. 2010). Néanmoins, la majeure partie de l'effectif de vautours percnoptères du sud de France résidait alors dans des zones sans vautours fauves (Luberon, Alpilles, Gard...). L'effet des placettes pourrait donc être direct. Avant de conclure, nous avons néanmoins évalué le plus attentivement possibles les éléments en notre connaissance qui auraient pu biaiser l'identification des effets de la gestion.

Tout d'abord, les variations climatiques des zones d'hivernage avaient été identifiées comme déterminant la survie des vautours percnoptères (Grande et al., 2009), à l'image de celle des faucons crécerellettes (Mihoub et al. 2010). Seulement, les résultats de notre analyse sont contraire à ceux de Grande *et al.* (2009). La survie des cantonnés ne semble pas avoir été influencée et la survie des

erratiques a été affectée par les hivers pluvieux. En outre, l'hypothèse d'une tendance pluriannuelle déterminée par les conditions d'hivernage n'est pas cohérente avec leur très faible amélioration entre 2000 et 2012, négligeable comparée à la reprise importante des précipitations sur le Sahel qui s'est opérée durant les années 90 (Evan et al. 2014), pendant lesquelles la population de vautour percnoptères était toujours déclinante. Dans l'étude espagnole, les effets fort probables de l'empoisonnement (Cortés-Avizanda et al. 2009) et des charniers déjà présents n'avaient pas été détectés, faute de variables explicatives. Nous pensons que cette variance non expliquée a pu être absorbée par la covariable NDVI et modifier leurs conclusions. Nous avons d'ailleurs remarqué que les estimations d'un modèle MSCR sans l'effet des placettes étaient similaires à l'étude espagnole, à savoir un fort effet positif des hivers pluvieux sur les cantonnés et peu d'effet sur les erratiques. Alors que Grande *et al.* (2009) proposent que les hivers pluvieux puissent favoriser la disponibilité en petites proies vivantes (insectes, micromammifère...), nos propres résultats pourraient s'expliquer par une disponibilité moindre des carcasses au cours des hivers pluvieux qui limitent la mortalité des bovins comme des ongulés sauvages. Il faut cependant noter que nous n'avons pas testé l'effet de la production primaire dans le Sud-Est de la France. En effet, nous avons supposé qu'il était négligeable par rapport à l'apport de carcasses en quantité sur les placettes. Pour finir sur cette comparaison, les divergences observées sont relativisées par un patron similaire de la variation des taux de survie moyens avec l'âge et le statut des individus (Figure 30). Grande *et al.* (2009) proposent que ces variations soient liées aux changements comportementaux qui s'opèrent avec l'âge (cf. Introduction de ce tome II). Les survies plus élevées des oiseaux français de plus de 2 ans par rapport aux oiseaux espagnols peuvent être expliquées par l'effet des placettes et sont cohérentes avec la croissance observée de la population du Sud-Est de la France alors que la population de la vallée de l'Ebre s'effondrait alors (Cortés-Avizanda et al. 2009). Enfin, nos estimations des probabilités de recrutement avec l'âge (Tableau 8 ; non représentées sur la figure 30) sont très similaires à celles d'un étude très récente publiée sur la population andalouse (Sanz-Aguilar et al. 2015; indisponible lors de la construction des *a priori* du modèle MSCR).

Ensuite, une amélioration de probabilité de contrôle des oiseaux erratiques a été détectée. Probablement induite par l'installation de pièges photographiques sur les placettes, cette tendance aurait pu surestimer l'effet bénéfique des placettes sur la survie. Enfin, l'utilisation du modèle MSCR a permis d'estimer à 9 % le taux annuel de perte d'une bague colorée. Ce taux élevé était pressenti par les nombreuses observations sur le terrain d'oiseaux avec plus qu'une ou deux bagues colorées. Ce taux de perte de marque est similaire à celui estimé pour la même espèce dans une autre région (6 %; Grande et al. 2009) et pour le vautour fauve dans la même région (8 %; Le Gouar et al. 2008). Ne pas tenir compte de cette perte de bague importante aurait pu empêcher d'identifier l'effet des plans de gestion en sous-estimant les taux de survie (cf. Figure 36).

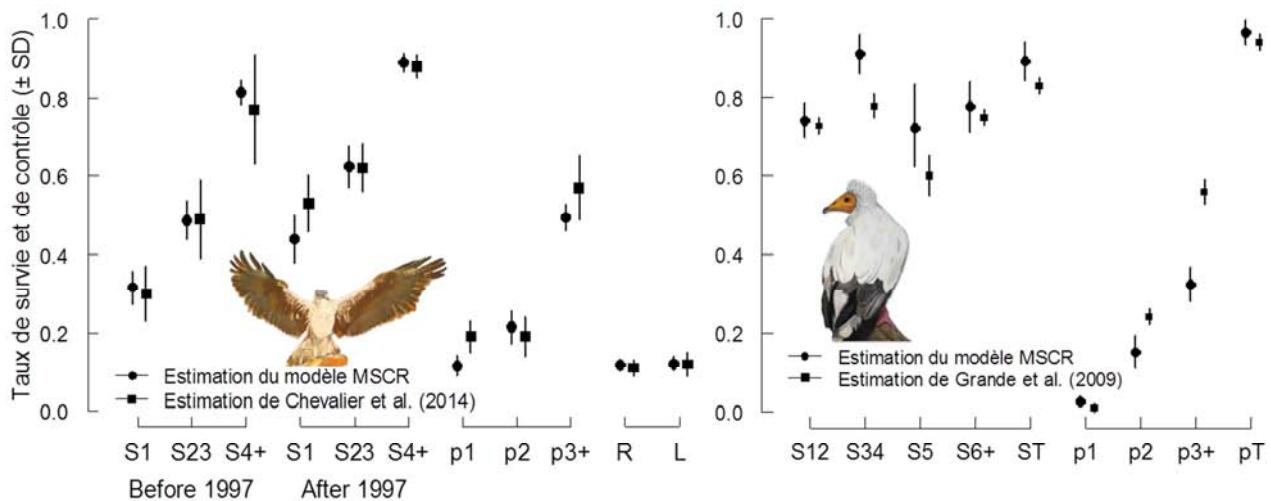


Figure 30 : Variation des probabilités moyennes de survie locale et de contrôle avec l’âge des individus, estimé par modèle MSCR. A droite, nos estimations et leur erreur standard associée sur la population de vautour percnoptère du Sud-Est de la France sont comparées aux résultats de la population espagnole de la vallée de l’Ebre (Grande et al. 2009). A gauche, les estimations réalisées par C. Chevalier sur la population d’aigles de Bonelli sont comparées avec notre propre estimation sur le même jeu de données. Les différences entre les deux analyses sont la période de suivi analysée (1990-2009 pour C. Chevalier vs. 1990-2013 pour ce travail), l’ajout d’une probabilité de recrutement variable dans notre travail ainsi que la méthode d’inférence (fréquentiste vs. bayésienne). Nous représentons cette comparaison comme justification des modèles que nous utiliserons par la suite.

C’est pourquoi, conjointement aux auteurs précédemment cités, nous rappelons l’importance cruciale d’une **réflexion sur la solidité du marquage et d’un double marquage en début de suivi pour contrôler ce taux de perte de bague**. Plus particulièrement, nous conseillons d’éviter l’utilisation de combinaison de bagues colorées en plastique en faveur de bague Darvik rivetées. Ce changement de pratique a été opéré pour le suivi démographique que nous avons analysé.

En conclusion, l’analyse des données CMR de la population de vautours percnoptères du Sud-Est de la France nous a permis de mettre en évidence **une augmentation des taux de survie corrélée à la mise en place des placettes, et le lien de causalité est rendu fort probable du fait d’avoir pris en compte certains biais et facteurs confondants potentiels**. Lors d’un travail précédent, Clément Chevalier avait vérifié le bon ajustement du modèle CJS aux données disponibles sur l’aigle de Bonelli, les mêmes que celles que nous avons utilisées ($\chi^2_{253}=32.59$, $P=0.988$; Chevalier et al., 2015). Concernant le vautour percnoptère, l’ajustement du modèle MSCR aux données disponibles n’a pas été vérifié (Michael Schaub, commentaire personnel).

Il restait cependant à vérifier que cette augmentation avait pu générer le changement de dynamique observée (Figure 25). Pour cela, nous avons projeté à l’aide d’un modèle matriciel, la dynamique attendue de cette population au vu des paramètres démographiques estimés précédemment.

Chapitre 2 — Mise en évidence et quantification de la contribution de l'immigration dans la dynamique de population des rapaces étudiés

i. Mise en évidence de la contribution de l'immigration

Méthodes : un modèle matriciel de population de grands rapaces

Les grands rapaces ont une forte longévité, associée à une reproduction tardive et peu féconde, et des survies adultes élevées. Classiquement, la survie des individus s'améliore avec l'âge. Elle dépend aussi de l'acquisition d'un territoire, celui assurant typiquement des ressources pérennes et exclusives pour son détenteur. La fécondité semble aussi liée à l'âge ainsi qu'à l'expérience de reproduction : un couple s'étant déjà reproduit a de meilleures chances de réussite une fois expérimenté. Enfin, les grands rapaces montrent une forte variation de l'âge de première reproduction selon les espèces. Bien que sexuellement matures, tous les individus n'acquièrent pas de suite un territoire, de sorte qu'ils ne se reproduisent parfois que tardivement.

Le modèle matriciel ci-dessus contient l'ensemble des éléments énoncés ci-dessus. Ce modèle général peut être simplifié et paramétré en fonction des connaissances biologiques précises acquises sur une espèce en particulier, et des données disponibles sur une population.

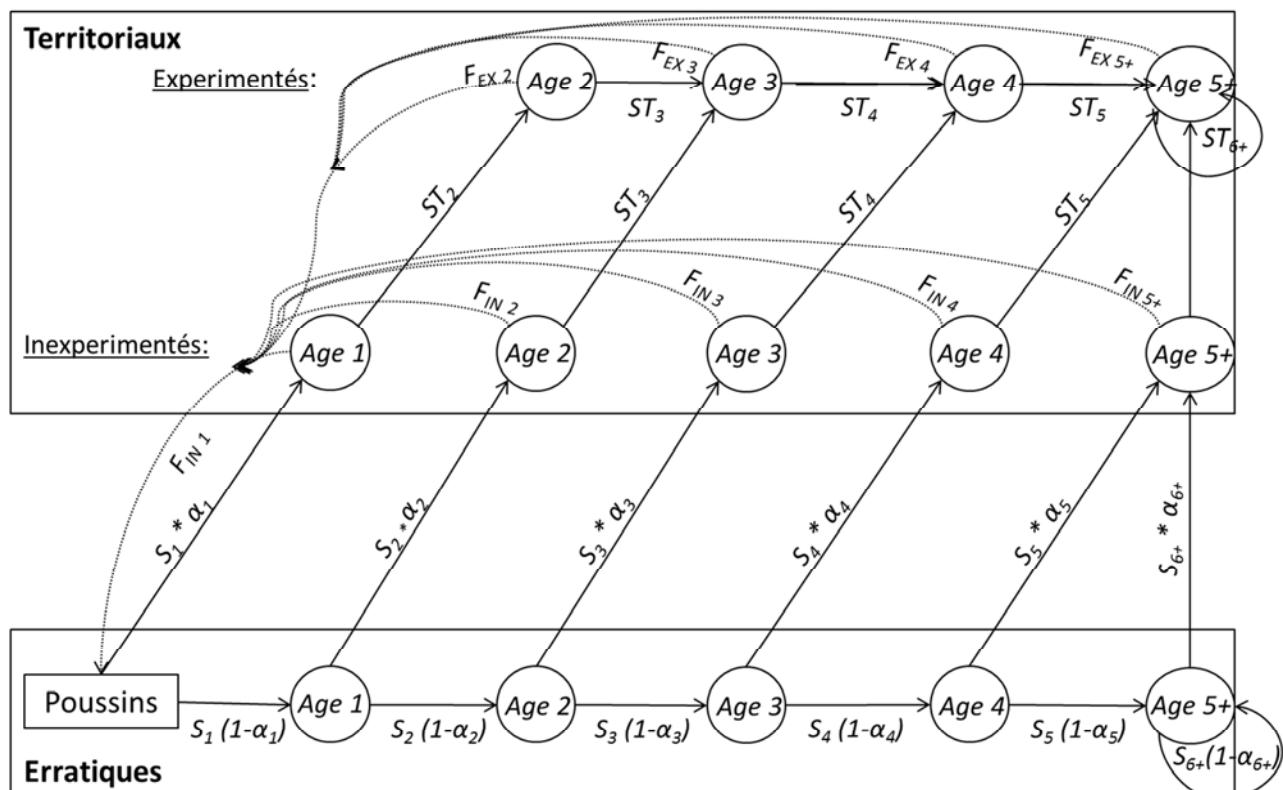


Figure 31 : Cycle de vie déterminant le modèle matriciel femelle et généralisé des populations de grands rapaces.
 La période du cycle est d'un an commençant juste avant l'envol des poussins (modèle post-reproduction). Ce modèle isole un compartiment d'erratiques et un de cantonnés au sein desquels les individus évoluent en âge voire en expérience de reproduction selon des taux de survie S . Le passage du compartiment des erratiques à celui des cantonnés dépend des probabilités de recrutement α . La fécondité F des femelles cantonnées dépend aussi de leur âge et de leur expérience dans la reproduction. Ce paramètre comprend la probabilité de réussir un événement de reproduction, la taille de la couvée et le sexe-ratio à la naissance (présupposé équilibré).

Paramétrisation du modèle matriciel pour l'aigle de Bonelli

En résumé de ce qui a déjà été abordé, le programme de baguage de la population d'aigles de Bonelli du Sud de la France a permis de montrer que les taux de survie augmentaient avec l'âge (Hernandez-Matias et al. 2011) suivant les trois classes suivantes (Age 1, Age 2-3 et Age 4+). Une grande majorité des oiseaux ayant été recrutés dès 4 ans (Hernández-Matías et al. 2010), l'augmentation de la survie est autant liée à l'acquisition du statut territorial même si l'effet n'a pas été sélectionné en tant que tel. Les auteurs n'ont pas détecté d'effet du sexe sur ces variations de survie. L'article suivant (Chevalier et al. 2015) a mis en évidence l'augmentation des taux de survie entre la période 1990-1997 et la période 1998-2009 après l'isolation des pylônes électriques. Enfin, l'analyse de la reproduction réalisée par Thibaut Couturier sur cette population a montré que la fécondité (le nombre de jeunes à l'envol par couple cantonné) augmentait notamment avec l'âge (au-dessus de 3 ans) et l'expérience des partenaires du couple. Le maximum journalier des précipitations en Mai semble avoir affecté la fécondité par le biais de la réussite de l'élevage et de l'envol. Cependant, aucune tendance temporelle n'a été identifiée sur la fécondité, ni effet des plans de conservation. Compte tenu de ces connaissances, le modèle matriciel présenté plus-haut a été modifié pour s'ajuster à la démographie connue de l'aigle de Bonelli (Figure 32).

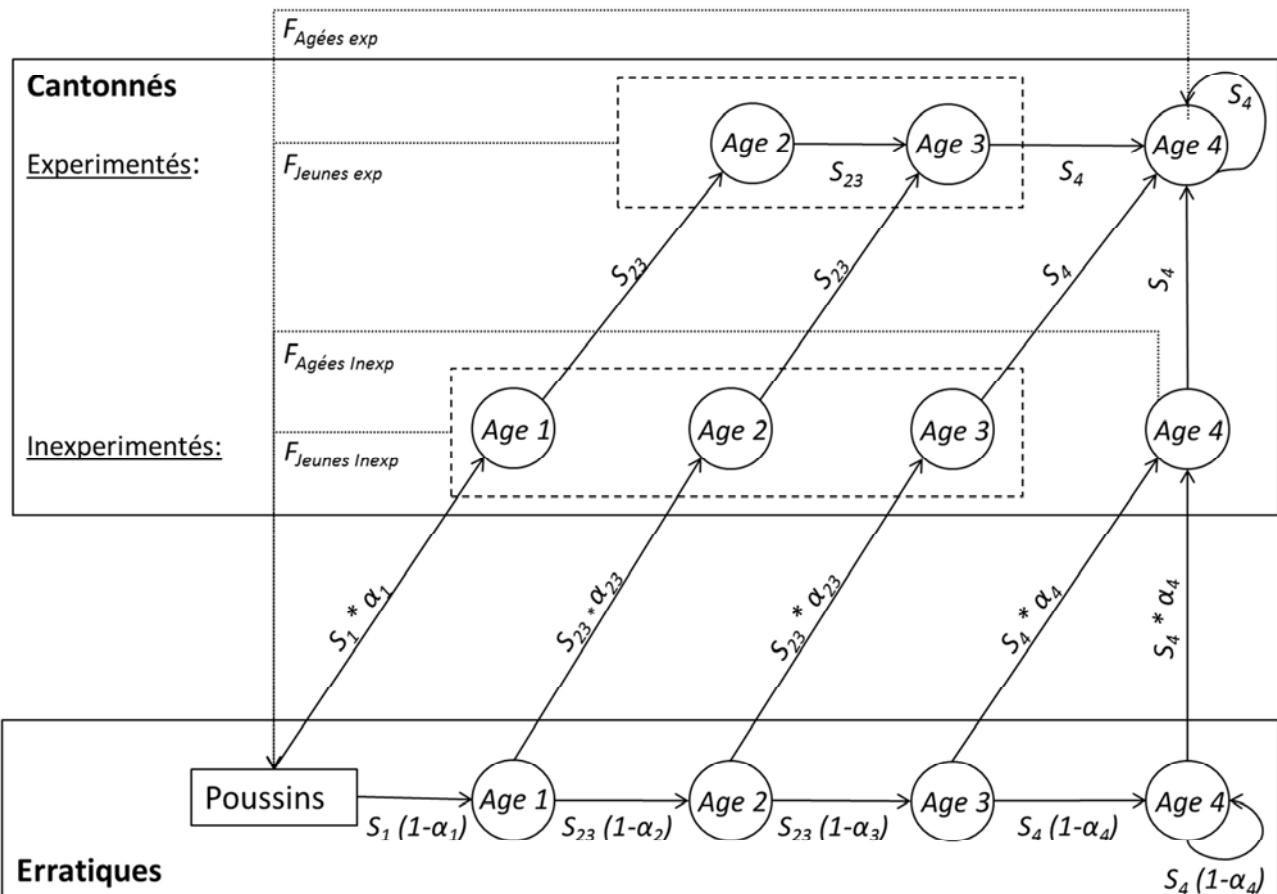


Figure 32 : Cycle de vie déterminant le modèle matriciel femelle d'une population d'aigle de Bonelli. Ce modèle est une simplification de modèle général construit pour les grands rapaces, en utilisant les connaissances acquises.

Afin de projeter la dynamique locale attendue de la population d'aigles de Bonelli au cours du suivi, nous avons dû estimer à notre tour l'ensemble des paramètres démographiques du modèle matriciel. En effet, i) nous pouvions améliorer la précision des estimations par 4 années supplémentaires de suivi (1990-2013 au lieu de 1990-2009 pour les travaux précédents); ii) nous souhaitions intégrer une probabilité de recrutement dépendante de l'âge des individus afin de lever le présupposé d'un recrutement total à 4 ans; iii) nous étions contraints de construire un modèle d'inférence bayésienne des paramètres démographiques dans l'optique finale d'intégrer l'ensemble des informations dans un modèle unique (IPM).

Je ne m'attarderai pas sur la description du model MSCR de l'aigle de Bonelli sachant qu'il ressemble à celui précédemment explicité pour le vautour pernoptère, qu'il a été paramétré suivant le travail de C. Chevalier et que le script est présenté en annexe de l'article rédigé. Notez cependant que nous avons estimé la composante aléatoire des variations interannuelles autour des taux de survie moyens des deux périodes avant (1990-1997) et après (1998-2013) l'isolation des pylônes électriques. Nous avons ainsi profité d'un nombre d'individus bagués plus conséquent pour comparer l'étendue de ces variations inexplicquées avec les variations interannuelles de survie des vautours déterminées par les conditions d'hivernage (cf. Figure 34 à suivre). La figure 27 a déjà présenté ces variations de la survie des aigles de Bonelli en lien avec les plans de gestion. On pouvait y remarquer que la composante aléatoire des variations interannuelles était relativement faible. Enfin, la figure 29 comparait plus haut nos propres estimations des paramètres démographiques moyens avec celles précédemment réalisées par C. Chevalier. Notez la précision gagnée par les années supplémentaires de suivi et peut-être l'ajout d'une probabilité de recrutement dépendant de l'âge. Le modèle MSCR estime une probabilité de recrutement à 1 an à 0.22 ± 0.08 , 0.60 ± 0.12 à 2 ans et 0.74 ± 0.15 à partir de 3 ans pour les aigles n'ayant pas encore été recrutés. Ces estimations sont cohérentes avec un âge moyen de première reproduction observé à 3-4 ans.

De même, en suivant les conclusions du travail de T. Couturier, nous avons estimé les variations de la fécondité en reliant le nombre de poussins élevés avec le nombre de femelles reproductrices de chaque catégorie d'âge et d'expérience. Par souci de simplification liée à l'utilisation d'un modèle de dynamique femelle, seul l'effet de la condition des femelles a été pris en compte (Figure 33). Les variations interannuelles déterminées par les précipitations du mois de Mai n'ont été modélisées que pour les femelles âgées et expérimentées, représentant le plus grand nombre d'événements de reproduction suivis (Figure 33). Une variabilité temporelle aléatoire a été ajoutée sur cet effet des précipitations. Mais **les plans de conservation n'ont vraisemblablement pas permis une augmentation de la fécondité des couples reproducteurs** (Chevalier et al. 2015).

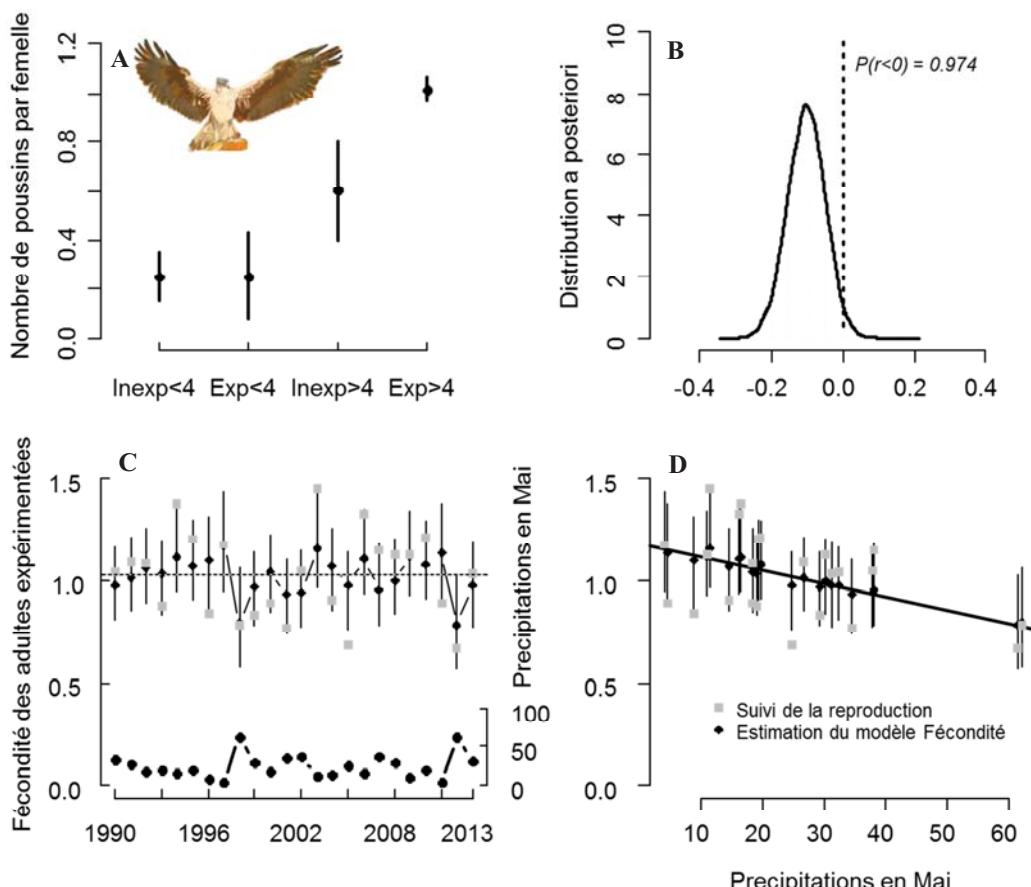


Figure 33 : Variations de la fécondité des couples d'aigle de Bonelli avec l'âge des femelles et les maximums de précipitations au mois de Mai. En A, augmentation de la fécondité avec l'âge et l'expérience des femelles. En B, identifiabilité du coefficient de l'effet du maximum journalier de précipitations mesurées en Mai. En C, variations interannuelles de la fécondité des femelles adultes expérimentées, en fonction des précipitations quotidiennes maximales mesurées en Mai. Une variabilité temporelle aléatoire s'ajoute à l'effet négatif des précipitations. En D, on remarque qu'une part substantielle de cette variabilité n'est pas traduite par l'effet des précipitations.

Paramétrisation du modèle matriciel pour le vautour percnoptère

Un modèle matriciel similaire a été adapté à la dynamique de la population de vautours percnoptères du Sud-Est de la France. Les paramètres de survie et de recrutement ont été estimés par le modèle MSCR précédemment explicité. Il nous restait à étudier les variations de la fécondité. Or, bien qu'un effet de l'âge et de l'expérience des femelles puisse être attendu chez ce rapace longévif similaire à l'aigle de Bonelli, nous n'avions pas d'information suffisamment précise pour étudier ces déterminants de la reproduction. Ainsi, seules les variations de la fécondité moyenne des couples cantonnés ont été étudiées en lien avec deux processus différents : un effet bénéfique attendu des placettes d'alimentation (il s'agissait d'un des objectifs des plans de gestion) et l'effet du rétrocontrôle de la densité de vautours sur la fécondité des couples, plus inattendu mais qui avait déjà été mis en évidence chez le gypaète barbu suite à la mise en place de placettes (Carrete et al. 2006). Or, alors que la **fécondité des vautours percnoptères n'a pas été améliorée par les plans de gestion**, elle a au contraire **diminué au fur et à mesure de l'augmentation de la taille de population**, d'un poussin par couple en 2000 quand la population était au plus bas, à 0.6 en 2012 (Figure 34).

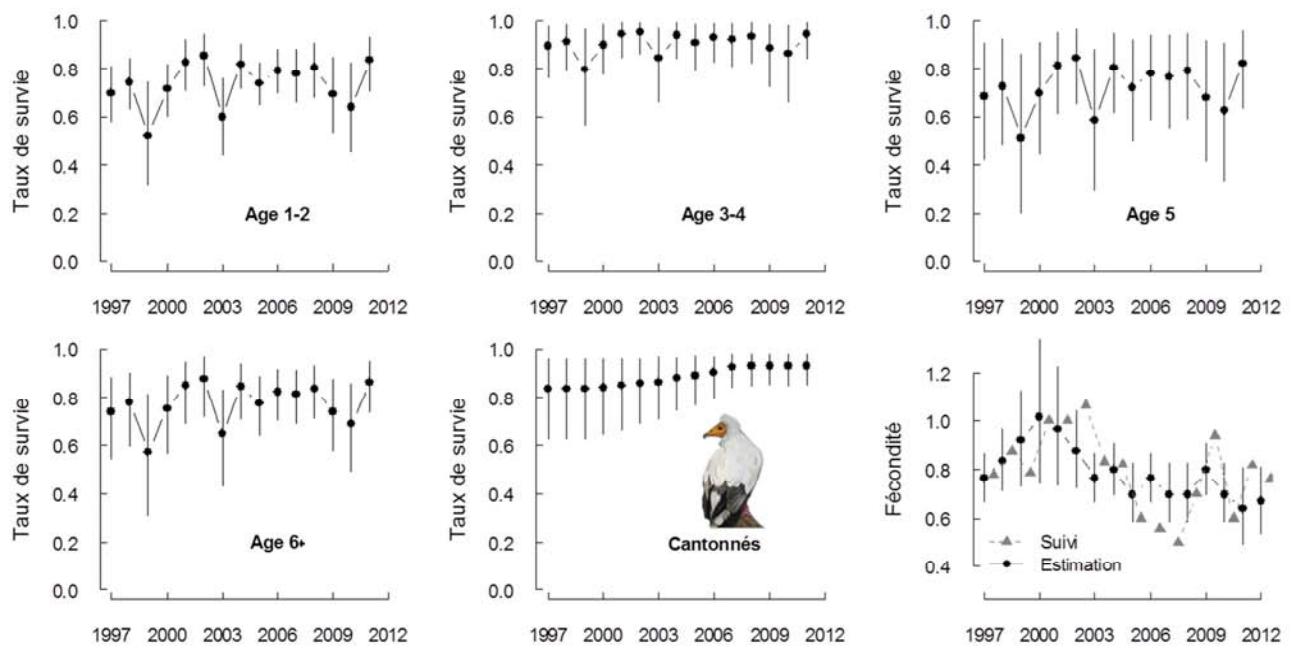


Figure 34 : Variations des paramètres démographiques de survie et de fécondité estimés et utilisés dans le modèle matriciel pour projeter la dynamique locale de la population de vautours percnoptères du Sud-Est de la France. Se référer aux explications du modèle MSCR pour comprendre les déterminants des taux de survie des différentes classes d’âges. En bas à droite, la variation de la fécondité moyenne des couples cantonnés (triangles gris) est en partie expliquée par un rétrocontrôle compensatoire de l’augmentation de la taille de population. Les barres représentent toujours l’intervalle de confiance à 95% autour de la moyenne des estimations (points noirs).

Les variations de l’ensemble des paramètres démographiques étant alors connues, elles ont intégré le modèle matriciel adapté pour projeter la dynamique de la population de vautours (Figure 35). Ce modèle ne compte qu’une seule classe de cantonnés, qui seuls produisent des poussins à l’envol avec une fécondité moyenne Fec . Là encore, seule la dynamique des femelles a été projetée, supposant un sex-ratio équilibré et des paramètres similaires entre sexes (Grande 2006).

Pour les deux espèces, nous avons réalisé une projection utilisant la moyenne de chaque paramètre, accompagnée de 500 projections tenant compte de l’incertitude existante autour de ces estimations en échantillonnant chaque année dans les distributions *a posteriori* (Figure 36).

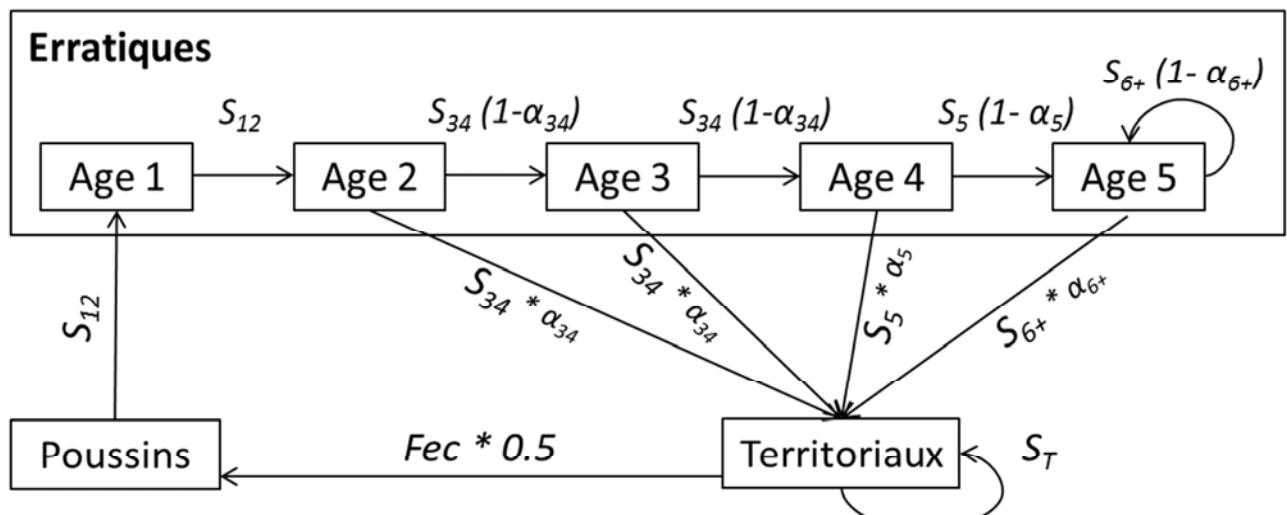


Figure 35: Cycle de vie déterminant le modèle matriciel femelle d’une population de vautours percnoptères. Ce modèle est une simplification de modèle général construit pour les grands rapaces, selon les connaissances établies.

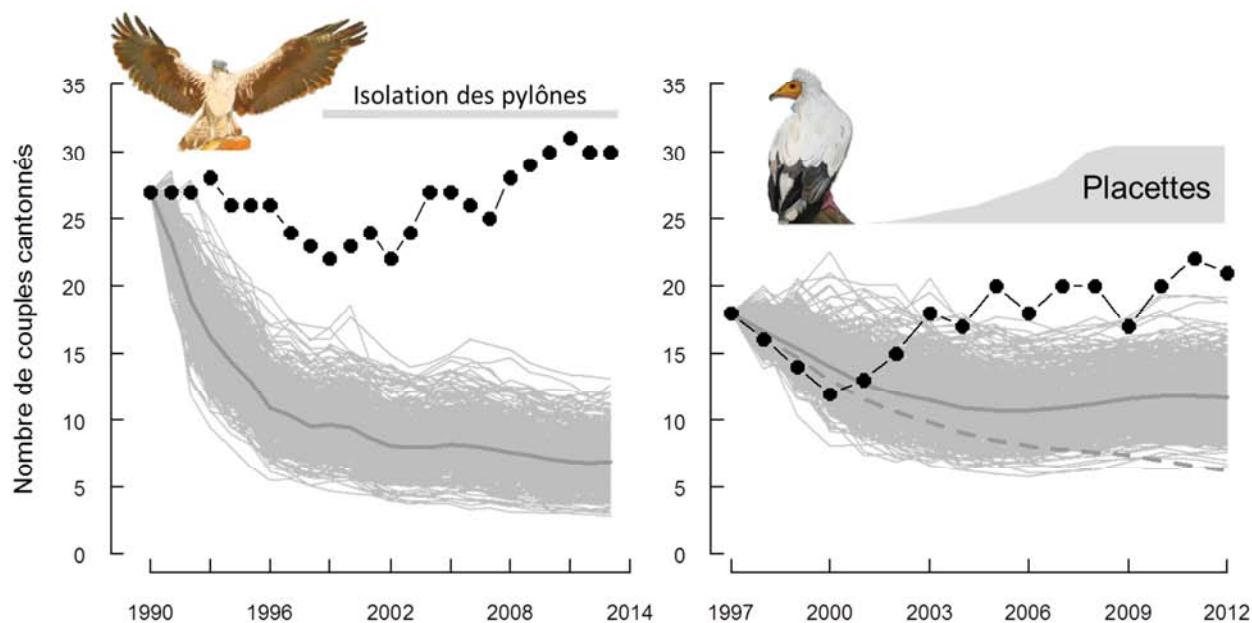


Figure 36 : Projections des dynamiques locales des populations d'aigles de Bonelli et de vautours percnoptère du Sud-Est de la France. Les projections moyennes et celles tenant compte de l'incertitude autour des paramètres démographiques sont comparées aux variations observées du nombre de couples territoriaux. Pour le vautour percnoptère, la ligne pointillée correspond à la projection moyenne des paramètres estimés lorsque les oiseaux ayant perdu une de leurs bagues colorées n'étaient pas pris en compte.

Résultat : la projection des dynamiques locales confirme le bénéfice des actions mais n'explique pas les tendances observées chez les deux espèces

Pour les deux espèces, l'amélioration des taux de survie locale a permis d'enrayer une dynamique de déclin au profit d'une stabilité relative. Le changement de dynamique s'est produit vers 2004-2005 pour le vautour percnoptère, soit juste après le début des plans de gestion. Concernant l'aigle de Bonelli, la rupture brutale estimée sur les taux de survie a induit simultanément un changement de dynamique en 1997 au début de la campagne d'isolation des pylônes. Comme indiqué dans l'article de Chevalier et al. (2015), le taux de croissance de la population est passé de 0.82 entre 1990 et 1997 à 0.98 entre 1998 et 2013. Ainsi, malgré une amélioration de sa persistance sur un futur proche, la dynamique locale de la population d'aigles de Bonelli reste inférieure à 1. À l'inverse, la population de vautours percnoptères est passée d'une dynamique locale de 0.93 entre 1997 et 2003 [95% IC: 0.87-0.99] à une dynamique légèrement croissante à 1.01 entre 2003-2012 [0.97-1.03] (Figure 36). Il est intéressant de noter que ce bénéfice aurait été masqué par le taux important de perte de bague s'il n'avait pas été pris en compte (Tableau 8, Figure 36). L'importance de ces changements de dynamique produits par l'augmentation des taux de survie, notamment adultes, est cohérente avec l'importance théorique de ce paramètre démographique dans la démographie de ces espèces longévives, calculée respectivement à 79 et 56% d'élasticité pour des temps de génération (*sensu* Lebreton and Clobert 1991) de 7.5 ans chez l'aigle de Bonelli et de 8.5 chez le vautour percnoptère. Néanmoins, chez cette dernière espèce, la fécondité moyenne des couples a simultanément diminuée en réponse à

l'augmentation de taille de la population. Ainsi, bien que la fécondité ne soit théoriquement pas un moteur important de la dynamique des vautours (élasticité calculée à 4%), sa réduction a pu limiter le bénéfice de la conservation en empêchant que la population ne continue de croître (Figure 36).

Malgré ces bénéfices avérés des plans de gestion, un autre résultat majeur de ces projections est que **la démographie locale est insuffisante pour expliquer les variations observées de la taille de la population** (Figure 36). Pour l'aigle de Bonelli, le taux de croissance projeté entre 1990 et 2013 est de 0,94 [0.92-0.96] pour une croissance observée à 1.02. De même chez le vautour percnoptère, la projection moyenne du taux de croissance entre 1997 et 2012 est de 0.97 [0.95-0.99], bien inférieure à la croissance observée de 1.012. Ayant tenu compte de différents facteurs de biais et de confusion, cette **divergence entre les dynamiques observées et prédictes met en évidence l'immigration d'oiseaux nés dans les populations voisines mais recrutés en France**.

ii. Quantification des taux d'immigration par l'utilisation de modèles intégrés de dynamique de population (IPM)

Méthodes : construction de modèles intégrés de populations de grands rapaces

Pour chacune des deux espèces, un IPM a été construit comme la combinaison des trois compartiments déjà présentés : un modèle MSCR estimant les taux de survie locale à partir du suivi des oiseaux bagués, un modèle Poisson estimant les variations de la fécondité grâce au suivi des couples reproducteurs et un modèle matriciel de dynamique de population (Figure 37). Comme précédemment, nous avons choisi de construire à chaque fois un seul modèle pertinent, paramétré selon les connaissances déjà acquises (Hilborn and Mangel 1997) ce qui permettait d'éviter des procédures intensives de sélection de modèle, encore difficilement réalisable en statistique bayésienne (Millar and Meyer 2000, Hooten and Hobbs 2014).

Le principal apport de l'IPM est l'estimation de l'immigration par la comparaison entre l'effectif de la population projeté par le modèle matriciel et le suivi du nombre de couples cantonnés observés chaque année. Pour l'aigle de Bonelli, nous avons modélisé l'erreur autour des comptages par une loi normale dont la variance était à estimer. Pour le vautour percnoptère, la comparaison entre les comptages C_t et le nombre de couples N_T prédit par le modèle a été modélisée par une loi de Poisson pour limiter la complexité du modèle (la variance de cette loi étant égale à la moyenne) :

$$C_{t+1} : \text{Poisson}(N_{T,t+1} + I_{t+1}) \quad \text{Equation 14}$$

Mais pour les deux espèces, le décalage entre projections et comptages a été utilisé par l'IPM pour estimer le nombre d'immigrants I_t recrutés chaque année (Szostek et al. 2014). Afin, là encore, de limiter le nombre de paramètres à estimer, nous avons choisi d'estimer cette contribution de l'immigration via le calcul d'un taux d'immigration moyen et de ses variations annuelles aléatoires.

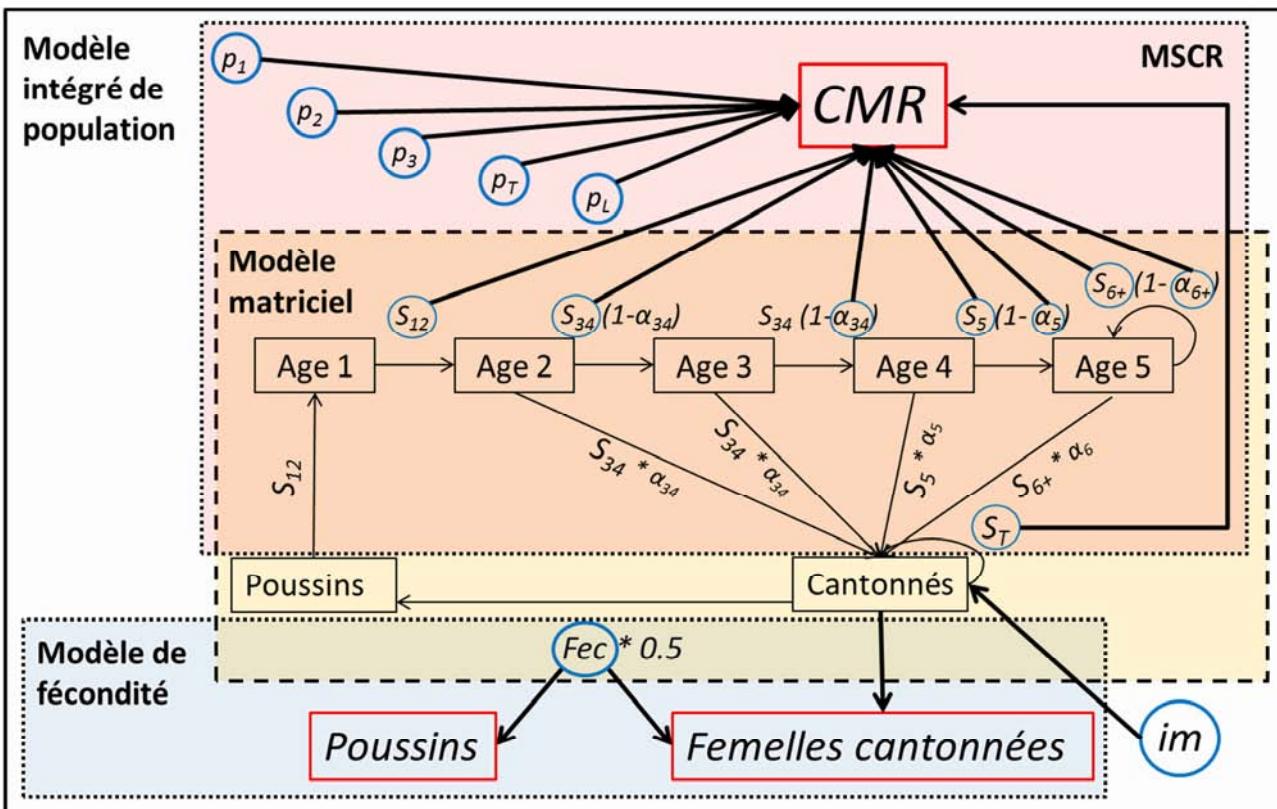


Figure 37 : Schéma du modèle intégré de dynamique de population de vautour percnoptère. On retrouve, central à ce schéma, le modèle matriciel adapté à l'espèce (cf. Figure 35), qui retranscrit les transitions entre chaque classe d'individus, d'années en années. Les transitions en termes de survie des individus et de leur recrutement sont estimées par le modèle MSCR à partir du suivi CMR. La fécondité des femelles cantonnées est estimée par un modèle de Poisson reliant le nombre de femelles connues au nombre de poussins comptabilisés à l'envol. Enfin, le taux d'immigration im peut être estimé par la comparaison entre l'effectif estimé et observé de couples cantonnés.

Nous discuterons de ce choix en discussion générale. Ce taux d'immigration im a été défini comme le nombre de femelles immigrantes cantonnées à l'année $t + 1$ par rapport au nombre de femelles cantonnées à l'année t car le recrutement se déroule à la fin de l'année t (Abadi et al. 2010b). En sus d'un taux d'immigration moyen et de ses variations interannuelles aléatoires, nous avons cherché, en lien avec nos questionnements introductifs, à identifier certains déterminants potentiels de ces variations. Dans le cas du **vautour percnoptère**, nous avons testé une relation linéaire entre le taux d'immigration et le nombre de placettes mises en place au cours du suivi. En effet, en plus d'identifier un levier supplémentaire des actions de gestion sur la dynamique des populations de grands rapaces, cet effet pouvait identifier différents déterminants potentiels non-exclusifs : i) l'amélioration de l'attractivité de la zone d'étude, soit par un indice lié à la quantité de ressources disponibles, soit par attraction liée aux congénères en nombre croissant sur la zone grâce à l'augmentation des taux de survie, ii) le renforcement de la probabilité d'installation voulu par les gestionnaires grâce à l'apport supplémentaire de carcasses, iii) une régulation de la dynamique de recrutement par un rétrocontrôle compensatoire de l'augmentation de la taille de la population de vautours, limitant les territoires disponibles pour les candidats immigrants.

Pour la population d'**aigles de Bonelli**, l'action principale de gestion n'aurait *a priori* pas pu influencer la probabilité d'installation des immigrants (sauf dans le cas d'une électrocution plus grande de ces oiseaux encore non familiers à la région, qui aurait été limitée par l'isolation des pylônes). C'est pourquoi nous avons privilégié l'identification de mécanismes de régulation de l'apport d'immigrants, soit i) par l'attraction par les congénères voire un effet Allee favorisant le recrutement d'immigrants lorsque l'espace et les ressources étaient suffisants, soit ii) par une compétition accrue entre locaux et immigrants conduisant à un rétrocontrôle de la densité sur le taux d'immigration quand le nombre de territoires vacants était limité. Pour cela, nous avons testé l'existence d'une **relation linéaire entre le taux d'immigration et le nombre des oiseaux locaux recrutés** la même année (Szostek et al. 2014). Malheureusement, dans ces deux situations, nous n'avons pas eu l'opportunité, comme l'ont fait ces derniers auteurs, de tester l'influence de la fécondité des populations adjacentes, qui aurait pu conditionner le nombre de candidats annuels à l'immigration, et donc le taux réalisé.

L'autre apport des IPM est, rappelons-le, l'**intégration de toutes les sources d'incertitude** existantes autour de l'étude de la dynamique d'une population, à l'image de l'erreur d'observation dans les comptages du nombre de couples précédemment explicitée. En particulier, ils permettent de formaliser les mécanismes de stochasticité démographiques via l'échantillonnage de l'effectif de chaque classe d'âge et de statut à partir des paramètres démographiques estimés. Les relations suivantes décrivent les transitions démographiques annuelles entre classes de vautours percnoptères, telles qu'elles sont schématisées dans le modèle matriciel (Figure 37) :

$$\begin{aligned}
 N_{1,t+1} &: \text{Binomial}(S_{12,t}, N_{P,t}) && \text{Système d'équations 15} \\
 N_{2,t+1} &: \text{Binomial}(S_{12,t}, N_{1,t}) \\
 N_{3,t+1} &: \text{Binomial}(S_{34,t}(1 - \alpha_{34}), N_{2,t}) \\
 N_{4,t+1} &: \text{Binomial}(S_{34,t}(1 - \alpha_{34}), N_{3,t}) \\
 N_{5,t+1} &: \text{Binomial}(S_{5,t}(1 - \alpha_5), N_{4,t}) + \text{Binomial}(S_{6+,t}(1 - \alpha_{6+}), N_{5,t}) \\
 N_{T,t+1} &: \text{Binomial}(S_{34,t}\alpha_{34}, N_{2,t}) + \text{Binomial}(S_{34,t}\alpha_{34}, N_{3,t}) + \text{Binomial}(S_{5,t}\alpha_5, N_{4,t}) \\
 &\quad + \text{Binomial}(S_{6+,t}\alpha_{6+}, N_{5,t}) + \text{Binomial}(S_{T,t}, N_{T,t}) + \text{Poisson}(im_t * N_{T,t}) \\
 N_{P,t+1} &: \text{Poisson}(0.5 \times Fec \times N_{T,t+1})
 \end{aligned}$$

De même, l'intégration des variations interannuelles, déterminées ou aléatoires, des différents paramètres démographiques permet de prendre en compte la stochasticité environnementale. Par contre, ce modèle fait l'hypothèse que les immigrantes arrivaient dans les populations étudiées, directement recrutées pour l'évènement de reproduction t+1 auxquels ils participaient avec la même fécondité que les autres couples. En effet, puisque tous les individus n'étaient pas bagués, toute

information sur l'âge, l'année d'arrivée et la fécondité des immigrantes nous étaient inconnues. La question de l'année d'arrivée dans la population n'a que peu de conséquence puisque l'on s'intéressait *in fine* uniquement aux variations du nombre de couples cantonnés. A l'inverse, l'effet de l'âge et de l'expérience de ces individus sur leur fécondité peut paraître plus problématique mais nous n'avions pas d'autres possibilités, sachant que s'il existe, cet effet est intégré dans l'estimation de la fécondité moyenne, réalisée à partir d'un échantillonnage contenant *a fortiori* des immigrants.

Le cadre de l'inférence bayésienne a donc été utilisé pour réaliser ces IPM, en formulant implicitement une vraisemblance commune aux trois compartiments par la multiplication de leur vraisemblance propre (Kéry and Schaub 2012). Bien que cette formulation requière le présupposé violé d'une indépendance entre les différentes sources de données, nous avons considéré, à la suite des travaux de Abadi *et al.* (2010), que cette violation de l'indépendance n'avait pas de lourdes conséquences sur nos conclusions. Comme pour l'analyse indépendante de la fécondité et des taux de survie, nous avons vérifié l'identifiabilité et la sensibilité des différents paramètres aux changements de distributions *a priori*, mais nous avons aussi contrôlé la cohérence des estimations de l'IPM avec celles de ces compartiments. Enfin, nous n'avons appliqué que 2 chaînes de Markov Monte Carlo (MCMC) pour estimer les distributions *a posteriori*, de manière à limiter les temps de calcul du logiciel WinBUGS (Lunn *et al.* 2000) via R2WinBUGS (Sturtz *et al.* 2005). Leur convergence a néanmoins été vérifiée visuellement comme numériquement, à partir de 10 000 échantillons obtenus après sauvegarde tous les 10 étapes de la deuxième moitié de 100 000 itérations. Les pages suivantes ont pour objet de décrire l'encodage de l'IPM du vautour percnoptère afin de visualiser la traduction des équations précédentes en code WinBUGS. Le code de l'IPM construit pour l'aigle de Bonelli est disponible en annexe de ce manuscrit, en lien avec l'article scientifique rédigé.

```
# Modèle intégré de la population de vautour percnoptère du Sud-Est de la France
#-----
sink("NeoIPMi.bug") # implémente le model en langage BUGS
cat("
model {
#-----
# - modèle multi-état de capture-recapture avec reprise et perte de bague (MSCR)
# - modèle de fécondité moyenne dépendant de la densité de population
# - modèle de dynamique femelle, démarrant après la reproduction (MPM)
# - taux d'immigration constant avec variations interannuelles aléatoires
#-----
ATTENTION : TOUS LES ELEMENTS DU MODELE MSCR SONT A COPIER DANS CE SCRIPT !
#-----
# 1 Contraintes et distribution a priori
#-----
# Paramètres supplémentaires liés à la fécondité et à l'immigration
# Fécondité moyenne limitée par l'augmentation du nombre de couples
for (tt in 1:nyears){
stdN[tt] <- (NTSE[tt]-mean(NTSE[]))/sd(NTSE[])
}
```

```

log(fecSE[tt])<- mu.fec + eta*stdN[tt]
} #t
      # Taux d'immigration constant avec variation aléatoire
      for (tt in 1:(nyears-1)){
log(im[tt])<- mu.im + epsim[tt]
epsim[tt] ~ dnorm(0,tauepsim)I(-10,10) # Variations aléatoires autour de la moyenne
sigepsim ~ dunif(0,10) ; tauepsim <- pow(sigepsim,-2)
} #t
*****
# 2. Définir les distributions a priori des paramètres supplémentaires et effectifs

# A priori non-informatifs
mu.fec ~ dunif(-5, 1) # Fécondité moyenne des couples cantonnés
mu.im ~ dunif(-5, 1) # Taux d'immigration moyen

# A priori sur les coefficients des différents effets testés centrés sur 0
kapa ~ dnorm(0,0.01)I(-5,5) # Effet de la densité sur la fécondité

# A priori sur la taille initiale de la population

njSE[1] ~ dnorm(7, 5)I(0,) # nombre d'erratiques d'1 an
n1SE[1] ~ dnorm(6, 5)I(0,) # de 2 ans
n2SE[1] ~ dnorm(5, 5)I(0,) # de 3 ans
n3SE[1] ~ dnorm(4, 5)I(0,) # de 4 ans
n4SE[1] ~ dnorm(3, 5)I(0,) # de 5 ans
n5SE[1] ~ dnorm(5, 5)I(0,) # de 6 ans et plus

NtotSE[1] ~ dnorm(18, 1)I(0,) # nombre de femelles cantonnées

# 3. Paramètres dérivés
*****
# Taux de croissance annuels et moyens de la population
for(tt in 1:(nyears-1)) {
  lambdaSE[tt] <- NtotSE[tt+1]/NtotSE[tt]
  loglaSE[tt] <- log(lambdaSE[tt])} #tt
  mean.lambdaSE <- exp((1/(nyears-1))*sum(loglaSE[1:(nyears-1)]))

# Coefficients à l'échelle réelle
DD <- eta/sd(NTSE[]) # Effet de la densité sur la fécondité

# Transformation exponentielle
mean.fec <- exp(mu.fec) # fécondité moyenne
mean.im <- exp(mu.im) # taux d'immigration moyen

# 4. Vraisemblance de chaque source de données
-----
# 4.1. Vraisemblance du suivi des couples cantonnés (modèle espace-état)
# Processus : traduction du modèle matriciel Equation 15

for (ti in 2:nyears){
  # Compartiments des erratiques
  n1SE[ti] ~ dbin(surF[1,ti-1],njSE[ti-1]) # nombre d'erratiques d'1 an
  n2SE[ti] ~ dbin(surF[1,ti-1],n1SE[ti-1]) # de 2 ans

  sn3[ti-1]<-surF[2,ti-1]*(1-set[2,ti-1]) # produit de la survie et du recrutement
  sn4[ti-1]<-surF[2,ti-1]*(1-set[2,ti-1])
  sn5[ti-1]<-surF[3,ti-1]*(1-set[3,ti-1])
  sn6[ti-1]<-surF[4,ti-1]*(1-set[4,ti-1])

  n3SE[ti] ~ dbin(sn3[ti-1],n2SE[ti-1]) # de 3 ans
  n4SE[ti] ~ dbin(sn4[ti-1],n3SE[ti-1]) # de 4 ans
  n5SEa[ti] ~ dbin(sn5[ti-1],n4SE[ti-1]) # de 5 ans
  n5SEb[ti] ~ dbin(sn6[ti-1],n5SE[ti-1])
  n5SE[ti] <- n5SEa[ti] + n5SEb[ti] # de 6 ans et plus
}

```

```

# Compartiments des cantonnées
st3[ti-1] <- surF[2,ti-1]*set[2,ti-1]
st4[ti-1] <- surF[2,ti-1]*set[2,ti-1]
st5[ti-1] <- surF[3,ti-1]*set[3,ti-1]
st6[ti-1] <- surF[4,ti-1]*set[4,ti-1]
  t3SE[ti] ~ dbin(st3[ti-1],n2SE[ti-1]) # recrutées à 3 ans
  t4SE[ti] ~ dbin(st4[ti-1],n3SE[ti-1]) # recrutées à 4 ans
  t5SEa[ti] ~ dbin(st5[ti-1],n4SE[ti-1]) # recrutées à 5 ans
  t5SEb[ti] ~ dbin(st6[ti-1],n5SE[ti-1])

  floSE[ti] <- n1SE[ti] + n2SE[ti] + n3SE[ti] + n4SE[ti] + n5SE[ti]
# Nombre annuel total de femelles erratiques
  newSE[ti] <- t3SE[ti] + t4SE[ti] + t5SEa[ti] + t5SEb[ti]
# Nombre total de recrues annuelles
  totSE[ti] ~ dbin(sT[ti-1],NtotSE[ti-1])
# Nombre de femelles déjà cantonnées l'année précédente

  imSE[ti] <- im[ti-1] * NtotSE[ti-1]
  IMSE[ti] ~ dpois(imSE[ti])
# Nombre d'immigrants femelles recrutés pour la saison de reproduction

NtotSE[ti]<- t3SE[ti] +t4SE[ti] +t5SEa[ti] +t5SEb[ti] +IMSE[ti] +totSE[ti]
# Nombre total de femelles cantonnées ayant participé à la reproduction

# Reproduction
  juvSE[ti] <- fecSE[ti] *0.5 * NtotSE[ti]
  njSE[ti] ~ dpois(juvSE[ti]) # Nombre annuel de poussins à l'envol

# Observation
NTSE[ti] ~ dpois(NtotSE[ti])}#t # loi de Poisson sur l'erreur dans les comptages NTSE

# 4.2 Vraisemblance du modèle Multi-Etat de Capture-Recapture avec reprise
# -----
MODELE MSCR A COPIER ICI

# -----
# 4.3. Vraisemblance du modèle de fécondité: Loi Poisson sur le nombre de poussins NFSE
# -----
for (ttt in 1:nyears){
  NFSE[ttt] ~ dpois(rho[ttt])
  rho[ttt] <- NTSE[ttt]*fecSE[ttt] } #tt

} # Fin du script BUGS
",fill = TRUE)
sink()

# Insérer les données utilisées dans le modèle
dataIPM <- list(MSmat = MSmat, NTSE = NTSE, NFSE = NFSE, nyears = nyyears, nind = nind,
f = f, x = x, w = w, Placette = Placette, NDVI = NDVI, Time=Time)

# Préciser les valeurs initiales des paramètres et effectifs à estimer
initIPM <- function(){list(mean.phif = runif(4,0.6,0.9), mean.phiT = runif(1,0.8,1),
mean.pF = runif(3,0,0.5), mean.pT = runif(1,0.8,1), mean.R = runif(1,0,0.5), mean.L =
runif(1,0,1), mean.pLT = runif(1,0,1), mu.fec = runif(1,-5,5), mu.im = runif(1,-5,0.5),
njSE = c(NA,rep(7,(nyears-1))), n1SE = c(NA,rep(6,(nyears-1))), n2SE = rep(5,(nyears)),
n3SE = rep(4,(nyears)), n4SE = rep(3,(nyears)), n5SEa = c(NA,rep(2,(nyears-1))), IMSE=
c(NA,rep(1,(nyears-1))), n5SEb=c(NA,rep(2,(nyears-1))), totSE=c(NA,rep(12,(nyears-1))),
t3SE=c(NA,rep(2,(nyears-1))),t4SE=c(NA,rep(2,(nyears-1))),t5SEa=c(NA,rep(1,(nyears-1)))
,t5SEb = c(NA,rep(2,(nyears-1))), alpha = rnorm(1), beta = rnorm(1),eta = rnorm(1),kapa =
rnorm(1),z = ms.init.z(MSmat,f))}

# Préciser les caractéristiques des chaines de Markov
nc <- 2 ; nt <- 10 ; ni <- 100000 ; nb <- 50000

```

```
# Récupérer la probabilité a posteriori des paramètres et effectifs d'intérêt
paraIPM <- c("mean.phiF", "mean.phiT", "mean.pF", "mean.pT", "mean.set", "mean.R", "mean.L",
"mean.pLT", "mean.pLF", "mean.fec", "mean.im", "im", "NtotSE", "IMSE", "newSE", "floSE", "lambda
SE", "mean.lambdaSE", "surF", "surT", "fecSE", "Food", "NDVIF", "DD", "recF", "pTime")

# Appeler WinBugs depuis R avec library(R2WinBUGS)
NeoIPMi <- bugs(dataIPM, inits= initIPM, parameters=paraIPM, "NeoIPMi.bug", n.chains =
nc, n.thin = nt, n.iter = ni, n.burnin = nb, debug = TRUE, bugs.directory = bugs.dir,
working.directory = getwd())

# Quelques informations supplémentaires
# 1. Toutes les variables (hors données) définies par une loi de distribution, i.e.
suivies du signe ~ sont des nœuds statistiques. A ce titre, elles nécessitent la
définition de distribution a priori et apprécient l'apport de valeurs initiales.
# 2. S'il n'est pas toujours requis, l'ajout de valeurs initiales facilite grandement
les chances de convergence, mais le choix des valeurs ne doit pas être aléatoire, mais
au contraire le plus proche possible des observations pour faciliter la convergence :
# - runif(nb_param, borneInf, borneSup) pour les paramètres démographiques
# - c(NA, rep(valeur, nb_années-1) pour les effectifs dont la première valeur était
donnée par l'a priori de l'effectif initial (d'où le NA).
# - rnorm(1) pour les coefficients d'effets sur lesquels aucun a priori était disponible
# 3. Message d'erreur: « value of x[1] should be between 0 and order of x ». Cela
signifie que l'estimation d'un effectif dépasse les bornes précisées de valeurs
initiales. Il faut définir les bornes de ces valeurs en fonction des lois binomiales.
Ex: soit n2~dbin(s2,n1) avec n1[1]=15 et s2=runif(1,0.7,0.8), alors n2 entre 10.5 et 12
Il faut donc choisir les valeurs initiales de n2 entre 10 et 12 et son a priori initial
n2[1]=11. Et ainsi de suite, sans faire se chevaucher les bornes d'effectifs successifs
```

Résultats : une régulation des populations de grands rapaces par l'immigration ?

La comparaison des résultats des deux IPM suggère un taux d'immigration moyen plus important pour la population d'aigles de Bonelli à hauteur de 0.11 ± 0.03 que pour celle de vautours percnoptères (0.09 ± 0.05 ; Figure 38). En nombre d'immigrants par an, cela correspond à 3-4 vs. 1-2 femelles recrutées chaque année. Ces nombres dépassent en moyenne de 1.5 et 1.75 fois le nombre annuel de recrues locales ! Ainsi cette quantification moyenne des taux d'immigration confirme ce que suggérait déjà l'écart entre dynamique prédictive et observée, ainsi que les données éparses de baguage, quant aux **flux importants d'immigrants qui soutiennent les deux populations étudiées**, en moindre mesure chez le vautour par rapport à l'aigle.

Malheureusement, l'interprétation des variations de ces flux d'immigrants est rendu difficile par les faibles quantités de données récoltées sur ces petites populations malgré les efforts consentis. Il n'y a aucun effet des placettes sur le taux d'immigration vautour, qui semble être resté relativement constant sur toute la période ($-0.008 \pm 0.049\text{SD}$ [-9.10^{-4} ; 0.085 95%CI] ; Figure 38). Il en est de même pour l'effet du nombre de recrues locales sur le taux d'immigration de la population d'aigles, qui ne s'est pas révélé significatif ($-0.05 \pm 0.08\text{SD}$ [-0.25 ; 0.09 95%CI]). Ainsi, le fait que ces taux d'immigration quasi-constants n'aient pas été améliorés par les plans de gestion confirme la **responsabilité des actions locales de conservation dans les changements de dynamique** qui ont été observés. Par contre, l'immigration a agi comme un **effet sauvetage** qui a rehaussé de manière additive la démographie locale en favorisant la persistance de ces populations.

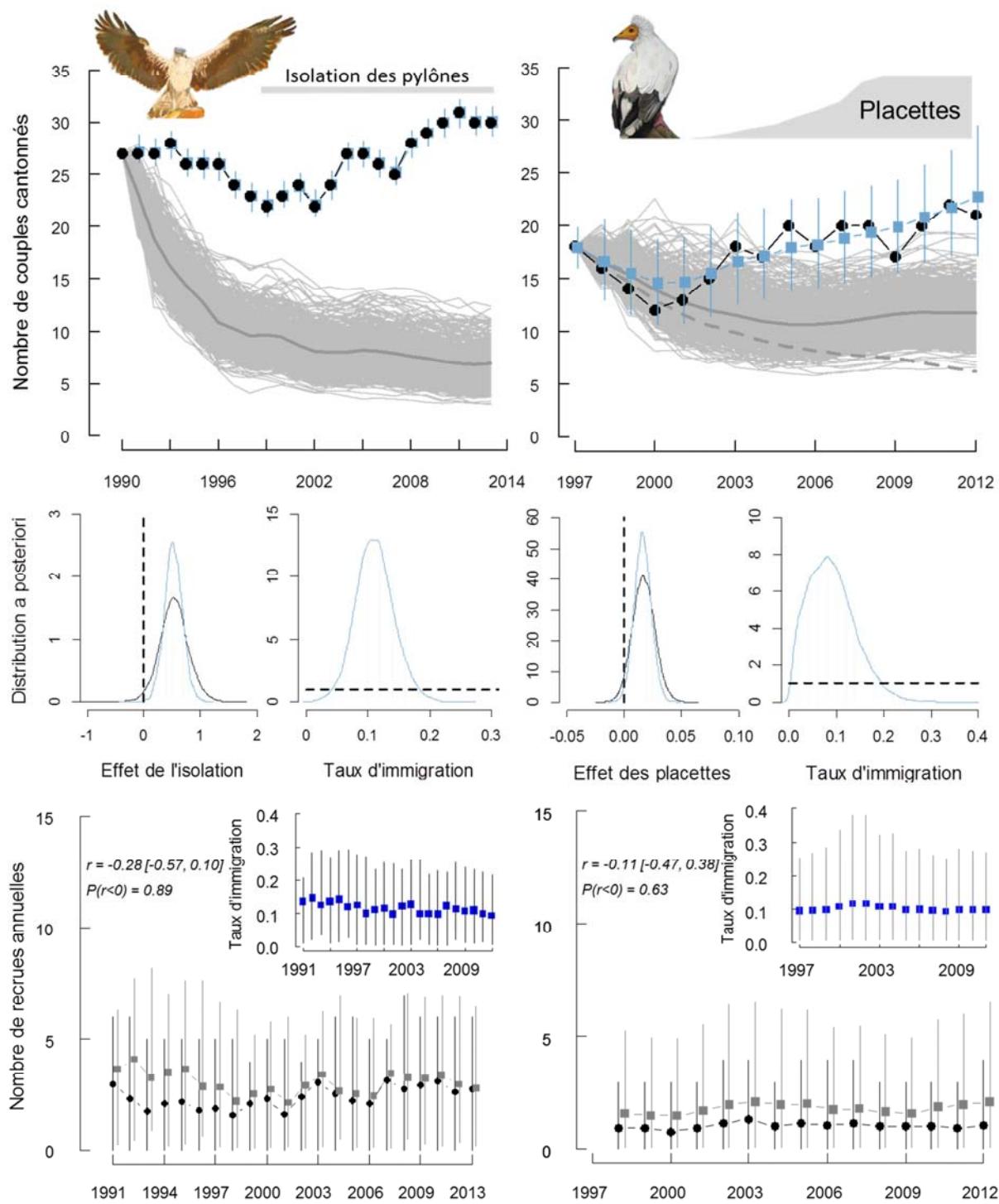


Figure 38 : L'apport de l'immigration dans les populations d'aigles de Bonelli et de vautours percnoptères. Les projections de démographie locale sont rappelées dans le panel du haut, auxquelles ont été rajoutées les prédictions de l'IPM pour le nombre de couples cantonnés. Le panel médian représente la distribution *a posteriori* du taux d'immigration moyen de ces deux populations. Notez aussi la meilleure précision des estimations permise par l'intégration sur l'effet des actions de conservation dans les deux situations étudiées (lignes bleues par rapport aux distributions noires issues du MSCR). Enfin, le panel inférieur compare les estimations du nombre annuel d'immigrants recrutés dans les deux populations par rapport au nombre de recrues locales. Les barres représentent 95 % des distributions *a posteriori* autour du **nombre moyen d'immigrants (carrés gris)** et des **recrues locales (points noirs)**. Les covariations entre ces deux nombres sont indiquées en haut à gauche de chaque graphique par le mode et les intervalles de confiance à 95 % des coefficients de corrélation (r), de même que la probabilité que le coefficient de corrélation soit négatif [$P(r<0)$]. L'encart représente les variations du taux d'immigration à partir desquelles sont dérivées les estimations du nombre d'immigrants.

Malgré la constance générale, il semblerait que le nombre annuel d'immigrants d'aigles de Bonelli ait diminué au cours du suivi alors que le recrutement local a pu augmenter grâce à l'augmentation des taux de survie (Figure 38). Cette tendance, si elle n'était pas sujette à caution, irait dans le sens d'un rétrocontrôle compensatoire de la densité de recrues locales sur le taux d'immigration. Un tel mécanisme renforcerait la capacité de l'immigration à tamponner l'effet des variations que subissent les paramètres démographiques locaux.

Remarque: Avant d'interpréter plus avant ces résultats, le lecteur peut noter que les prédictions d'effectifs de l'IPM sur l'aigle de Bonelli suivent parfaitement les variations observées, tandis que les prédictions pour le vautour percnoptère lissent la dynamique observée avec une forte incertitude sur les effectifs absous. Il était attendu que l'estimation du taux d'immigration utilise toute l'information présente dans les variations observées des effectifs. Si cela semble avoir été le cas pour l'aigle, il n'en est rien pour le vautour. Dans son cas, l'estimation des variations du taux d'immigration semble avoir été déterminée par le taux de croissance globale observée pour la population et non ces variations interannuelles. Sophie Véran et Jean-Dominique Lebreton (2008) apportent une explication à cela. Rappelant que l'apport des IPM est de formaliser l'estimation de paramètres par la comparaison entre le taux de croissance prédit et les variations observées dans le suivi des effectifs, ils précisent que ce dernier peut décrire des hauts et des bas pouvant diverger des variations des paramètres démographiques. Cette divergence contribue alors à accroître l'incertitude dans le processus d'observation de l'abondance. A l'inverse, une bonne adéquation entre les variations interannuelles dans l'effectif observé et celles des paramètres démographiques peut considérablement réduire l'incertitude estimée autour du processus d'observation, quitte à gommer d'autres phénomènes non observables. Grâce à ces explications, la différence d'ajustement entre l'aigle de Bonelli et le vautour percnoptère pourrait s'expliquer par des variations aléatoires des survies de l'aigle de Bonelli en phase avec la variation de l'effectif, et au contraire à cause des variations de la survie des vautours, déterminées par les conditions d'hivernage, qui divergeaient de la variation du nombre de couples.

iii. Conservation vs. immigration : quel responsable à la croissance retrouvée des populations de grands rapaces étudiées ?

Les actions de gestion sont seules responsables du changement de dynamique...

L'analyse des données CMR récoltées sur ces deux populations suggérait la responsabilité des actions de conservation dans l'amélioration des taux de survie. Bien qu'elles ne traduisent pas les tendances observées, les projections *a posteriori* des modèles matriciels de dynamique locale renforçaient cette suggestion en montrant que l'amélioration estimée des taux de survie a pu

déterminer un changement de dynamique et donc un enrayment du déclin historique de ces populations. Concernant le vautour percnoptère, ce premier résultat empirique d'un effet des placettes a confirmé les prédictions d'une analyse de la viabilité, précédemment publiée à partir des paramètres démographiques du suivi de la vallée de l'Ebre, suggérant qu'une augmentation de 10% de la survie par un réseau de placettes conduirait à une tendance positive de cette population, alors en déclin (García-Ripollés and López-López 2011). Cette conclusion est liée au fait que la survie des couples cantonnés est, à l'image des autres rapaces longévifs, le principal moteur de la dynamique du vautour percnoptère (Oro et al. 2008, Tauler et al. 2015). Des conclusions similaires avaient déjà été tirées après les plans de gestion de l'aigle de Bonelli (Chevalier et al. 2015).

Malgré cela, le fait que les dynamiques observées ne puissent être expliquées autrement que par un renfort d'immigrants laissait la possibilité d'une responsabilité partagée. Or, les variations des taux d'immigration que nous avons pu reconstituer suggèrent un renfort relativement constant chez les aigles comme les vautours. De plus, aucun effet des actions de conservation n'a été détecté sur les taux d'immigration. Ainsi, puisqu'à l'inverse de l'amélioration des survies locales nous ne pouvons pas conclure quant à une augmentation brutale du **renfort d'immigration**, celle-ci ne saurait être responsable du changement de dynamique qui s'est opéré dans ces deux systèmes.

... mais l'immigration a freiné le déclin et renforcé la dynamique de ces populations.

Les projections démographiques ont néanmoins mis en évidence que l'immigration était un déterminant majeur du taux de croissance chez ces deux espèces. D'après l'estimation des IPM, l'écart important entre dynamique projetée et observée s'expliquerait par le recrutement annuel de 3-4 immigrants dans la population d'aigle de Bonelli et de 1-2 vautours (Figure 38). Ainsi, malgré leur isolement géographique apparent, les **populations étudiées sont à l'évidence connectées démographiquement aux populations voisines**, pyrénéennes ou catalanes. Les IPM ont apporté une quantification formelle de l'intensité de cette connexion uniquement grâce aux données récoltées localement. Concernant le vautour percnoptère, notre estimation du nombre annuel de recrues immigrantes est du même ordre de grandeur que les prédictions d'une analyse de viabilité récemment publiée sur une population catalane en forte croissance (Tauler et al. 2015). Elle est aussi cohérente avec l'identification d'au moins trois individus espagnols recrutés dans le Sud-Est de la France, depuis que des programmes de baguages ont démarré en Catalogne (Max Gallardo et Cécile Ponchon, données non publiées). L'ensemble de ces résultats récents démentent ainsi l'idée retenue qu'une forte philopatrie caractérise le vautour percnoptère. Cette idée a été popularisée par un petit jeu de données CMR (22 individus) indiquant de faibles distances de dispersion natale (36 ± 42 km [0–150]; Grande 2006). Ces données avaient justifié la paramétrisation d'une analyse de viabilité en population close (García-Ripollés and López-López 2011) alors que l'échantillon ne

permettait pas de détecter l'intégralité du patron de dispersion et *a fortiori* les évènements plus rares de dispersion longue distance. Les IPM innovent ainsi par leur capacité à analyser l'impact de ces rares animaux dispersant entre populations sur de longues distances, et ce sans avoir à réaliser de baguage intensifs sur plusieurs zones d'études (Abadi et al. 2010b). On comprend alors que cette méthode d'analyse ait permis d'accroître en peu de temps la conscience du rôle cruciale que peut jouer l'immigration dans la dynamique des populations, même de celles considérées isolées (Schaub et al. 2010, 2012, Brown and Collopy 2012, Tempel et al. 2014). Dans l'exemple de l'aigle de Bonelli, une analyse de viabilité sur plusieurs sites avait déjà pu faire ce constat (Hernández-Matías et al. 2013). La quantification empirique que nous avons pu réaliser confirme les prédictions de ces auteurs quant à l'importance du flux d'immigrants en provenance d'Espagne pour la persistance de la population du Sud-Est de la France.

Ainsi, dans les deux systèmes d'études que nous avons comparés, l'immigration a joué un rôle clé. Si elle n'est pas responsable en tant que tel du changement de dynamique qui s'y est opérée, elle a permis dans un premier temps de **freiner le déclin local de ces deux espèces** et dans un second temps de **démultiplier l'effet des actions de conservation** en faisant bénéficier aussi aux immigrants l'amélioration des conditions locales de survie. Comme le représente la figure 38, sans immigration, les effectifs locaux se seraient vraisemblablement stabilisés à des niveaux beaucoup plus bas, sensibles aux phénomènes de stochasticité.

L'immigration : un tampon contre les perturbations anthropiques ?

Dans nos cas d'étude comme dans une majorité de situation en conservation, les actions de gestion consistent à mitiger les perturbations anthropiques à l'origine du déclin des populations. Notre travail semble montrer que les connexions démographiques existantes entre des systèmes différemment perturbés permettent de tamponner localement ces perturbations anthropiques en rallongeant la persistance des populations de grands rapaces sous la menace, et en dynamisant leur reprise lorsque des améliorations sont apportées. En effet, dans les situations comme celle de l'aigle de Bonelli où les perturbations agissent directement et localement sur les taux de survie via des évènements ponctuels (tir, empoisonnement, électrocutions, collisions...), les effectifs chutent mais la qualité de l'habitat reste inchangée. Différents mécanismes, que nous avions listés dans le tome I chapitre 4, peuvent être à l'origine d'une augmentation de l'apport d'immigrants vers un habitat favorable aux nombreux territoires rendus vacants par le déclin (Figure 21), opérant ainsi un **réel sauvetage de la population** (« rescue effect » ; Brown and Kodric-Brown 1977). Ensuite, lorsque les menaces sont limitées par les actions de conservation et que la dynamique croît de nouveau, l'immigration peut accélérer cette restauration en fournissant de nouveaux reproducteurs, plus rapidement que l'autorisera la reprise locale de la dynamique.

Seulement, au fur et à mesure de la croissance et de l'occupation de territoires préalablement délaissés, le recrutement des immigrants s'avère théoriquement limité par la recrudescence des recrues locales, *a priori* prioritaire puisque localement plus compétitif. Dans ce schéma conceptuel valable pour une espèce monogame et territoriale, le taux d'immigration apparaîtrait comme dépendant de la densité de couples territoriaux présents. Ce rétrocontrôle de la densité sur l'immigration pourrait être à l'origine de la compensation des menaces anthropiques suspectée plus haut. Pourtant, les études empiriques mettant en évidence ce phénomène restent encore rares (*e.g.* Schaub et al. 2013) bien qu'il soit attendu dans de nombreux contextes (Pulliam 1988, Howe et al. 1991, Hanski 2001, Guo et al. 2005).

Nos tentatives de comprendre les variations de taux d'immigration à l'aune d'un phénomène compensatoire se sont avérées mitigées par l'importante part d'incertitude résiduelle sur la dynamique de ces espèces, du fait de jeux de données encore limités malgré des suivis les plus intensifs possibles. Ainsi, le test d'un taux d'immigration dépendant du nombre de nouvelles recrues locales s'est révélé non significatif chez l'aigle de Bonelli. Malgré ce fait, qui pourrait résulter d'un manque de puissance statistique, une tendance à la baisse du taux d'immigration et un coefficient de corrélation clairement négatif entre le nombre annuel d'immigrants et celui des recrues locales nous laissent à penser qu'un rétrocontrôle de la densité des couples cantonnés par rapport aux territoires disponibles pourrait déterminer la proportion d'immigrants dans le recrutement annuel, dans le cas où l'apport de candidats immigrants resterait constant et en excès. Concernant la population de vautours percnoptères, si l'effet sauvetage de l'immigration est clairement visible, notre analyse du suivi démographique ne nous a pas permis d'identifier des variations du taux d'immigration. Seulement, à cause d'une réduction de la fécondité en lien avec la densité de vautours, la disponibilité en territoires laissés vacants par les recrues locales n'a vraisemblablement pas été réduite de manière importante malgré l'augmentation des effectifs. Ainsi, nous ne pouvons ni suggérer, ni rejeter l'existence d'un phénomène similaire de régulation des populations de vautours par l'immigration.

Quelles sont les implications de notre analyse comparée de deux populations de grands rapaces bénéficiant de plans de conservation ? En quoi ces deux évaluations d'actions de conservation permettent-elles d'informer en retour leur amélioration et de relancer un cycle de gestion éclairée et modulable, comme présentée dans le tome I ? Enfin, qu'apporte la conscience et la compréhension des flux démographiques dans la gestion locale d'une population ? Telles sont les questions qu'il nous reste à aborder avant de conclure sur ce travail d'évaluation.

Chapitre 3 — Perspectives et applications à la conservation des grands rapaces

i. La conservation de populations connectées démographiquement

Prendre conscience qu'une part des processus échappe à la gestion

Quelle peut être l'intérêt pratique de savoir si un flux d'immigrants existe et influence la dynamique d'une population gérée si les actions menées localement ne peuvent *a priori* affecter ce flux ? Une première réponse est parfaitement illustrée par la population de hiboux grands-ducs de la vallée du Rhône dans le Valais suisse. D'après les comptages, cette population était parfaitement stable depuis 20 ans. Pourtant un IPM a démontré que cette stabilité n'était qu'apparente, et que sans un renfort annuel important d'immigrants, la population s'éteindrait en peu de temps, essentiellement à cause de forte mortalité par électrocution (Schaub et al. 2010). Ainsi, s'ils sont focalisés sur les suivis d'effectifs, l'effet sauvetage qu'induit l'immigration a comme implication de facilement **dissimuler aux yeux des gestionnaires locaux de graves menaces pesant sur les populations**. A l'inverse, prendre conscience du rôle de l'immigration permet dans ce cas **d'envisager à temps des actions de conservation** aux fortes chances de succès. Le tome I chapitre 4 a documenté un nombre croissant de situations où cette prise de conscience a eu lieu potentiellement au bénéfice de la gestion locale (Brown and Collopy 2012, Schaub et al. 2013, Altwegg et al. 2014, Tempel et al. 2014). Ainsi, le fait que l'apport d'immigrants dépende en grande partie de phénomènes ayant cours hors d'une zone d'action remet en cause l'idée qu'une gestion locale puisse déterminer en totalité le devenir d'une espèce sur son aire de juridiction (Tempel et al. 2014). A mon sens, cette prise de conscience, si elle est abstraite de premier abord, peut revêtir une importance capitale par sa **capacité à générer la modularité nécessaire à la gestion de processus écologiques** sur lesquels notre connaissance est encore réduite (*cf.* Tome I chapitre 2). Dans nos systèmes d'études, ignorer l'influence de l'immigration sur la dynamique des populations aurait surestimé les bénéfices des plans de conservation alors que des améliorations pourraient être apportées. Plus concrètement, les plans de conservation deviendraient inefficaces aux populations de rapaces étudiées **si le flux d'immigrants venait à s'estomper** voir à s'éteindre, à cause du déclin de populations sources d'émigrants ou de la mortalité accentué des individus dispersant (braconnage hors zone protégée, champs d'éoliennes, lignes électriques...). Ce dernier point justifie aussi les efforts en train d'être réalisés pour préserver les zones d'agrégation des immatures hors des aires de reproduction, comme la plaine de Crau ou la vallée de l'Hérault, qui peuvent constituer un réservoir d'immigrants (Burger et al. 2013, Chevalier et al. 2015). L'argument est néanmoins à relativiser si une réduction du taux d'émigration est consécutive à l'arrêt potentiel du flux d'immigrants. Dans tous les cas, il est urgent d'intégrer l'existence de ces effets sauvetages et autres flux démographiques compensatoires dans les analyses de viabilité de

populations dont on a pu présenter l'importance dans les décisions de gestion (Macdonald and Johnson 2001). Rien qu'en cela, les conclusions de notre travail permettraient déjà d'améliorer la paramétrisation de ces projections démographiques théoriques, souvent réalisées sur les grands rapaces en considérant les populations closes (García-Ripollés and López-López 2011, Sanz-Aguilar et al. 2015, mais lire Hernández-Matías et al. 2013 pour un contre-exemple).

Promouvoir un suivi et une gestion interrégionale des populations

Comprendre les mécanismes sous-jacents aux variations du taux d'immigration pourrait s'avérer utile à la mise en place d'une stratégie de gestion modulable pouvant répondre rapidement à de nouvelles menaces (Salafsky et al. 2002). Malheureusement, nous montrons par notre travail que même une analyse approfondie de suivis démographiques intensifs locaux ne permet pas d'atteindre un niveau de précision suffisant pour étudier en détail les déterminants de l'immigration. C'est pourquoi nous nous joignons à l'appel d'autres auteurs pour que soit favorisé les suivis démographiques interrégionaux de populations connectées d'espèces aux fortes capacités de dispersion identifiées, à l'image des rapaces longévifs de cette étude ou encore des oiseaux marins coloniaux (Oro 2003, Hernández-Matías et al. 2013). Par un suivi interrégional, nous entendons ici la **standardisation des protocoles de suivis locaux** (CMR, reproduction et comptages) ainsi qu'un échange renforcé de données et d'information entre les différentes parties prenantes. Cette collaboration interrégionale existe déjà sur les systèmes que nous avons étudiés, au travers de colloque de partage d'informations (Scher and Lecacheur 2011) jusqu'à la publication d'étude démographique multi-sites (Hernández-Matías et al. 2013). Elle pourrait néanmoins être renforcée par la standardisation des protocoles (étendre par exemple les suivis CMR aux populations ibériques) et par la **simplification du partage des données démographiques** (par l'intermédiaire d'un réseau et d'une base de données commune). Dans un premier temps, le partage des données, notamment CMR, permettrait de quantifier, à l'aide d'IPM ou de modèles CMR multi-sites (McCrea et al. 2010, Péron et al. 2010, Kéry and Schaub 2012, Hernández-Matías et al. 2013), les flux démographiques à longues distances entre chaque population. Cette cartographie des flux de dispersion permettrait notamment d'argumenter en faveur de l'aménagement d'infrastructures énergétiques en projet (éoliennes, lignes électriques) afin qu'elles n'interrompent pas les corridors de dispersion.

Ensuite, comprendre les conséquences de ces flux démographiques en termes de dynamique des différentes populations comme de l'ensemble du réseau, pourrait aboutir à une priorisation des efforts de conservation (cf. Tome I Chapitre 4). Précisément, l'analyse de viabilité multi-sites réalisée sur l'aigle de Bonelli suggérait que les populations d'Europe occidentale forment un système source-puits en cohérence avec le concept de niche écologique (cf. Figure 22 du tome I;

Hernández-Matías et al. 2013). Ce résultat pourrait justifier, comme cela nous a été proposé en colloque (Juan Negro, communication personnelle), une priorisation des plans de gestion en faveur des populations sources déclinantes du Sud de l'Espagne tout en économisant la préservation, vouée à l'échec, des populations du nord de la distribution, qui déclinerait sans le renfort des populations sources. Seulement, outre les bénéfices existants à préserver les populations puits (Howe et al. 1991, Tome I Chapitre 4), notre travail montre, qu'une fois la dynamique locale libérée des perturbations anthropiques, l'habitat du Sud-Est de la France, pourtant en marge septentrionale de la répartition de l'espèce, pourrait soutenir de manière autonome une population d'aigles de Bonelli (idée approfondie par la suite). Il en est de même, et de manière plus nette encore, pour la population étudiée de vautours percnoptères, elle aussi en marge de répartition (Figure 35), comme ses voisines pyrénéennes et catalanes (Tauler et al. 2015). Ainsi, ces populations marginales ne seraient pas des puits au sens stricte, mais plutôt des pseudo-puits dont le déclin sans immigration ne conduirait pas à l'extinction totale mais plutôt à une nouvelle stabilité à de plus faibles effectifs déterminés par les conditions locales (Pulliam 1988). De plus, nous avons réalisé en parallèle une projection de la population de vautours percnoptères de la vallée de l'Ebre, située plus au sud et constituant historiquement un important noyau de présence de l'espèce. La paramétrisation du modèle matriciel présenté avec les paramètres démographiques publiés sur cette population déclinante entre 1990 et 2007 (Grande et al. 2009, Cortés-Avizanda et al. 2009) montre que la démographie locale ne permettait pas d'expliquer la dynamique observée, et qu'un taux d'immigration de 11% serait requis, taux très proche de celui dans le Sud-Est de la France (Figure 39). Ainsi, ces populations de rapaces longévifs, qu'elles soient plus au cœur ou plus en marge de répartition, seraient toutes connectées par des flux démographiques bidirectionnels, pas nécessairement dirigés selon un gradient théorique mais fluctuant selon une interaction complexe de mécanismes locaux d'émigration/immigration, selon les écarts entre capacité d'accueil et densité de populations. En conséquence, d'un point de vue appliqué, **nos résultats rejettent la justification d'une priorisation des plans de conservation à l'échelle de la répartition des espèces**, qui serait basée sur une application simpliste du concept théorique de niche écologique et non sur des données démographiques de qualité, identifiant avec précision la qualité de source ou puits de chaque population, données que pourrait plus facilement réunir la collaboration interrégionale précédemment suggérée de nos vœux.

A l'inverse, l'identification de réseaux de populations interconnectées ne pourrait que justifier l'urgence de **plans de conservation interrégionaux**, qui homogénéiseraient à l'échelle spatiale des flux démographiques les actions mises en œuvre localement, et s'inquièteraient de l'intégrité des corridors de dispersion (dans le cas où une représentation précise de ceux-ci pourrait être faite).

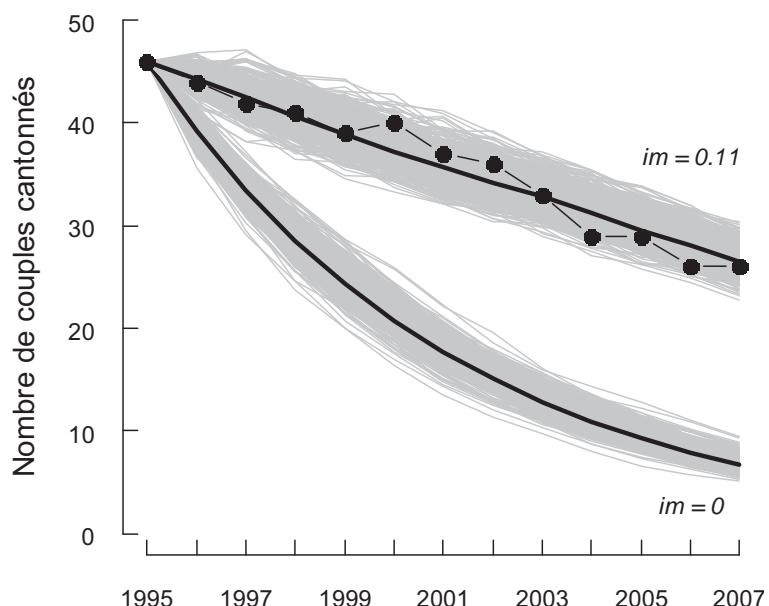


Figure 39: Projections démographiques de la population espagnole de vautours percnoptères de la vallée de l'Ebre. Les projections moyennes (lignes noires) et leur gamme d'incertitude (lignes grises) ont été réalisées en paramétrant le modèle matriciel adapté pour l'espèce avec les paramètres démographiques publiés sur cette population (Grande et al. 2009, Cortés-Avizanda et al. 2009), sachant qu'aucune perte de bague n'a été notée depuis un changement de protocole en 1995. La figure compare deux tendances différentes : une projection presupposant une population close (taux d'immigration nul ; $im=0$) et une projection tenant compte d'un taux d'immigration constant permettant de s'ajuster aux comptages observés ($im=0.11$; équivaut à 3-4 immigrants par an).

L'évaluation que nous avons effectuée des bénéfices de l'isolation des pylônes électriques pour l'aigle de Bonelli et de l'alimentation de placettes pour le vautour percnoptère suggère que **ces deux actions soient répandues à l'échelle du réseau de populations connectées** (qui reste à définir), tout en continuant d'être évaluées localement. Plus généralement, l'urgence réside dans des politiques environnementales européennes d'aménagement des infrastructures électriques pour limiter électrocution et collision (Lehman et al. 2007, Tintó et al. 2010, Chevalier et al. 2015), et d'interdiction pénale des destructions directes (tirs et empoisonnement). Il s'agit aussi de réduire l'utilisation des pesticides dans les cultures et des médicaments dans les élevages (Hernández and Margalida 2009, Margalida et al. 2014). Concernant spécifiquement les vautours, la priorité constitue en la restauration d'un service d'équarrissage naturel, optimisé pour les éleveurs comme pour les nécrophages, et sécurisé par des contrôles sanitaires (González et al. 2006, Margalida et al. 2010, Cortés-Avizanda et al. 2012). Malheureusement, si l'ensemble des travaux scientifiques justifient de telles mesures, et si les mesures juridiques les plus « simples » aboutissent (pénalisation de destructions directes, interdiction de polluants majeurs comme le diclofenac), leur application concrète sur le terrain est souvent plus difficile, et la mise en place de mesures politiques plus complexes (aménagement des infrastructures, équarrissage naturel...) est ardue. C'est pourquoi l'action politique devrait être doublée d'une **collaboration internationale renforcée entre les gestionnaires** et associations de conservation locales pour appuyer un même message auprès des institutions européennes, et un même effort de sensibilisation auprès des populations. Bien que ce travail soit déjà réalisé concrètement, (e.g. CEN-LR 2014), notre travail, en faisant prendre conscience que les efforts qui sont menés par les voisins plus ou moins proches peuvent influencer, et réciproquement, le résultat local, ne peut que justifier un renforcement, voire une institutionnalisation, de ce réseau de collaboration.

Agir localement sur l'immigration ?

Pour finir, identifier l'importance de l'immigration sur la dynamique locale d'une population gérée peut amener à s'interroger sur la possibilité d'augmenter cet apport d'immigrants via des actions menées localement. Le chapitre 4 du tome I a permis d'énumérer un certain nombre de possibilités qui se résument schématiquement en deux stratégies : i) renforcer la qualité de l'habitat pour favoriser la décision et le succès d'installation ou pour réduire la compétition intraspécifique ; ii) augmenter la taille de la population par réintroduction pour favoriser la décision d'installation via l'attractivité des congénères et pour améliorer le recrutement si un effet Allee est à l'œuvre. Connaissant maintenant l'importance du flux d'immigrants dans nos cas d'études, une action de réintroduction ne semblerait pas pertinente à cause de son coût important et d'une maigre valeur ajoutée si des immigrants arrivent régulièrement. Cette stratégie a d'ailleurs été pour le moment abandonnée par les gestionnaires des deux espèces alors qu'elle était initialement envisagée dans les programmes de conservation (Burger et al. 2013, Constantin et al. 2014).

Il reste comme perspective l'amélioration de la qualité de l'habitat. A cette fin, des partenariats ont été mis en place avec des groupements cynégétiques en faveur d'actions de réintroduction de lapins et de construction de garennes visant à favoriser conjointement les activités de chasse et l'installation/reproduction de couples d'aigles de Bonelli (Scher and Lecacheur 2011, Burger et al. 2013). Concernant le vautour percnoptère, la mise en place des placettes sur certaines aires de reproduction historiques avait clairement pour objectif de favoriser l'installation de nouveaux couples, qu'ils s'agissent de recrues locales ou immigrantes (Constantin et al. 2014). Malheureusement, nos tentatives d'étude des variations de l'immigration ne permettent pas de proposer sur ce point des pistes pertinentes. En effet, aucun renforcement du taux d'immigration n'a été détecté conjointement à l'installation des placettes. A l'inverse, l'immigration d'aigle de Bonelli pourrait être limitée par la densité de population et donc potentiellement par la disponibilité en ressources. Des pistes de recherches pourraient donc s'intéresser à cette quantification des ressources disponibles (nourritures, gites, partenaires) et de leur hétérogénéité afin de comprendre dans quelles directions proposer des améliorations locales de la gestion.

ii. L'amélioration des actions locales de gestion

Une hypothèse alternative qui expliquerait que les deux populations que nous avons étudiées en marge de répartition ne soient pas strictement des populations puits serait justement la réduction de la répartition de leur espèce depuis le début du siècle dernier (Figure 24). L'aigle de Bonelli colonisait l'intégralité de la bande littorale au climat méditerranéen et le vautour percnoptère nichait jusque dans les falaises calcaires du Bugey, observé régulièrement à Genève, soit près de 300 km plus au Nord. Ainsi, les zones supportant actuellement des couples cantonnés ne seraient pas

forcément de mauvais habitats et il existerait un **potentiel d'expansion de la répartition actuelle**. Néanmoins, sans immigration, les dynamiques locales ne sont pas non plus en croissance, suggérant potentiellement une saturation des zones colonisées. Notre travail permettrait-il, conformément à l'objectif d'informer en retour les actions de gestion évaluées, d'apporter des propositions concrètes d'amélioration des pratiques de gestion locale ?

Les perspectives à la conservation de l'aigle de Bonelli en France

Si l'isolation des lignes a permis d'infléchir le déclin, la stabilité de la population est encore incertaine (Figure 36). La quantification des causes de mortalité suggère, en cohérence avec le ressenti de terrain, que le taux de mortalité anthropique (tir et collision notamment) est encore trop élevé pour autoriser une population croissante (Chevalier et al. 2015). Les auteurs montrent même que les décès qui ont pu être évités par l'aménagement du réseau électrique ont été reportés sur d'autres causes de mortalité ayant augmenté en proportion. Ainsi, la priorité du nouveau PNA (2014-2023), dont l'objectif général est d'atteindre une dynamique locale positive (taux de croissance intrinsèque supérieur à 1), est l'**élimination de ces causes de mortalité** (Burger et al. 2013). Concernant les tirs directs, un faible nombre de territoires serait responsables de la majorité des cas de mortalité identifiés par les associations et les opérateurs techniques par des remplacements rapides et répétés des partenaires d'un couple. Si quelques actions ponctuelles de police peuvent résoudre certains cas problématiques, l'accent sera mis sur la sensibilisation du public et les partenariats avec le monde cynégétique. En parallèle, un effort est prévu pour réduire encore l'électrocution des oiseaux immatures dans les zones où ils s'agrègent en attente de territoires, comme en plaine de Crau ou de l'Hérault (Burger et al. 2013, Chevalier et al. 2015). L'amélioration de la qualité de l'habitat pour éviter la saturation de la population en colonisant d'autres sites se fera pas le biais d'une veille des perturbations anthropiques sur les sites favorables à la nidification (activités de plein air, infrastructures routières et énergétiques...), et par une **collaboration perpétuée avec les acteurs cynégétiques** sur le renforcement du petit gibier et l'ouverture des milieux (Burger et al. 2013).

Les perspectives à la conservation du vautour percnoptère dans le Sud-Est de la France

Notre travail d'évaluation s'est focalisé sur la conservation du vautour percnoptère au cours des années 2000 ayant comme mesure phare la mise en place d'un réseau de placettes. Nous avons mis en évidence un effet bénéfique de ce réseau de placettes, suggérant que cette action peut être favorisée comme il en est question dans le nouveau PNA décennal en faveur de l'espèce (Constantin et al. 2014). Mais contrairement à son avantage sur la survie, les précédents plans de gestion n'avaient pas atteint l'un de leurs objectifs, à savoir l'augmentation de la reproduction des

vautours, dont la fécondité moyenne a diminué d'un tiers depuis le début des actions, cumulant pourtant placettes et mesures de protection face aux dérangements. C'est pourquoi la priorité du PNA 2014-2023 est l'**amélioration de cette fécondité via la compréhension des causes du déclin** (Constantin et al. 2014). Une fécondité plus élevée de couples cantonnés à proximité des placettes avaient pourtant été montrée chez cette espèce (Liberatori and Penteriani 2001, Grande 2006). Mais cet avantage n'a pas été confirmé chez d'autres espèces comme le vautour fauve et le gypaète barbu (Carrete et al. 2006, Martínez-Abráin et al. 2012a). Il a même été montré que la mise en place de placettes pouvait favoriser un déclin de la fécondité via un rétrocontrôle compensatoire de la densité de population (Carrete et al. 2006, Ferrer et al. 2014). Dans notre système d'étude, une relation significative a pu être identifiée entre l'augmentation de la taille de la population et une diminution de 33% de la fécondité moyenne depuis 2000. Cette fécondité réduite a pu limiter les bénéfices de l'amélioration des taux de survie et fragiliser la reconquête de la population. Deux mécanismes pourraient expliquer ce rétrocontrôle de la densité sur la fécondité (Ferrer and Donazar 1996, Ferrer et al. 2006, 2014) : i) une augmentation de **compétition intraspécifique** par interférence du nombre croissant d'individus dans un habitat homogène mais de capacité d'accueil limitée (*Individual Adjustement Hypothesis*) et/ou ii) la colonisation de nouveaux habitats dans un **environnement hétérogène** induisant une plus faible reproduction des individus recrutés tardivement sur des territoires de moins bonne qualité (*Habitat Heterogeneity Hypothesis*). La mise en place des placettes a pu interférer dans les deux situations : i) l'interférence a pu augmenter sur les placettes attirant les erratiques alors que la fécondité du couple reproducteur le plus proche en dépendait ; ii) la répartition spatiale des placettes a pu également induire une hétérogénéisation des territoires disponibles, entre ceux en disposant et les autres. Etudier l'évolution du coefficient de variation de la fécondité entre les couples en fonction de la fécondité moyenne permettrait de distinguer lequel de ces mécanismes est à l'œuvre dans le cas du vautour percnoptère (Ferrer and Donazar 1996)

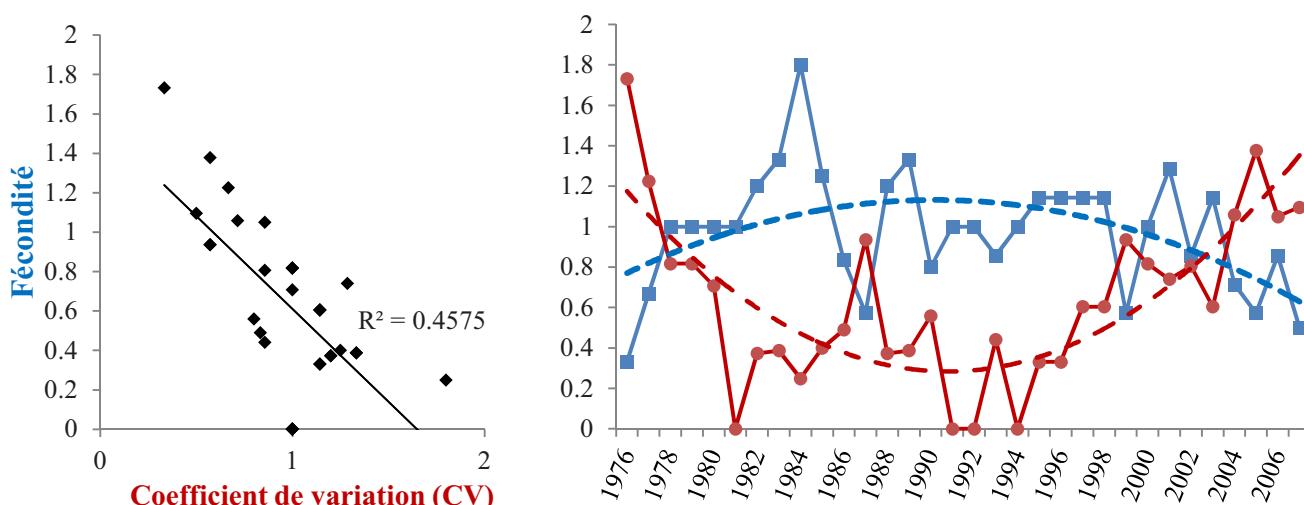


Figure 40: Corrélation négative entre les variations de la fécondité moyenne des couples reproducteurs de vautours percnoptères du PNR Lubéron et le coefficient de variation de la fécondité entre ces couples. Les séries temporelles sur 30 ans de ces deux variables sont accompagnées à droite de leur régression quadratique respective.

L'analyse exploratoire de données plus précises disponibles sur les couples du Parc Naturel Régional du Lubéron suggère, par une relation négative entre la fécondité moyenne et son coefficient de variation entre les couples, que la réduction compensatoire de la fécondité observée entre 2000 et 2012 serait principalement due à une augmentation de l'hétérogénéité du succès entre les couples, **probablement liée à des différences d'habitat** (Figure 40 ; données Max Gallardo, PNR Lubéron). Les couples plus récemment installés ont pu être attirés par la nourriture disponible sur les placettes ou l'augmentation de leurs congénères sur place (cf. Tome I chapitre 4) mais leur succès reproducteur aurait alors été réduit par la moindre disponibilité en carcasses naturelles sur leur aire de reproduction, reléguée loin de la placette la plus proche par les couples déjà présents. Une explication alternative serait le recrutement au cours du suivi d'individus de moindre qualité, notamment des plus jeunes peu expérimentés, ayant un accès réduit à la nourriture (Carrete et al. 2006). Si ces bribes d'arguments restent à confirmer par une analyse rigoureuse des déterminants de la fécondité du vautour percnoptère, permise par un suivi détaillé et historique à l'échelle du couple (selon l'âge et l'expérience des partenaires, la distance à la plus proche placette et son approvisionnement, l'intensité des dérangements...), ceci laisse à espérer que des actions concrètes sont possibles pour remédier au problème des faibles fécondités. En effet, d'après la littérature, une amélioration des actions de conservation pourrait consister en une modification de la répartition spatio-temporelle des placettes en vue d'augmenter la qualité des territoires (Gilroy and Sutherland 2007, Cortés-Avizanda et al. 2010). Plus précisément, une **redistribution de l'approvisionnement des placettes** en faveur des territoires et/ou individus identifiés comme de mauvaises qualités pourrait être une option pertinente à tester sur le terrain après avoir mieux compris les déterminants du succès reproducteur (voir Ferrer et al. 2014). De manière plus générale, un grand nombre d'études demande d'éviter l'agrégation de placettes aux mêmes endroits et surtout leur alimentation importante et régulière. Au contraire, une répartition disséminée et non prédictible des carcasses autour des aires de reproduction avérées et historiques serait la meilleure option, en attendant que des politiques environnementales plus favorables ne ré-émergent, soutenant un pastoralisme extensif de qualité qui bénéficierait d'un service d'équarrissage naturel et de la préservation du milieu méditerranéen (Margalida et al. 2010, 2014, Cortés-Avizanda et al. 2012, Monserrat et al. 2013).

Les placettes peuvent-elles représenter un piège écologique pour le vautour percnoptère ?

Au vu des débats existants autour d'un rôle potentiellement néfaste des placettes dans la conservation des rapaces nécrophages (cf. Chapitre 1), il paraissait important de faire un point sur cette question en fonction de nos résultats. Un piège écologique est défini par un habitat de mauvaise qualité pour la reproduction et la survie des individus, ne permettant pas la croissance

d'une population, mais qui pourtant est sélectionné par certains individus pour s'y installer au détriment d'habitats de moins bonne qualité (Battin 2004). Son existence requiert donc une hétérogénéité d'habitats, ainsi qu'une sélection préférentielle en faveur des habitats de moindre qualité, via une erreur d'appréciation de cette qualité par les candidats à l'installation ou un écart entre les indices utilisés dans la prise de décision et la qualité effective.

Classiquement, un piège écologique est identifié par une dynamique puits, qui ne produit pas assez d'individus alors que la présence de l'espèce est maintenue par un flux d'immigrants attirés dans le piège (Battin 2004). Néanmoins cette identification est compliquée par les effets rétroactifs de la densité qui induisent un déclin de la population à forte densité alors que le milieu peut correctement soutenir une population de plus faible densité. Ajouté à un manque récurrent de qualification des habitats disponibles et d'étude de la sélection d'habitat, l'appellation systématique de piège écologique est parue sujette à caution (Battin 2004). Dans notre cas d'étude, bien qu'aucune mesure ne permette ni de confirmer la présence d'habitats de meilleure qualité, ni d'identifier un biais de sélection d'habitat, l'importance du flux d'immigrants malgré le faible succès reproducteur des couples présents pourrait suggérer l'occurrence d'un piège écologique. De plus, l'augmentation de l'hétérogénéité du succès reproducteur suggèreraient une colonisation d'habitats ou d'individus de qualité moindre hors de l'influence des placettes. Malgré ces éléments, les projections en faveur d'une population stable à faible densité ainsi que l'identification d'une réduction compensatoire de la fécondité à densité croissante privilégient un effet bénéfique des placettes pour soutenir une population au niveau d'un certain nombre de couples par placette installée.

Ainsi, il semblerait **peu probable que la mise en place du réseau de placette dans le Sud-Est de la France ait représentée un piège écologique**. En outre, aucun effet de l'action de conservation ou de l'augmentation des congénères n'a été identifié sur les variations du taux d'immigration. Il est néanmoins possible que le nombre de placettes actuellement en place ou leur gestion spatio-temporelle ne permette pas de soutenir une population plus importante. Des propositions d'amélioration ont été énumérées dans le paragraphe précédent pour pouvoir **améliorer la capacité d'accueil du système**. Elles tiennent notamment compte des demandes régulières en faveur de la répartition aléatoire des carcasses dans le temps et l'espace pour éviter à l'avenir tout effet néfaste sur les populations de vautours percnoptères (Margalida et al. 2010, 2014, Cortés-Avizanda et al. 2012, Monserrat et al. 2013).

Chapitre 4 — L'optimisation des suivis de Capture-Marquage-Recapture

i. Un retour sur le terrain après l'analyse des données récoltées

Au fil de ce travail d'analyse des suivis démographiques de population de grands rapaces, nous avons appuyé l'importance qu'ils revêtent dans l'évaluation et l'amélioration des actions de gestion. Comme l'exprimait déjà l'introduction générale, ces suivis rendent possible la généralisation d'une gestion éclairée et modulable des espèces. Il est néanmoins impossible d'analyser des données démographiques sans se rendre compte du coût financier et humain que leur récolte exige. D'avoir discuté avec les opérateurs techniques et d'avoir assisté à quelques journées de suivis laissent apparaître cet investissement colossal d'années en années. Pour chiffrer cet investissement, les acteurs du PNA 2014-2023 en faveur de l'aigle de Bonelli l'ont estimé à 4 500 jours-hommes et 1,1 millions d'euros sur un total prévisionnel de 7 500 jours-homme et 2,3 millions d'euros (Burger et al. 2013). Les ordres de grandeur sont similaires pour le PNA vautour percnoptère (Constantin et al. 2014). On constate alors que **la réalisation d'un suivi démographique à long-terme peut représenter la moitié du budget dans la conservation d'une espèce menacée !**

Dans la lignée d'une réflexion lancée sur l'efficience des actions de gestion et la recherche d'une allocation optimale des ressources disponibles (Naidoo et al. 2006, McCarthy et al. 2008, 2010), ce constat a amené plusieurs auteurs à s'interroger sur le bienfondé de telles dépenses en matière de suivis au lieu d'actions concrètes permettant d'enrayer le déclin de la biodiversité (Nichols and Williams 2006, McDonald-Madden et al. 2010). Leur conclusion est sans appel : face à l'urgence et à la réduction des budgets alloués à l'environnement, l'action doit être privilégiée par rapport au suivi. S'ils ne remettent pas en cause les bénéfices d'informations supplémentaires pour améliorer l'efficacité des suivis, ils recommandent absolument de ne pas attendre d'avoir récolté suffisamment d'informations pour décider de la meilleure stratégie car cela pourrait faire perdre de précieuses chances de succès (McDonald-Madden et al. 2010, 2011). En contrepartie, ces auteurs se rejoignent sur l'importance d'une démarche modulable par laquelle le suivi ne précède pas l'action mais l'accompagne pour informer au mieux des ajustements de stratégies. Il y a derrière cette idée un appel à limiter l'importance des suivis de surveillance en faveur de protocoles orientés par la réponse à une question précise (Nichols and Williams 2006). Enfin, de la même manière que les gestionnaires doivent identifier les pratiques les plus efficaces, **une recherche des protocoles de suivis les moins couteux pour un gain d'information similaire** serait bénéfique. Tout cela presuppose que la réflexion sur les méthodes d'évaluation se fasse en amont, en même temps que la construction de plan de gestion (Salafsky et al. 2001; Tome I chapitre 2).

Cela dit, il existe un fossé entre ces appels à la bonne volonté des gestionnaires et un réel travail de la part des chercheurs pour contribuer au dessin de protocoles plus efficents. Des algorithmes d'aide à la prise de décision ont été développés pour guider un choix optimal des actions de gestion (McCarthy et al. 2010), en tenant compte des coûts relatifs et des sources d'incertitude (Hauser et al. 2006). Néanmoins, à la lecture des préoccupations des gestionnaires en termes de recherche (Braunisch et al. 2012), de tels modèles théoriques pourraient être peu à même d'avoir un impact réel sur une optimisation des suivis mis en œuvre, alors que les responsables des suivis sont demandeurs de recommandations pratiques adaptées à l'espèce ciblée. Or, le propre d'une **collaboration recherche-gestion** serait qu'elle **émerge d'un questionnement qui a l'expérience de terrain pour origine** et qui utilise aux mieux les données empiriques disponibles pour apporter des **réponses à la fois théoriques et pratiques** au problème posé. C'est ce que nous avons tenté de faire jusqu'à présent. La suite logique des choses est que l'accumulation de connaissances puisse **suggérer en retour une amélioration de la récolte de données empiriques** via l'optimisation des suivis démographiques préalablement analysés.

L'objet de ce chapitre est donc de présenter un travail que nous avons réalisé conjointement avec les responsables de suivis (principalement Cécile Ponchon du CEN-PACA, responsable des suivis de l'aigle de Bonelli et du vautour percnoptère dans le Sud-Est de la France) pour identifier les protocoles les plus pertinents à mettre en place lorsque l'on est confronté à des contraintes de ressources disponibles. Dans l'optique de généraliser et de contraster nos résultats sur d'autres systèmes d'études que les grands rapaces, nous avons intégré une réflexion autour de l'optimisation des suivies de rapaces moins longévifs qui se reproduisent en nichoirs artificiels comme la chouette effraie (Altwegg et al. 2003). Nous nous sommes alors enrichis d'une collaboration avec Olivier Hameau (LPO-PACA), responsable du suivi et de la conservation d'une population de chouette chevêche dans le Luberon, et avec lequel Alexandre Millon travaille régulièrement.

Un objectif affiché initialement dans le cadre de mon doctorat était l'utilisation des IPM pour réaliser ce travail d'optimisation à l'échelle de l'ensemble d'un suivi démographique en comparant les apports du suivi CMR, de la mesure de la fécondité et des effectifs (*e.g.* Lahoz-Monfort et al. 2014). L'intégration des sources de données aurait notamment permis d'identifier l'investissement nécessaire pour permettre l'estimation des variations de l'immigration, tout comme les bénéfices potentiels de l'intégration elle-même dans la réduction des coûts de suivis. Cependant, puisque les systèmes étudiés dans ce tome II ont montré d'importants changements de dynamique permis uniquement par l'amélioration des taux de survie, nous nous sommes focalisés sur l'optimisation des programmes de baguage (suivi CMR). La partie suivante montre néanmoins que la fécondité, le recrutement et les processus de dispersion jouent les trouble-fêtes dans l'efficience des suivis CMR.

ii. Une expérience de simulation identifiant des suivis CMR de populations d'oiseaux plus efficents face à différentes stratégies démographiques

Cette partie est constituée d'un article en préparation pour la revue *Journal of Applied Ecology*. Pour ne pas gâcher l'effort de clarté qui a été fait au cours de sa rédaction et de sa relecture par les différents coauteurs, l'article est transposé directement en anglais. Je tiens néanmoins à m'excuser de cette transposition directe puisqu'une réécriture en français aurait été l'occasion d'un travail de clarification immédiate auprès d'un public plus large.

Designing cost-effective Capture-Recapture surveys for improving monitoring for management: a simulation experiment with structured life-history strategies by N. Lieury, S. Devillard, A. Besnard, C. Ponchon, O. Hameau, O. Gimenez & A. Millon

Abstract

1. Survival rates are key parameters for quantifying the links between demography and environmental changes or management actions. Capture-Recapture (CR) surveys are therefore increasingly implemented in management contexts to estimate variations in survival.
2. However, CR surveys are time-consuming, require skilled practitioners and are therefore particularly expensive. Consequently, CR sampling design is often driven by the amount of resources available for management, with little consideration of the ability to detect change in survival rates. There is yet an opportunity to fulfil this objective for a limited cost.
3. To help devising sound monitoring, we conducted a simulation experiment exploring the ability of a range of CR surveys to detect a change in survival rates, in balance with field-derived human and financial costs. CR surveys differed in terms of number of offspring and adults marked, resighting effort and overall duration. We based our work upon contrasted life-history strategies (short-lived vs long-lived) in birds.
4. For long-lived life-histories with late age at first breeding, we found that capturing and ringing territorial birds at the beginning of a survey is an effective but costly way to limit survey duration at 10 years and fulfilling management objectives.
5. For short-lived life-histories with high juvenile emigration rate, we found that investing in the capture of breeders is more efficient than usual improvements of the fledgling ringing effort. It allows detecting survival changes in only 5 years.
6. *Synthesis and applications.* Our simulation experiment, rooted in real surveys conducted on bird species, explicitly balances the statistical power of CR surveys for detecting survival change with human and financial investments. We derive precise field guidelines to ensure optimal design to be conducted by practitioners and scientists in collaboration, in a wide range of bird life histories.

Introduction

Data collected on marked individuals provide highly valuable information on animal demography. Surveys that consist in capturing wild animals, marking them with permanent and unique tags, releasing them in their environment then recapturing them (i.e. capture-recapture surveys, hereafter CR surveys), have become highly popular tools in evolutionary and applied ecology (Clutton-Brock and Sheldon 2010). Indeed, the repeated captures of marked individuals within a population over time enable the estimation of survival (and recruitment) rates, while accounting for imperfect detection (Lebreton et al. 1992). In a management context, the study of population dynamics aims at detecting environmental or anthropogenic threats on population persistence and evaluating the impact of implemented management actions (harvest, control or conservation). However it traditionally relies on the monitoring of population counts. Deriving survival rates from field data, and more generally opting for a mechanistic approach with the aim of identifying the relative contribution of demographic drivers (fecundity, survival and immigration) is favoured whenever possible for detecting the response of a population to any perturbation, as it allows management alternatives (e.g. Ortega et al. 2009, see Frederiksen et al. 2014 for a review).

In the last decades many more practitioners opted for survey with the aim of quantifying the variation of demographic rates in response to i) changing environment such as climate or habitat lost and fragmentation, ii) legal hunting, iii) the occurrence of illegal killing (e.g. shooting and poisoning of raptors), and iv) the implementation of regulation/conservation actions (Lindberg 2012, Frederiksen et al. 2014). In all these contexts, the estimation of survival might be particularly informative for building effective evidence-based management (Sutherland et al. 2004), especially long-lived species for which adult survival is the key demographic driver (Saether and Bakke 2000, Gaillard and Yoccoz 2003, Katzner et al. 2006). For instance, the apparent stability in the number of Eagle owl *Bubo bubo* breeding pairs (*sensu* population counts) in the south-western Swiss Alps over 20 years actually hide high adult mortality essentially due to electrocution yet counterbalanced by massive immigration (Schaub et al. 2010). Designing an earlier CR survey might have helped in this case the implementation of evidence-based conservation measures.

The effectiveness of a CR survey to detect and explain changes in survival rates over time depends on different levels of field effort driving final data quantity: the number of marked individuals, the recapture/resighting pressure and the survey duration (Yoccoz et al. 2001, Williams et al. 2002, Frederiksen et al. 2014). Implementing CR surveys of sufficient data quantity is therefore particularly costly in terms of resources, either financial or human. As a consequence, many surveys are designed according to the level of available resources only, and without any projection about the level of precision they could provide.

However, species life-history strategies (in terms of survival, recruitment and dispersal rates) determine the contribution of the different levels of effort in the survey effectiveness. For example, late recruitment in long-lived species limits the proportion of individuals marked as juveniles in the adult population, and is therefore expected to reduce the contribution of juvenile marking in favour of marking and resighting already recruited individuals. Consequently, there are opportunities to reduce the cost of CR surveys by manipulating both sampling effort and sampling design (i.e. the allocation of a total effort in different actions). Attempts have therefore been made to improve the effectiveness of CR according species life-histories (Devineau et al. 2006, Chambert et al. 2012, Lindberg 2012, Lahoz-Monfort et al. 2014). Yet, field-derived quantifications of human and financial investments are currently lacking to weight putative benefit of more effective CR surveys and to provide cost-effective guidelines for optimising sampling design and effort.

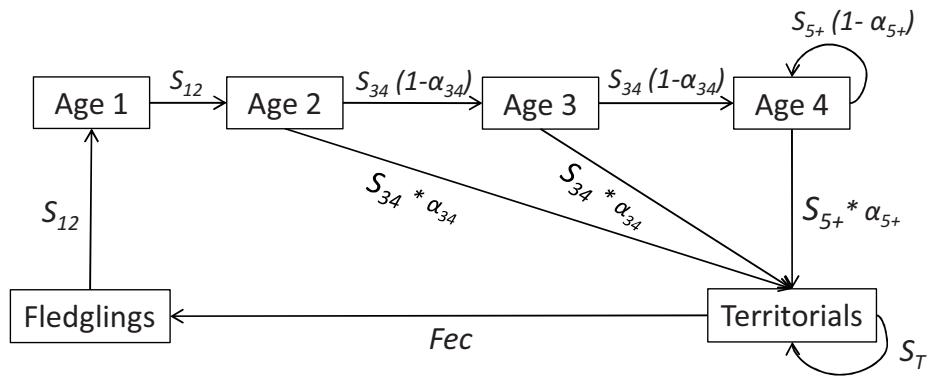
Here we propose a simulation experiment, manipulating sampling design and effort, for improving the effectiveness of CR surveys to detect a given change in survival rates after the implementation of conservation actions. We balanced the benefit of different monitoring schemes, with a precise evaluation of required human and financial resources, directly derived from real-life conservation examples. Our final aim was to provide cost-effective guidelines for the onset of new CR surveys (or the adaptation of existing ones). In order to generalise our guidelines in different contexts, we specifically explored similarities and divergences of our conclusions between two contrasting life-history strategies (short-lived vs long-lived). Furthermore, to increase its relevance, we based our work on two concrete and usual monitoring systems which determine CR sampling design in bird populations: the nest-box survey of short-lived species and the open-nest survey of long-lived birds. We made survey effort to vary according to four main axes: survey duration, number of nests surveyed, proportion of offspring marked, and the number or proportion of adults marked and recaptured.

Methods

Two contrasted life-history strategies

We identified two main characteristics of life-history strategies expected to determine the sampling design of CR surveys. First, the late onset of reproduction in long-lived life-histories delays the resighting of adult birds. Detecting a change in adult survival rate in these species may therefore require the capture and ringing of adults at the beginning of the survey. Second, short-lived life-histories are often characterised by a high emigration rate in the juvenile age, which leads to low juvenile apparent survival (i.e. the combination of true survival and permanent emigration that CR surveys usually estimate). This reduced resighting rate complicates the estimation of adult survival, which also requires the specific capture of adults.

Long-lived life-history (e.g. Bonelli's eagle / Egyptian vulture)



Short-lived life-history (e.g. Barn owl / Little owl)

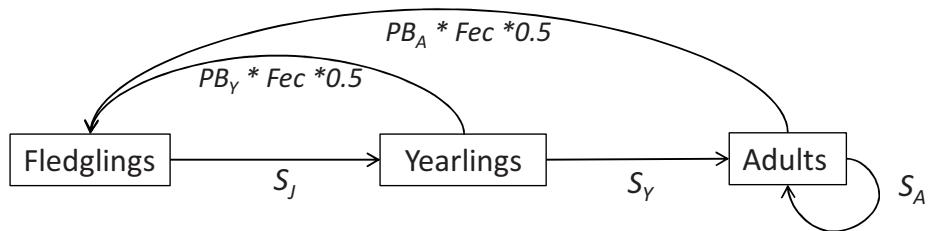


Figure 41: Life-cycle graph of long- and short-lived life-history strategies. We used these graphs to fit CR data for both life-history strategies. Arrows indicate the contribution of an age class to another class the year after. S_i are the probability for individuals to survive until age i . α_i are the probability for individuals to acquire a territory and start to reproduce at age i . PB_i are the probability of breeding at age i . Fec is the average fecundity in number of fledglings raised by breeding pairs. In short-lived life-history strategies, only females were captured and monitored. Female fledglings were produced assuming an equilibrated sex-ratio. Sexes were not distinguished in long-lived life-history strategies, assuming equal demographic parameters between them. The simulated value of each of these parameters is indicated in Table S1.

To account for these constraints on sampling design, we conducted our simulation experiment on two contrasted bird life-history strategies. We chose study species given our own experience in monitoring and our ability to derive human and financial investments in field work. The long-lived life-history was simulated using demographic parameters we previously estimated on two vulnerable raptor species, the Bonelli's eagle *Aquila fasciata* and the Egyptian vulture *Neophron percnopterus*, at the spatial scale of the south-east of France (approx. 10000 km²; Burger et al. 2013, Constantin et al. 2014). Both species are characterised by long generation time (sensu Lebreton and Clobert 1991) around eight years and a major contribution of adult survival in the population dynamics (Chevalier et al. 2015, Tauler et al. 2015). Their survival rates are known to increase with the age of individuals and their territoriality (Grande et al. 2009, Hernandez-Matias et al. 2011). However, the two species differ in the average age at recruitment, i.e. first territory occupancy and breeding event, which is around 4 years-old for the Bonelli's eagle and around 7 years-old for the Egyptian Vulture (Grande 2006, Hernández-Matías et al. 2010). Figure 1 presents the life-cycle graph we build for summarizing the relatively similar demography of these two species. The demographic parameters used for simulations are presented in Table 9.

Table 9: Averaged demographic parameters used in the simulation experiment to model the CR histories of long- and short-lived life-histories. For short-lived examples, J is the juvenile age between 0 and 1 year old; Y is the yearling age between 1 and 2 years old, and A is the adult age from 2 years old and more.

Demographic parameters	Long-lived life-histories	Short-lived life-histories
Species example	<i>Bonelli's eagle / Egyptian vulture</i>	<i>Barn owl / Little owl</i>
Probability to survive until age i	$S_{12} = 0.6, S_{34} = S_{5+} = 0.75$ and $S_T = 0.9$	$S_J = 0.05, S_Y = 0.46$ and $S_A = 0.56$
Probability to acquire a territory and first reproduce at age i	$\alpha_{12} = 0; \alpha_{34} = 0.75$ and $\alpha_{5+} = 0.9$	-
Probability of breeding at age i	-	$PB_Y = 0.7$ and $PB_A = 0.9$
Fecundity	0.8 [0.7-1.2] fledglings per territorial pairs	4 [1-8] fledglings per breeding pairs
Probability of non-breeders to be resighted/captured at age i	$p_1 = 0.05, p_2 = 0.1$ and $p_{3+} = 0.15$	$p = 0$
References	(Grande et al. 2009, Hernandez-Matias et al. 2011)	(Altwegg et al. 2003, 2007)

The intensive monitoring of barn own *Tyto alba* in Switzerland (study area 270 km²; Altwegg et al. 2003) inspired our choice for the short-lived life-history (Figure 1) and its parameterisation (Table 9). Although the species is characterised by a generation time of 3.5 years (Altwegg et al. 2003), barn owls can rise between one to eight fledglings as soon as their first birthday and the apparent survival of juveniles is very low. This low apparent survival we simulated is explained by a high fledglings emigration rate (Altwegg et al. 2007).

Nest-box vs. open-nest surveys

The life-history strategies we chose also correspond to two distinct monitoring types which determine CR survey design in bird populations. The majority of long-lived birds breed on open nests that allow an easier observation of reproductive events. Chicks are also ringed at nest before fledgling. However, adult breeders are really difficult to capture. On the opposite the adult females of cavity-nesting birds are more easily trapped when incubating eggs or breeding chicks in artificial nest-boxes installed over a study area. Then, fecundity can be monitored and chicks can be ringed when visiting the nest-boxes, as it is done for open-nests. Non-breeders individuals (hereafter floaters) are however very difficult to survey in both monitoring. Finally, although all short-lived birds are not cavity-nesting (skylark, meadow pipit and grouses are ground-nesting for example), contrasting the type of monitoring added another dimension in generalising our work because it determines the level of effort that can be manipulated.

Manipulating the effort of CR surveys

Figure 42 presents different scenarios in which CR surveys may be designed for the two life-history strategies. We considered four level of effort that could be manipulated. The first level was

the survey duration (in number of years) required to detect an effective change in survival. For both life-history strategies, we compared two survey durations corresponding to the associated generation time and two times of it. The second level was the number of breeding pairs surveyed in the area. Since the monitoring of reproductive success is required to determine the best date for fledglings ringing, repeated visits at each known nest are usually made and constitute an important part of the survey investment a priori. Once having decided the number of breeding pairs surveyed, a major entry in the CR data set is the number of ringed fledglings. The third level of effort was therefore the proportion of productive nest in which chicks are ringed (hereafter the proportion of ringed fledglings)

In long-lived life-histories associated with open-nest breeding, fledglings used to be ringed in the nest but both territorial and floater birds are very difficult to capture. Fledglings are thus marked with a conventional metal ring and a plastic ring allowing long-distance identification of birds. A fifth level of effort determined the resighting rate of territorial adults according to a specific monitoring of each breeding pairs to identify them. Moreover, due to their late age at recruitment, an upper level of effort could be added with the capture/ringing of a fixed number of territorial birds at the beginning of the CR survey (fourth level in Figure 42).

In short-lived cavity nesters, it is easier to catch adults and to ring unmarked individuals, especially females. Capture-recapture individual histories can thus be completed by the systematic survey of occupied nestboxes. Therefore, in the nestbox survey of short-lived raptors, we only manipulated the fifth level of effort, combining captures and recaptures, and measured by the proportion of breeders captured each year (Figure 42).

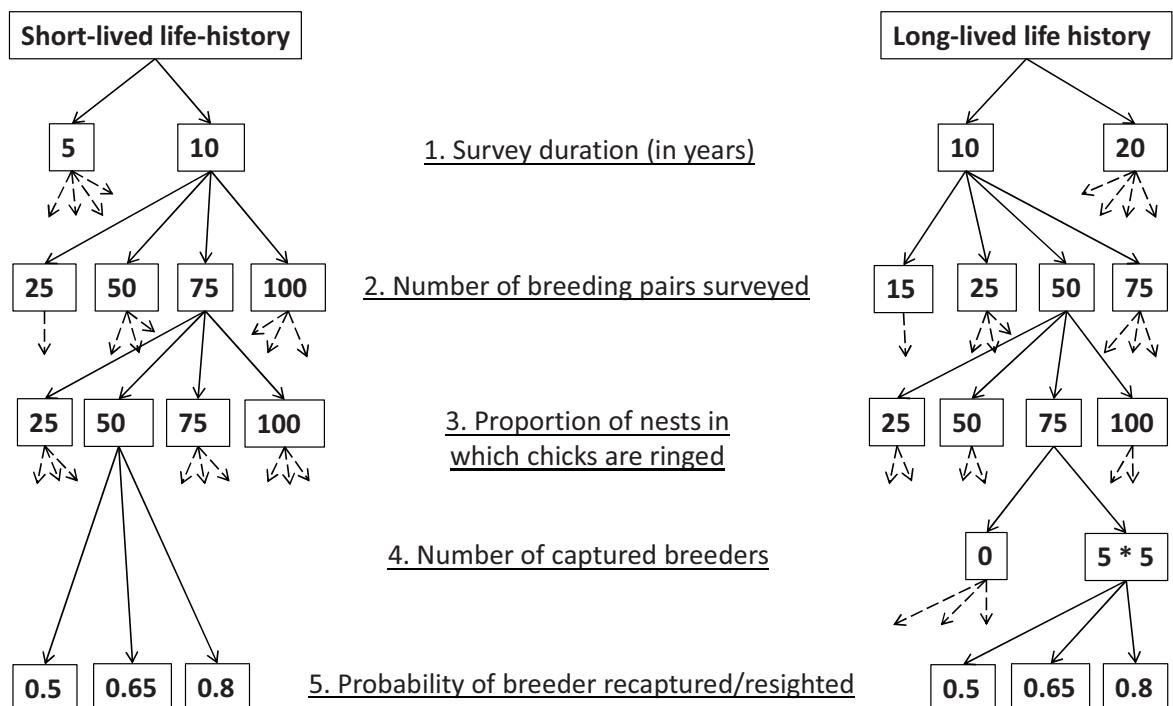


Figure 42: Simulation combination of different manipulated levels of effort in the Capture-Recapture surveys of two life-history strategies. The hierarchy among levels of effort is often mentioned in the main text.

Simulating time-series of survival rates

For each combination of manipulated levels of effort (66 and 33 combinations for long- and short-lived life-histories, respectively), we started by simulating one time-series of survival rates following a progressive increase due to a conservation action, in a similar way among ages. For each age, the average survival rate along the survey is given by Table 9. We simulated annual survival rates according to a logit-linear relationship with the standardized effort in conservation. We set the effect of conservation to be maximum at this end of the short survey duration (10 years for long-lived species, 5 years for short-lived species), to mimic realistic situations of species action plans (Figure 43). The slope of the effect of conservation (+0.02 for a conservation effort moving from 0 to 50 units) was scaled following our previous empirical estimations on Bonelli's eagle and Egyptian vulture populations having benefit from conservation plans.

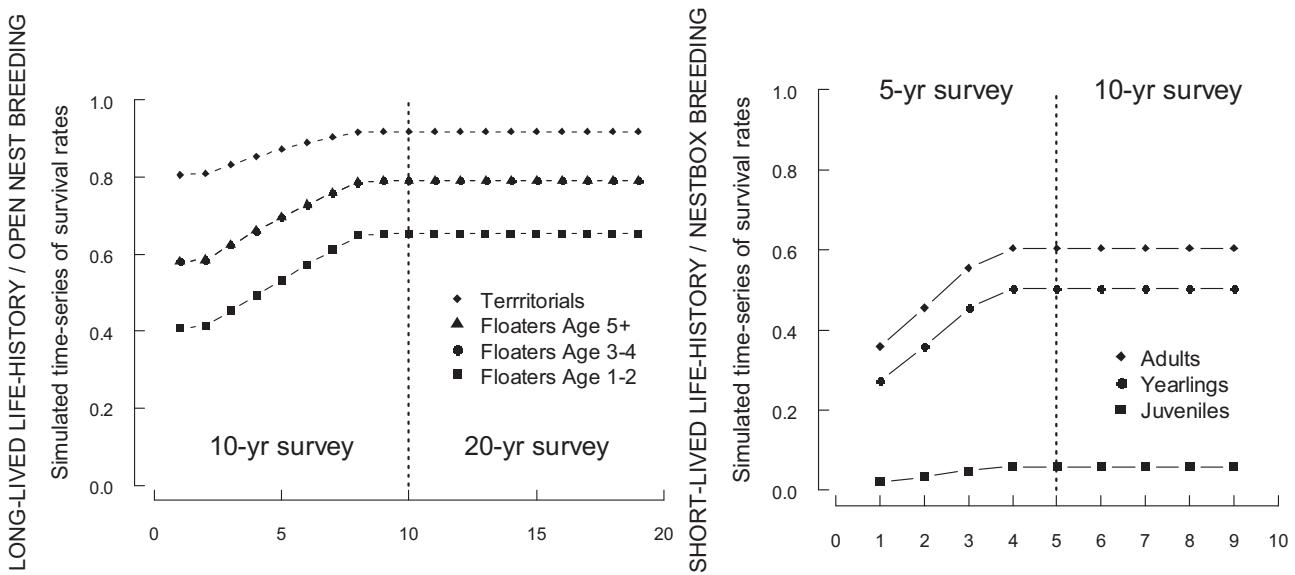


Figure 43: Simulated time-series of survival rates according to the implementation of conservation actions. The size of the conservation effect on survival was inspired from real-world examples and it was supposed to be the same across age classes. Random environmental noise was added to this main effect.

Generating CR data set for long-lived life histories

For each combination of manipulated levels of effort, we simulated 500 set of CR histories. These data sets were designed to fit with a multi-state capture-recapture model, which allows distinguishing the survival and the resighting of territorial vs. floaters birds (Lebreton et al. 2009). The choice of the multi-state model is justified because territorial birds have higher survival and because recruitment determines in practice the number of ringed breeders that could be resighted. For each simulated CR data set, we added random environmental variations weakly affecting the simulated time-series of survival according to a logit-linear relationship with a standardized environmental covariable moving from -15 to +15 units by random sampling without a temporal trend. The slope of the effect of environment (+0.005) fit with our estimates from a real data set.

Then, the total number of ringed fledglings depended on the survey duration, the number of surveyed pairs and the proportion of ringed fledglings (Figure 42). Clutch sizes were randomly generated using a multinomial distribution to account the probability to raise one, two or no fledgling at all (respectively 0.6, 0.3 and 0.1). Females and males are indistinctly ringed and monitored, assuming no differences between sexes (Grande et al. 2009, Hernandez-Matias et al. 2011). We simulated the life history of each individual, ringed as fledgling, using binomial processes following the simulated survival and recruitment rate (Table 9 and Figure 43). Finally, we generated their resighting histories given the observation probability defined in Table 9 for floaters and according the fifth level of effort on territorial resighting (Figure 42). When the fourth level of effort indicated the capture of territorial birds at the beginning of the survey, we added their simulated CR histories in the same way that birds ringed as fledgling.

Generating CR data set for short-lived life histories

For many cavity nesters, females incubate and brood theirs chicks but not males. Consequently, males are not caught in many surveys as they require additional type of trapping effort. We therefore simplified our simulation by generating a female-based CR survey only. These data sets were designed to fit with a Cormack-Jolly-Seber model (Lebreton et al. 1992), because most individuals are breeding as soon as their first birthday and because floaters that did not occupy nest-boxes cannot be captured. For each simulated CR data set (500 simulations per 33 combinations of manipulated efforts), we added random environmental variations like in long-lived birds. However, the slope of the effect of environment was stronger and different between juveniles (+0.04) and adults (+0.02), so as to fit with real estimates (Altwegg et al. 2007).

The final number of ringed fledglings also depended on survey duration, on the number of surveyed pairs and the proportion of ringed fledglings, but female clutch sizes were randomly generated using Poisson distribution to fit observed variation in this trait between 1 and 8 chicks (Table 9). We simulated the life history of each individual, ringed as fledgling, using binomial processes following the simulated survival rate only (Table 9 and Figure 43). Finally, we generated their resighting histories given the probability of breeding (conditioning recapture) defined in Table 9 and according the fifth level of effort on the proportion of breeders captured (Figure 42).

From this data on females marked as juveniles, we recorded the annual number of those that were breeding and could be potentially captured. From this number we derived the number of unmarked breeding females, captured and ringed in the first year of the survey. Because the age of birds determines their survival and breeding probability, we dispatched this number of unmarked females among yearlings and adults according to the stable age structure corresponding to the simulated demographic parameters. Their capture histories were simulated, allowing the update of the number of unmarked breeders the next year, etc..., until the whole CR data set was completed.

Analysing CR data sets

We analysed each simulated CR data set using a multi-state capture-resighting model for the long-lived, and using a Cormack-Jolly-Seber model for the short-lived life-history strategies. Each time, we estimated the variation of survival, recapture/resighting and recruitment (for the multi-state model only) probabilities according to the defined age classes. We compared this time-invariant model with a model including the estimation of the effect of conservation actions on survival rates. For each analysis, we recorded which model was best supported by the data on the basis of the Akaike's Information Criterion (AIC; Burnham and Anderson 2002). We also recorded the estimated slope of the conservation effect on survival (with associated 95% confidence interval) and the average of each time-invariant demographic parameter. For each combination of manipulated levels of effort, we derived from these records the statistical power to detect the effect of conservation actions over 500 simulations, as the proportion in which the lower confidence interval of the coefficient was above 0. A specific CR survey was considered effective to detect the simulated change in survival rates if the power was above the threshold of 0.7 (Cohen 1988). After having identifying the minimal two first levels of effort (survey duration and number of nest surveyed, Figure 42) required to reach the threshold of statistical power, we calculated the contribution of the three last levels in the estimated increase in statistical power from the minimal to the maximal simulated effort. All simulations were run with R.2.15.1 (R Development Core Team 2012), using “RMark” (Laake 2013) package calling program MARK (Cooch and White 2015) for CR analyses. Comprehensive R scripts are attached in Supplementary Information (Annexe 3) for encouraging readers to adapt our work in their study system and design cost-effective surveys.

Assigning a cost to each simulated survey

Overall, the human and financial cost of each simulation was derived from our field experience in these two CR surveys. We quantified the survey cost for long-lived life-histories thanks the monitoring of Bonelli's eagles previously described and for short-lived life-histories thanks to a monitoring of little owls *Athene noctua* in south-eastern France. We averaged from different monitoring seasons the recorded number of man-day required to monitor a territorial pairs, to ring fledglings in a nest and to capture a territorial breeder. For the two kinds of life-history strategies, these investments were multiplied by the number of nest surveyed, the total number of ringed fledglings and the total number of breeders captured. The specific case of the resighting of long-lived breeders required to known the distribution of man-day used to identify a single individual (Figure 44). Moreover, since all territorial birds were not ringed, a certain proportion of identification did not lead to supplementary information in the CR data set. We accounted for this issue that may change according the survey and its progress. To do that, we recorded from

simulated life-histories the annual proportion of ringed breeders alive in the study area, and added a supplementary cost of resighting unmarked individuals by sampling in the observed distribution (Figure 43). Finally, we converted the total number of man-day required for each simulation into financial cost in euros, according the average wage of conservation practitioners in Western Europe accounting for travel fees and supplementary cost (binocular, traps, specific service provider...).

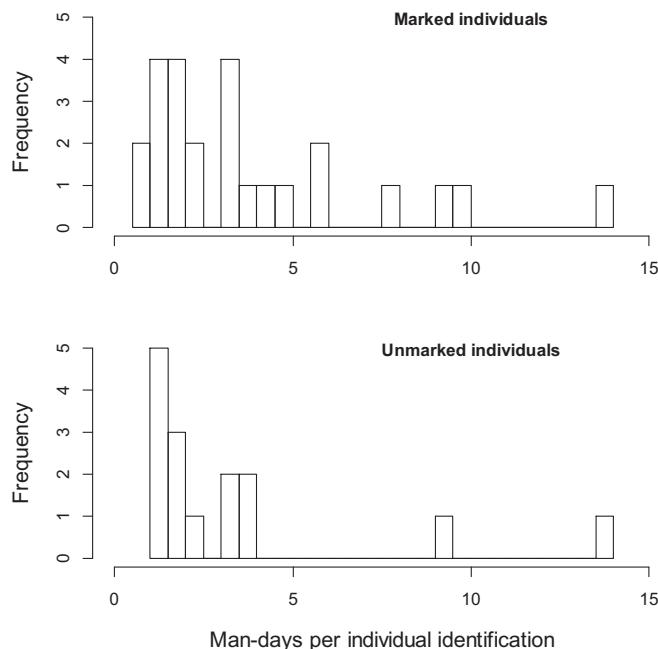


Figure 44: Distribution of man-days required per individual identification of long-lived breeders. These are empirical distribution observed from 4 years of an intensive survey of bird resighting by a single agent on approx. 10 breeding pairs of the Bonelli's eagle. We distinguish time required for identifying each marked individuals ($n=25$) from time required for checking that other individuals are unmarked ($n=15$).

Results

Cost of CR surveys

The total financial cost of simulated CR surveys varied from 1 to 10 million euros for long-lived life-histories and from 5 000 to 60 000 euros for short-lived life-histories. In our Western European context, human investment in man-day represented 97 and 88% of the total financial cost of CR surveys for long- and short-lived strategies respectively. Due to the multiple visits needed to monitor breeding success and calendar, the number of nest surveyed contributed the most to the total cost of CR surveys in both life-history strategies. The survey duration also highly contributed by multiplying this cost (Figure 45). A cost-effective survey should thus minimise these two levels of effort. On the opposite, improving the recapture/resighting probability of breeders only marginally increased the survey cost (Figure 45). Then, all things equal, the capture of some long-lived breeders required more investments than improving their resighting probabilities and increasing the proportion of ringed fledglings. For short-lived life history strategies, increasing the proportion of ringed fledglings was more costly than improving the recapture probability of breeders. These last observations are explained by divergence in the elementary investment in each action (Table 10): capturing a long-lived breeder required 7.5 more time than ringing all chicks in its nest (15 vs. 2 man-days), whereas it needed 0.45 less time in short-lived species (25 vs. 40 min).

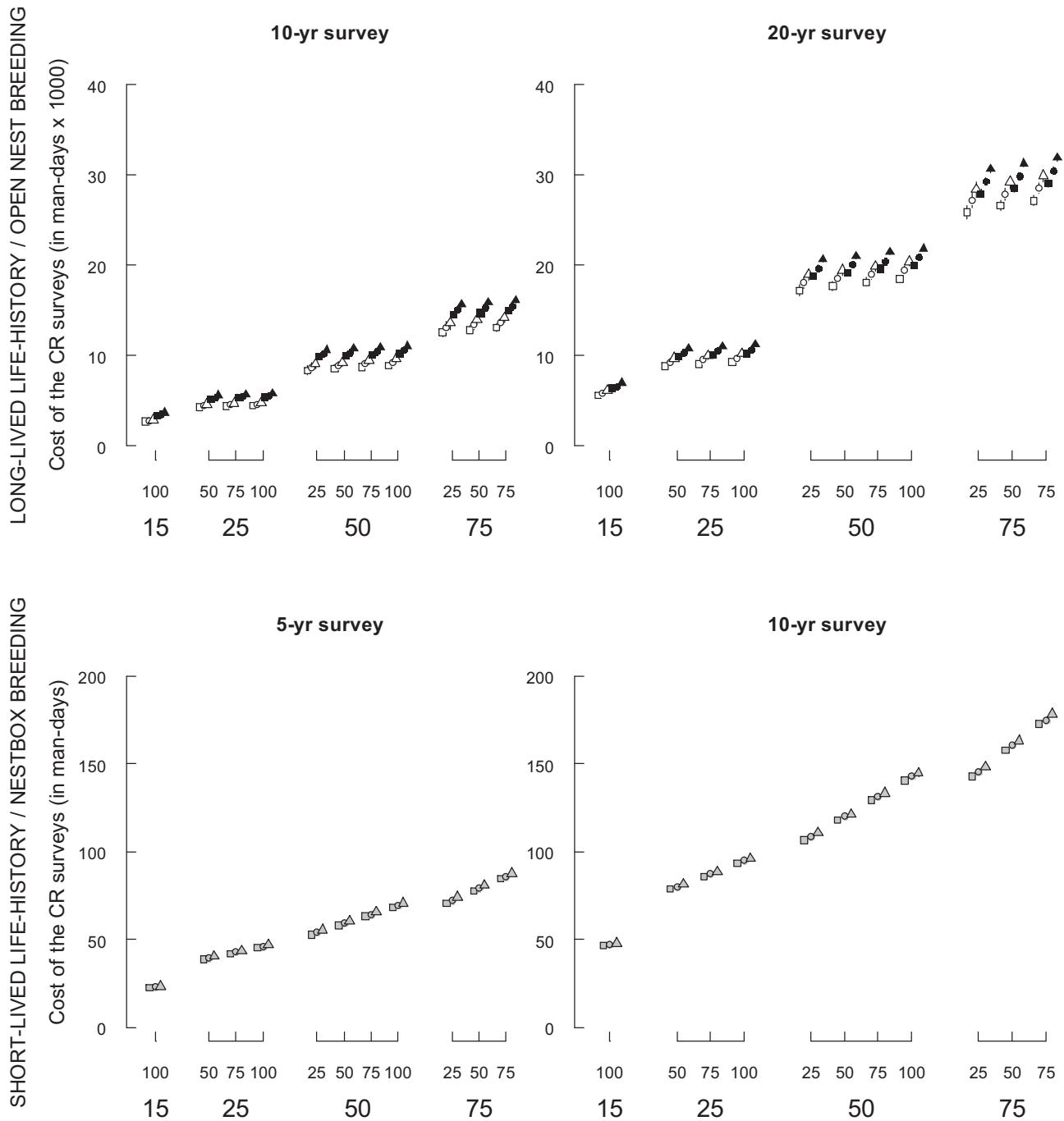


Figure 45: Total human investment in man-days of the different Capture-Recapture surveys for long- and short-lived life-history strategies according to different levels of effort. The first horizontal dimension is the survey duration (first level in Figure 42). The second horizontal dimension (lower x axis) indicated the number of breeding pairs monitored (15, 25, 50, 75 and 100 pairs for short-lived life-histories; second level in Figure 42). The third horizontal dimension (upper x axis) indicated the proportion of ringed fledglings (25, 50, 75 and 100 % depending on the number of pairs monitored; third level in Figure 42). Open symbols represent CR survey without the capture of breeders, whereas filled symbols represent CR surveys in which 5 breeders are captured during the 5 first years of the survey of long-lived life-histories. This fourth level of effort is absent for short-lived life-histories (grey-filled symbols). The fifth level of effort, the recapture/resighting probability of breeders (Figure 42), is shown by squares (50% of breeders recaptured/resighted), circles (65%) and triangles (80%). We converted the total number of man-day required for each simulation into financial cost in euros, according the average wage of conservation practitioners in Western Europe (300€ per 7h) accounting for travel fees and supplementary materials (binocular, traps, specific service provider...). A vertical bar represents 95% of the distribution of the total cost of each survey over 500 simulations. Small variations are observed.

Table 10: Averaged elementary human investments for building CR data set of long- and short-lived life-histories. Human investments in man-day are detailed for each elementary action of the different levels of efforts (Figure 42).

Level of effort	Long-lived life-histories		Short-lived life-histories
	Species example	Bonelli's eagle / Egyptian vulture	Barn owl / Little owl
Time to monitor a single nest during a season		14 man-days	45 min
Time to ring a chick or all the chick in a nest		2 man-days	15 min per chicks or 40 per nest
Time to capture a breeder		15 man-days	25 min
Time to identify a marked breeder		3.8 ± 3.2 [1:14] man-days	—

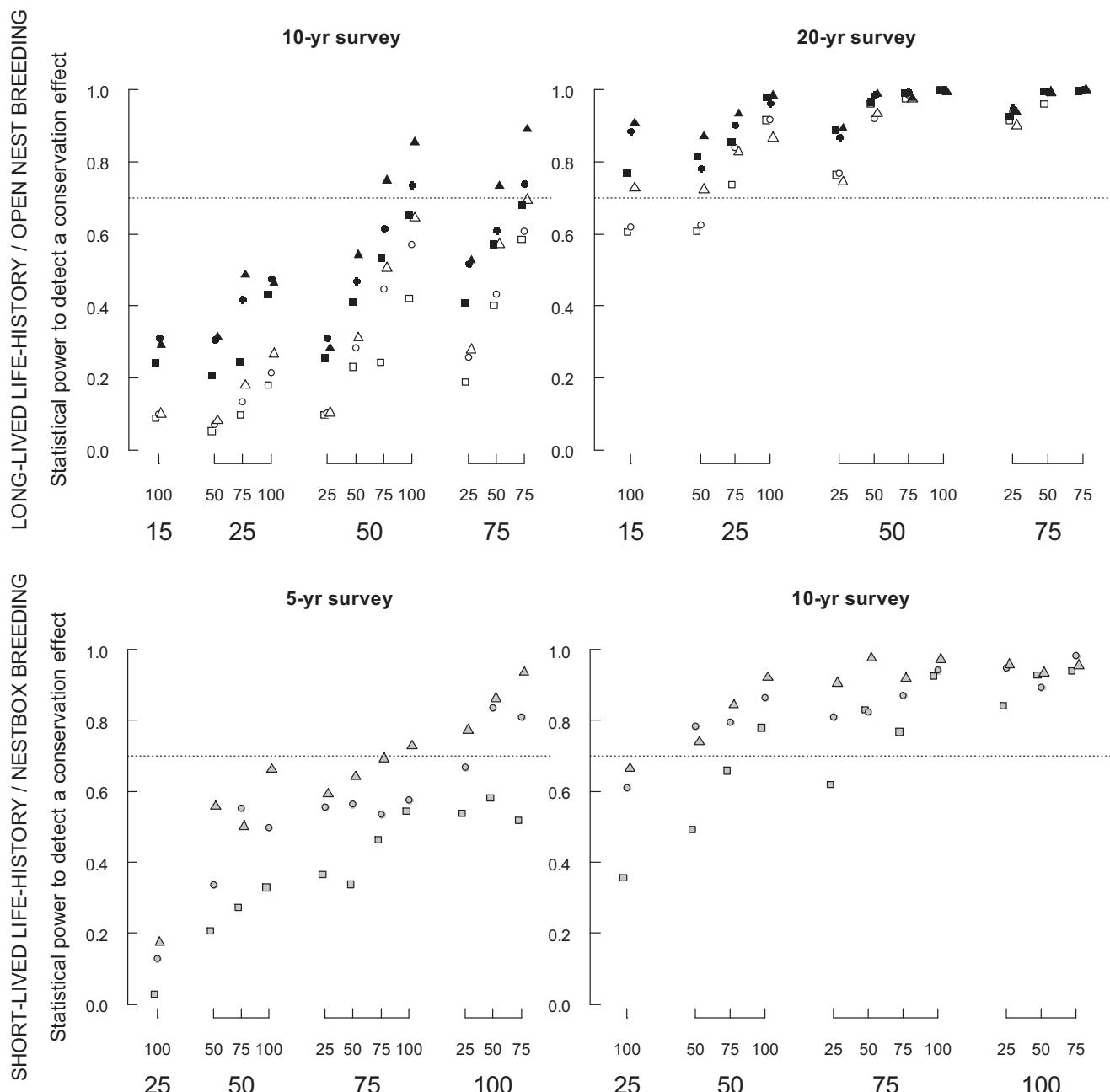


Figure 46: Statistical power of the different Capture-Recapture surveys to detect an effect of conservation actions on the survival rates of long- and short-lived life-history strategies according to different levels of effort. See the legend of Fig.45 for a detailed description of axis and symbols. Statistical power is defined by the proportion of 500 simulations in which the lower interval (0.05%) of the posterior distribution of the effect exceeds 0.

Common levels of improvement in CR surveys

For both life-history strategies, the survey duration and the number of nest surveyed are key levels of effort for improving the effectiveness of CR surveys in detecting changes in survival rates (two first horizontal dimensions in Figure 46). First, the majority of surveys reached the threshold of statistical power for long duration, whereas the majority remained insufficient for short duration. Then, only the large numbers of nest surveyed reached the threshold in short duration (50-75 pairs and 75-100 pairs for long- and short-lived species respectively), while only small numbers remained insufficient for long duration (15 vs. 25 pairs; Figure 46).

After that, the capture of adult breeder strongly improved the effectiveness of CR survey, all things equal, for both life-histories (black-filled vs. open similar symbols for long-lived life-histories; grey-filled triangles and circles vs. squares for short-lived life-histories; Figure 46). The late recruitment and the high emigration of fledglings in long- and short-lived life-histories respectively may explain this benefit of capturing adult breeders. Figure 46 also reveals that the power threshold could not be reached in short survey duration without increasing this capture of breeders. Finally, increase the proportion of ringed fledglings improved surveys in a similar importance than capturing breeders (same symbols along the third horizontal axis in Figure 46)

Along the increase of the survey effort and for both life-history strategies, the improvement of the statistical power was mainly due to the reduction of the standard error around the slope of survival changes (Figure 47).

Specific results for long-lived life-history strategy

All things equal, increasing the proportion of ringed fledglings seemed slightly more effective than capturing breeders (Figure 46: similar symbols along the third horizontal dimension vs. similar symbols open or black-filled). In contrast, the benefit of increasing the resighting probability of territorial birds was more marginal (all things equal in Figure 46: triangles and circles vs. squares).

For the minimal simulated investment in the capture/resighting of breeders (black-filled triangles in Figure 46), reaching the threshold of statistical power needed at least 75% of fledglings ringed on 50 surveyed nests over 10 years. These minimal investment increased at 75% of fledglings ringed on 25 surveyed nests over 20 years if the capture/resighting of breeders were limited (open squares).

Along the increase of the survey effort, the improvement of the statistical power was also explained by a reduce bias (Figure 47.A). We noticed that the bias of low-power surveys was usually positive. The estimation of average survival of breeders was also underestimated for short survey duration without the capture of adults whereas it was slightly positively biased for long survey duration without the capture of adults (Figure 48).

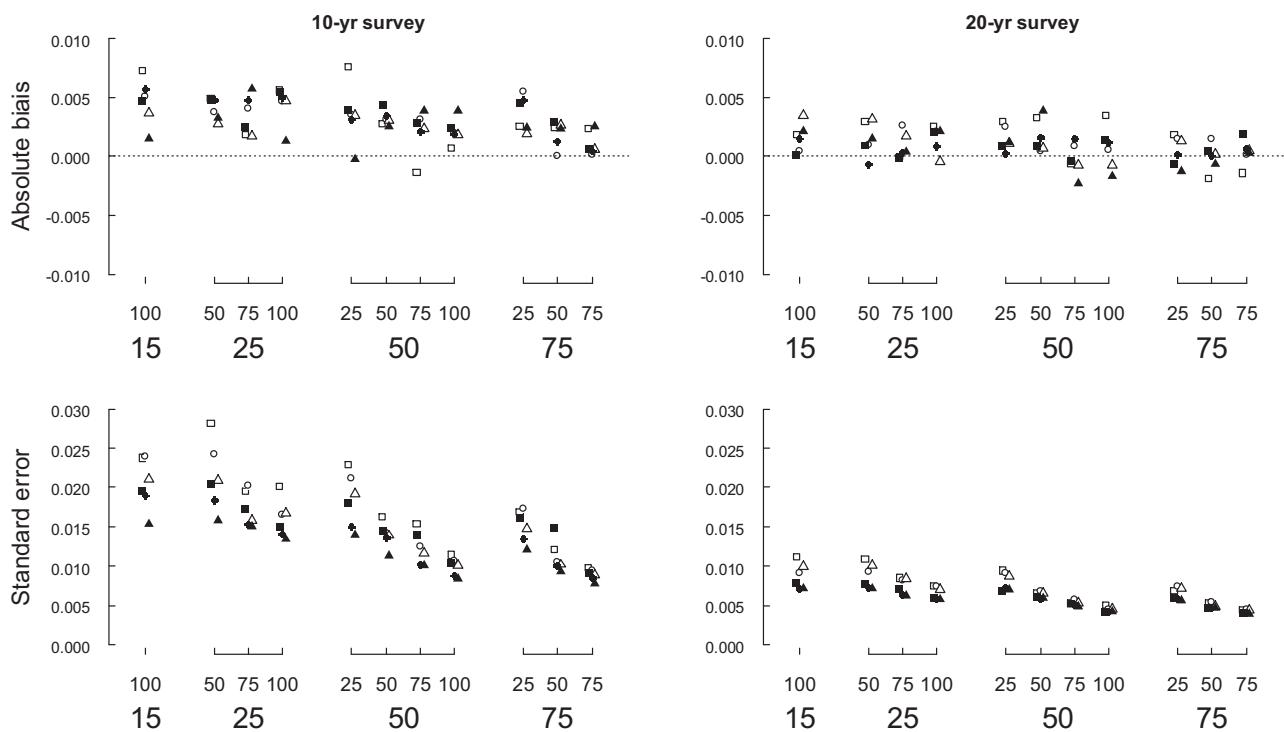


Figure 47.A: Absolute bias and standard error of the slope of the change in survival rates estimated by different Capture-Recapture surveys for long-lived life-history strategies according to different levels of effort. See the legend of Figure 46 for a detailed description of axis and symbols. Bias is absolute because the simulated change is equal for all CR survey scenarios. Absolute bias and standard error were calculated from 500 simulations.

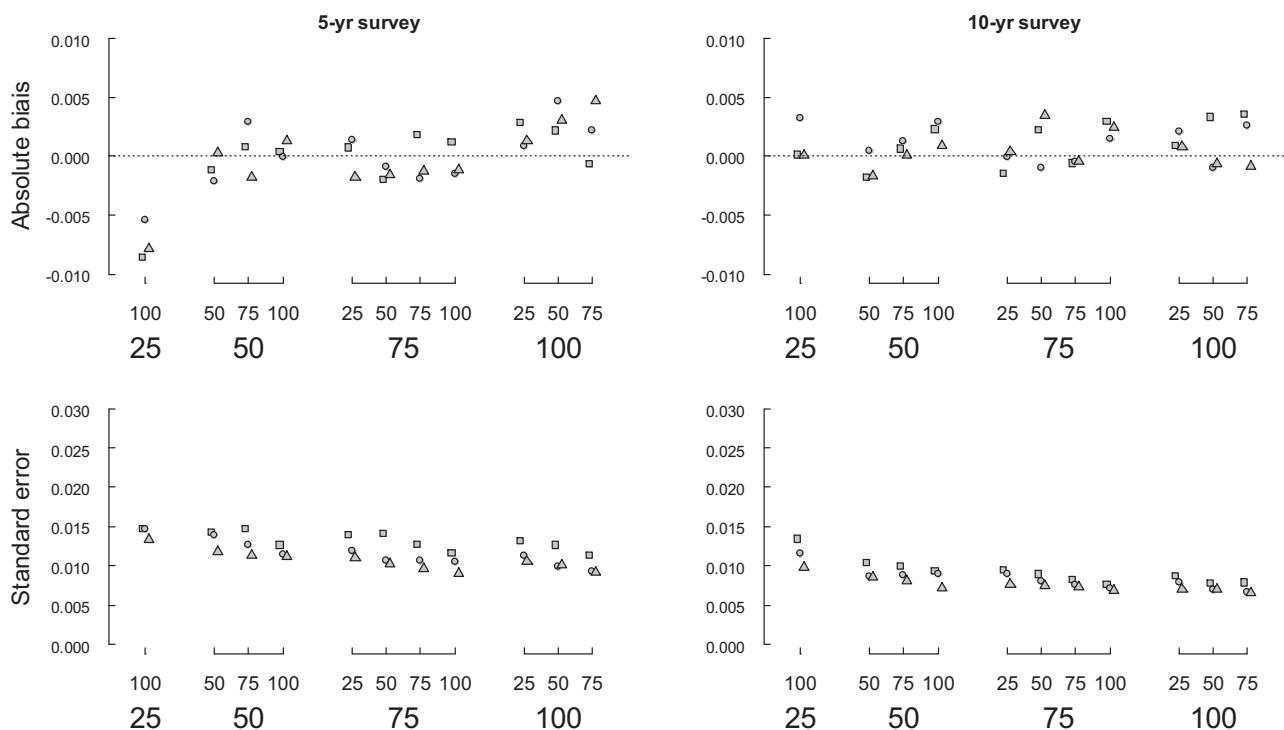


Figure 47.B: Absolute bias and standard error of the slope of change in survival rates estimated by different Capture-Recapture surveys for short-lived life-history strategies with different levels of effort. See the legend of Figure 46 for a detailed description of axis and symbols. The bias is absolute because the simulated change is equal for all CR survey scenarios. Absolute bias and standard error were calculated from 500 simulations.

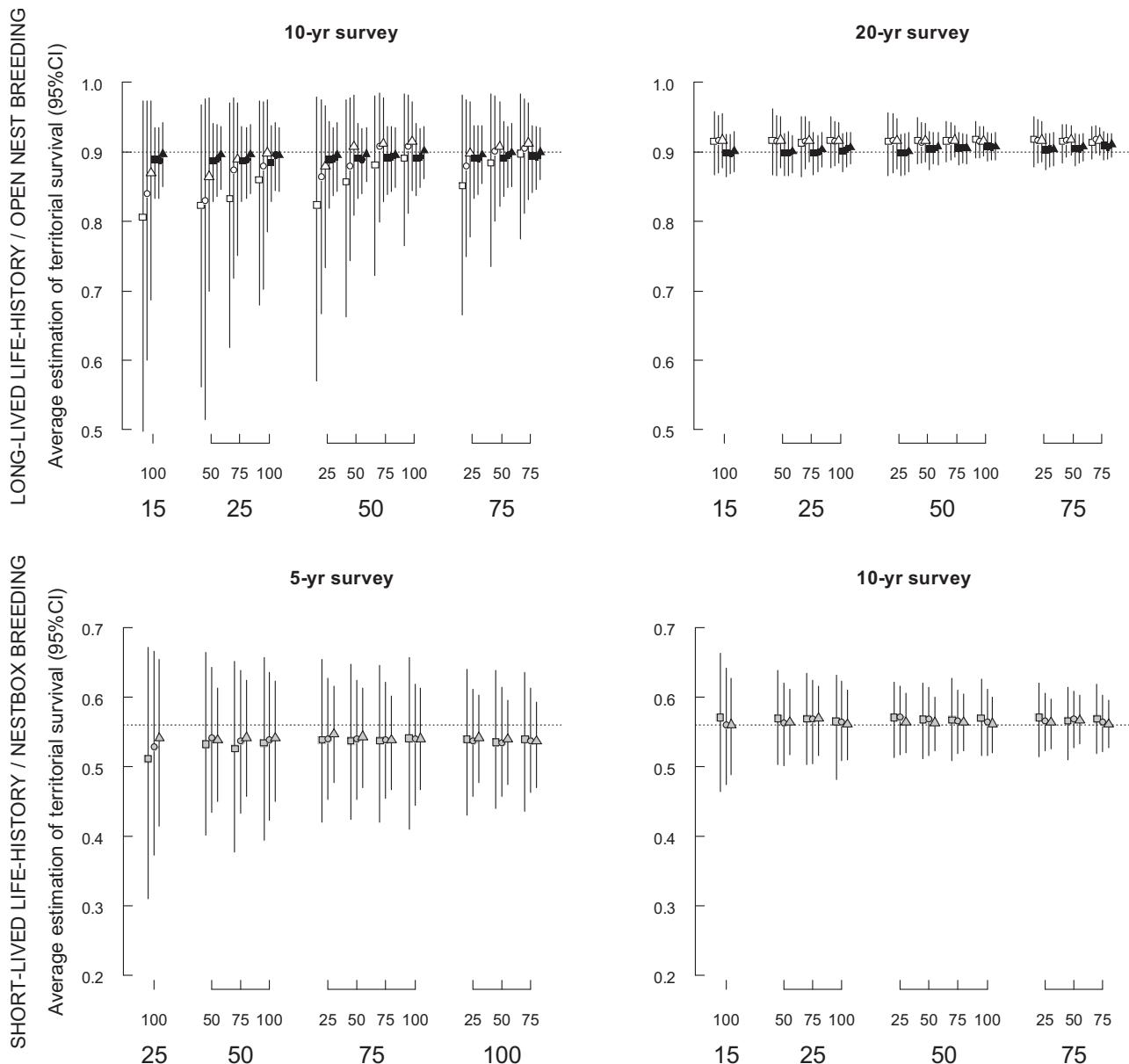


Figure 48: Distribution of the average estimate of breeder's survival rate estimated by different Capture-Recapture surveys for long- and short-lived life-history strategies according different levers of effort. See the legend of Fig.S3 for a detailed description of axis and symbols. The average survival of breeders (and associated 95% confidence interval) is obtained from a time-constant model of survival variations over 500 simulations.

Specific results for short-lived life-history strategy

For short-lived life-histories, increasing the proportion of breeders captured each year improved the statistical power of the CR survey because it both increased the recapture of marked individuals and the capture of new adults. The minimal simulated investment in the capture of breeders required at least 75% of fledglings ringed on 75 nests surveyed over 5 year to reach the threshold of statistical power (grey-filled triangles in Figure 46). Nonetheless, the threshold could not be reached in short survey duration without increasing the proportion of caught breeders from 50% (grey-filled squares in Figure 46). We noticed no specific trends in absolute bias for these strategies (Figure 47.B). The estimation of average survival of breeders was also negatively biased for short survey duration whereas it was almost unbiased for long survey duration (Figure 48).

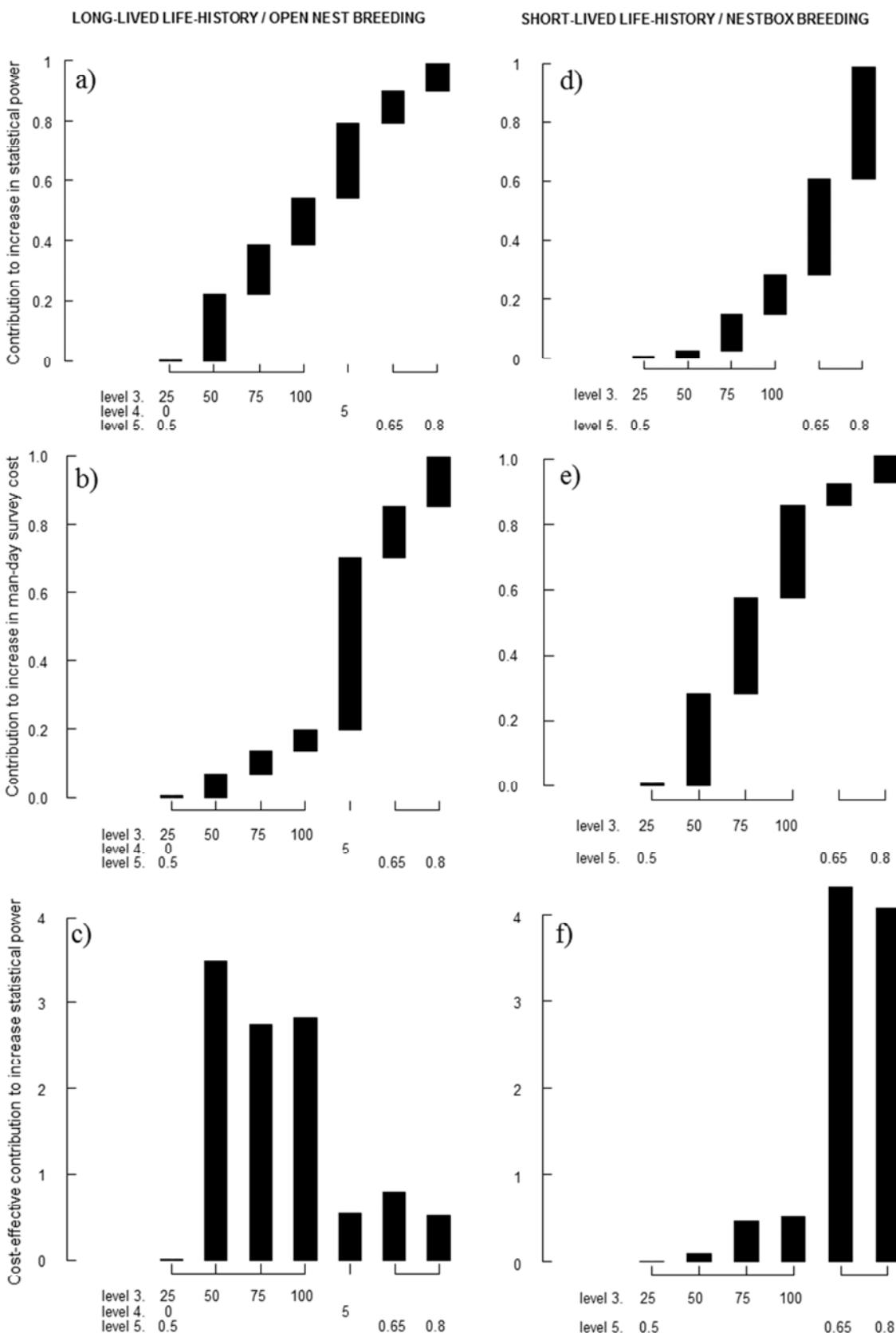


Figure 49: Cost-effective contribution of different levels of effort in the increase of the statistical power of CR survey to detect change in survival rates for long- and short-lived life-history strategies. The first level of effort was set at short survey duration and the second level at intermediate number of surveyed pairs (50 pairs for long- and 25 for short-lived strategies). The upper panel (a and d) represents the contribution of the three last levels of efforts (Fig.2) to the estimated increase in statistical power from the most basic (level 3 = 25; [level 4 = 0;] level5 = 0.5) to the most effective survey (level 3 = 100;[level 4 = 5;] level5 = 0.8). The medium panel (b and e) represents the contribution associated with the increase in survey cost. The lower panel (c and f) finally figures out the cost-effective contribution of the supplementary efforts by dividing the contribution in power increase by the contribution in cost increase.

The identification of cost-effective surveys

The more efficient CR surveys were those which surveyed small numbers of nests but on long duration (respectively 10 and 20 years for short- and long-lived species). However, these survey durations generally exceeded the timescale of management planning and did not represent an effective way to quickly adapt conservation actions faced to unknown threats.

Focusing on short survey duration at the minimum number of monitored pairs required to reach the power threshold in long-lived life-histories (i.e. 50 pairs), capturing breeders highly contributed to reach the threshold of statistical power, in addition to the increase of the fledgling ringing effort (27% contribution in power gain from minimal to maximal possible effort vs. 55% cumulated gain from 25 to 100% of ringed fledglings; Figure 49.a). However, due to a higher contribution in the increase of the survey cost (50% vs. 20% for the cumulative increase of chicks ringing; Figure 49.b), the capture of breeders remained the less cost-effective effort among the different levels (Figure 49.c).

Focusing on short survey duration at the minimum required number of monitored pairs (i.e. 75 pairs), the capture of breeders mainly contributed to reach the power threshold (72% contribution in power gain from 50 to 80% of females captured vs. 28% cumulated gain from 25 to 100% of ringed fledglings; Figure 49.d). Moreover, a lower contribution in the increase of the survey cost (15% vs. 85% for the cumulative increase of fledgling ringing; Figure 49.e) implied that capturing breeders was the most cost-effective effort among the different levels (Figure 49.f)

Discussion

Respectively due to the late recruitment and the high emigration of fledglings in long- and short-lived life-histories, our simulation experiment identified that increasing the survey duration and/or the number of monitored breeding pairs is required for both strategies to fulfil the objective of a CR survey, i.e. to allow the detection of a change in survival rates. However, long survey durations generally exceed the timescale of management planning and do not represent an effective way to quickly adapt conservation action faced to unknown threats (Yoccoz et al. 2001). A relevant alternative for reducing survey duration would be to invest in the capture of adult breeders for counterbalancing the low recruitment of ringed juveniles. We showed that this alternative was the most cost-effective in short-lived life-history strategies, whereas maximising the proportion of surveyed nest in which chicks are ringed is a more efficient option for long-lived life-history strategies.

The late recruitment of long-lived and high emigration of short-lived life-histories

In long-lived life-histories, the late recruitment of locally ringed fledglings prevented from estimating the survival of breeders during the first years of a survey. Because floater birds are

resighted with difficulty, the ability to estimate the survival of breeders drives the statistical power to detect a change in all survival rates. Without informative data at the beginning of a short survey, we found that the change in survival rates was imprecisely overestimated, and the average survival underestimated. We did not find a satisfying explanation of this bias but the shape of the simulated time-series of survival might have generated it. Nevertheless, the capture of five breeders during the five first years of the CR survey added crucial information for correctly estimating adult survival and therefore the change in survival rates. We expected that the later the average age at recruitment, the more important this initial capture of breeders.

A similar improvement of the survey effectiveness thanks to the increasing capture of breeders was observed for short-lived life-histories although the ringing of fledglings was supposed to be sufficient given their earlier recruitment. This can be however explained by the strong emigration rate often observed in short-lived species. Indeed, small cavity-nesting birds are well known for their high site-faithfulness once having acquired a territory but also for their high dispersal rate out of their birth area recorded before at juvenile age (Altweig et al. 2007, Millon et al. 2010). It is interesting to note that two different demographic processes have similar practical consequence for monitoring, i.e. insufficient recapture/resighting histories at the beginning of a survey to estimate survival rates without capturing breeders.

Effective CR surveys are not always the most relevant and the most efficient

Increasing the survey duration and/or the number of breeding pairs monitored was more effective in solving the issue of low local recruitment at the beginning. However, long survey durations exceeded the timescale and the relevance of urgent management planning. Moreover, these levels of effort contribute to the major part of a survey cost because the monitoring of breeding pairs needs repeated visits at the nest and because doubling survey duration also double the overall investment. Therefore these options cannot be retained out of the specific case of initiating long-term monitoring programs.

We then compared the benefit of increasing the proportion of ringed fledglings to the advantage of capturing and monitoring adult breeders. It seems that the high emigration rate in short-lived species is more critical at this point because ringing chicks was less effective than capturing breeders. On the opposite, the later but higher recruitment rate in long-lived strategies equilibrated the benefit of ringing chicks and capturing breeders. Improving the resighting rate of long-lived territorial was less effective than the two other levels of effort probably because the high faithfulness for their territory reduces the importance of identifying an individual each year for estimating adult survival.

Finally, our ability to estimate the human and financial investment for each of the last three competing level of effort was crucial to allow distinguish the most cost-effective in improving CR surveys. Indeed, we noticed that the cost of capturing long-lived breeders was too high to consider this option as an efficient one. Maximising the proportion of surveyed nest in which chicks are ringed is favoured for similar life-history strategies. In contrast, due to the high fecundity of short-lived species, the cost of ringing chicks weighted by their low recruitment exceeded the cost of capturing adult females. Improving the annual proportion of breeding female captured is therefore preferred for similar life-history strategies. Lastly, the low benefit of intensifying the resighting of long-lived territorial birds was reinforced. Indeed, its cost exponentially grew above a certain threshold of resighting rate because of some individuals and breeding areas that were very difficult to survey.

How to move forward?

Our previous guidelines for implemented cost-effective survey are mitigated by the fact that reaching the ability to detect a change in survival rates often required combining the different levels of effort, even the less efficient, if we are to inform management at its timescale. In our study case, we found for example that capturing adult breeders is needed to evaluate conservation on long-lived birds in less than 10 years. However, the benefit of capturing breeders would increase investments whereas our aim was to optimise CR surveys. To circumvent this issue, we propose cost-effective alternatives to the direct capture of breeders.

For instance, collecting biological materials to implement individual identification through the analysis of DNA might provide highly valuable data. For instance, feathers of breeders can be searched for when each nest is visited for ringing the chicks. Providing that a microsatellite analysis has already been carried out for the species considered, genetic CR data can be gathered at a low financial cost (30-100€ per feather, without supplementary human resources for their collection) compared to the 10 000 € that are currently spent per capture.

Differently, RFID microchip integrated on plastic ring for nestbox breeding birds may reduce the cost of recapturing breeders by recording the ID of the parents entering into the nestbox. Moreover, it should equilibrate the proportion of caught breeders between female and males.

Application to other taxa

This simulation work we performed on two contrasted bird life-history strategies enabled to derive generic statements in birds. Because it was carefully parameterised with explicit field-derived knowledge, our conclusions are directly relevant for species within long-lived open-nest breeding birds and short-lived cavity-nesting birds. In particular, we join comprehensive R script to this article that should help readers to adapt our work and design the most relevant CR survey for their study system. We also make it really easy to integrate the cost of their own survey by

modifying our estimation of human investment as well as the relevant translation in financial cost according to their study location.

However, the different levels of CR survey effort may strongly differ if we leave birds for other phylum like mammals, reptiles, amphibians or insects. For instance, in carnivorous mammals, the realisation of CR surveys is limited by their difficult capture and recapture. The alternative of GPS or VHF tracking is not well suited for the survey of long-lived species. Camera-trapping and Next-Generation Sequencing are currently developed to improve CR survey in such species (O'Connell et al. 2010, Caniglia et al. 2012). We believe that many field specialist of such monitoring will be very interested in weighted alternatives. The way is open for developing cost-effective CR survey and improving the output of population monitoring in management situations.

Specific guidelines for improving the CR survey of long-lived raptors in France

To conclude, we come back to the study system we analysed during this second volume of the PhD thesis: the monitoring of long-lived raptors in south-eastern France. The demographic surveys we used had sufficient data quality and quantity to detect a change in survival rates after conservation plans in favour of the Bonelli's eagle and the Egyptian vulture. Surveys were therefore already effective. The low population size which constrained the maximum number of surveyed nests and the absence of individuals ringed adults at the beginning were compensated by low survey duration (25 years now for the monitoring of eagles and 18 for vultures). Indeed, these surveys were not only initiated to evaluate conservation actions but also to create scientific knowledge on these species using long times-series of population dynamics (Burger et al. 2013, Constantin et al. 2014).

However, although these surveys are already effective, one objective of this simulation experiment was to identify whether they could be more efficient and what level of effort could be rationalised and reallocated to conservation actions without reducing the survey effectiveness in detecting future demographic changes. Indeed, the cost of these surveys for the next decade has been estimated at 4 500 man-days and 1.1 million euros (Burger et al. 2013). It roughly corresponds to our simulation for a 10-yr survey of 25-30 breeding pairs with 75 to 100% of fledglings ringed, taking the help of a network of volunteers into account for reducing the cost of monitoring breeding pairs. Nonetheless, the overall cost of the monitoring still represent an entire half of the next conservation plans (Burger et al. 2013). That's why local managers invested in this simulation work to optimise the cost of monitoring in the context of reducing financial resources.

Our results allow deriving three specific guidelines to initiate this optimisation:

- Increase the visual identification of breeders should not be efficient. On the opposite, a maximum number of man-days per identification may be decided to avoid the cost inflation generated by some birds or breeding areas difficult to survey.

- The direct capture of adult breeders should not be implemented since CR surveys began for a while and the heavy investment in this level would not be efficient.
- However, testing DNA identification of adult breeders from indices left in the nest (feather, skin, faeces...) could be very promising as it would increase the survey effectiveness while strongly reducing its cost (neither visual inspection nor direct capture required).

Conclusion

1. En révélant l'importance de l'immigration dans la dynamique de populations isolées bénéficiant d'actions de conservation, ce premier travail sur deux grands rapaces méditerranéens répond au premier objectif de la thèse.
2. En utilisant les modèles intégrés de dynamique des populations combinant approche phénoménologique et mécaniste pour quantifier cette contribution de l'immigration, ce premier travail répond au deuxième objectif de la thèse.
3. En interprétant avec l'aide des gestionnaires les analyses des suivis démographiques qu'ils ont mis en place puis en travaillant ensemble pour améliorer en retour l'efficience des efforts sur le terrain, ce premier travail répond au troisième objectif de la thèse.
4. En évaluant les actions de conservation déjà réalisées et en proposant quelques pistes d'amélioration ou de recherches supplémentaires à mener, ce premier travail répond au quatrième objectif de la thèse.

Pour mener à bien le cinquième et dernier objectif de la thèse, nous avons réalisé un travail similaire dans un autre contexte de gestion, celui de la gestion cynégétique avec exploitation/régulation d'une espèce considérée nuisible : le renard roux.

Tome III : Etude de la réponse démographique des populations de renard roux aux prélèvements cynégétiques.

Ce tome s'inscrit dans une collaboration active avec Sandrine Ruette, chargée d'étude au sein du Centre national d'Etudes et de Recherche appliquée des Prédateurs et Animaux Déprédateurs (CNERA PAD) de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS ; oncfs.gouv.fr), et Sébastien Devillard, enseignant-chercheur m'ayant accueilli au Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (LBBE ; lbbe.univ-lyon1.fr). L'objectif de notre collaboration était l'analyse de suivis démographiques réalisés en parallèle d'expérimentations en gestion des populations de renard roux, espèce aux lourds enjeux cynégétiques.

Introduction — Le renard roux, un régime opportuniste, une démographie plastique, et de multiples enjeux de régulation



Illustration 7 : Le renard roux (*Vulpes vulpes*)

i. Un exemple de démographie intermédiaire plastique

Le renard roux est un canidé de taille moyenne dont la particularité est d'occuper **la plus grande distribution géographique de tous les carnivores**, soit la quasi-totalité de terres émergées de l'hémisphère Nord, ainsi que l'Australie qu'il a envahi après introduction. L'espèce se rencontre ainsi dans une grande diversité d'habitats, des paysages agricoles et forestiers tempérées pour les plus communs, jusqu'à la toundra et aux déserts, en passant par les zones urbaines. Cette forte **capacité d'adaptation**, qui caractérise le renard, peut s'expliquer au premier ordre par la diversité de son régime alimentaire. Bien qu'il soit essentiellement carnivore (rongeurs, insectivores, lagomorphes, galliformes, reptiles, amphibiens), il est fréquent que le renard attrape insectes et invertébrés, et qu'il se nourrisse de baies en été ou quand la nourriture vient à manquer (Lloyd 1980, Artois 1989). Cependant, les densités de renards peuvent varier énormément selon la disponibilité en nourriture et le type d'habitat (entre 0.08 et 37 renards par km² ; Devenish-Nelson 2012). En particulier, l'espèce a colonisé les zones urbaines et périurbaines où elle trouve nourriture et gîte en abondance. Les plus fortes densités ont été observées dans ces zones (e.g. population de Bristol UK étudiée depuis 1977 par S. Harris).



Illustration 8 : L'aurore sur un paysage rural de bocage, habitat typique du renard roux, territoire sur lequel nous avons étudié l'impact de la gestion de l'espèce.

Ces fortes variations de densité s'accompagnent d'une autre caractéristique de l'espèce, un **comportement social assez plastique** (Macdonald 1983, Iossa et al. 2009). Dans la plupart des situations correspondant aux densités faibles et moyennes, les renards sont solitaires et ne forment des couples monogames que durant la période de reproduction et d'élevage des jeunes (Février-Juin). A l'inverse, ils forment à fortes densités des groupes de petites tailles constitués d'un couple dominant et de sa descendance sur une à deux générations. S'ils partagent alors un même territoire ainsi que potentiellement les soins aux jeunes et la défense contre les prédateurs, les renards ne cherchent jamais de nourriture en groupe. L'inhibition de la reproduction des subordonnées par le couple dominant n'a pas été clairement démontré au sein de ces couples (Newsome, E. 1995). Il est probable que plusieurs femelles puissent donner naissance et partager les soins (Baker et al. 2004).



Illustration 9 : Lumière d'automne en lisière de hêtraie. Les terriers de renards sont souvent situés sous couvert forestier à proximité des zones ouvertes (prairies, champs).

En deuxième ordre, la capacité d'adaptation de l'espèce aux conditions environnementales pourrait s'expliquer par une **démographie tout aussi plastique**. Cependant, les connaissances sur la dynamique des populations de renards restent encore floues malgré un grand nombre d'études. Dans une thèse consacrée au lien entre la démographie du renard et les épidémies de gale que l'espèce subit en Europe, Eleanor Devenish-Nelson, a pu faire un bilan de la littérature vulpine (Devenish-Nelson 2012). Sur un total de 57 études publiées, elle n'en a retenu que 8 à la stratégie d'échantillonnage suffisante pour avoir estimé des paramètres démographiques moyens en fonction du cycle de vie de l'espèce (Devenish-Nelson et al. 2012; Tableau 11).

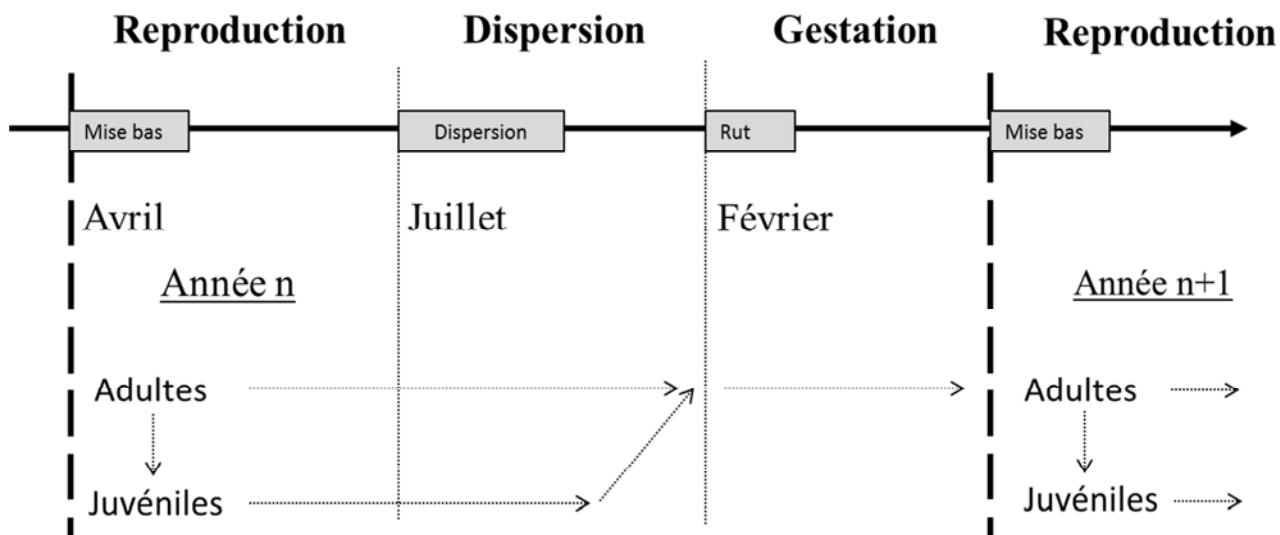


Figure 50 : Cycle de vie simplifié du renard roux dans l'hémisphère Nord à la latitude du Nord de la France

Les renardes gestantes mettent bas au cours des mois d’Avril et Mai d’un portée par an d’en moyenne 4 à 5 renardeaux dont le sex-ratio est en moyenne équilibré à la naissance (valeurs extrêmes de 3 et 8 petits révélées sur l’ensemble des 57 études, cf. Devenish-Nelson 2012). Après une période d’élevage au terrier puis d’émancipation, les juvéniles quittent généralement les parents (ou le groupe) entre la fin de l’été et le début de l’hiver (Juillet à Décembre) avec un pic de départ en Septembre/Octobre (Figure 50 ; Artois 1989). Ce sont principalement les jeunes mâles qui dispersent ainsi (Trehewella et al. 1988). À l’âge de 10 mois, les juvéniles sont sexuellement matures et deviennent adultes reproducteurs dès leur premier anniversaire. Néanmoins, tous ne réussissent pas à élever des jeunes la première année. La proportion de femelles effectivement gestantes augmente avec l’âge (Tableau 11). De même, la taille de portée moyenne augmente avec l’âge des femelles avant de diminuer légèrement pour les plus âgées (> 4 ans ; Tableau 11). Elle n’est cependant guère variable entre différentes populations. À l’inverse, la proportion de femelles gestantes montre une plus forte variation interpopulationnelle, qui serait principalement due au comportement sociale de l’espèce, qui, à forte densité, forte des groupes au sein desquels les femelles ont moins de chance de se reproduire (Harris 1979, Iossa et al. 2009).

Les taux de survie varient aussi en fonction de l’âge des individus et de la population considérée. Les prélèvements divers (chasse, piégeage, déterrage, tirs...) sont la principale cause de mortalité dans les zones régulées. Ainsi, les taux de survie peuvent varier fortement d’une population à l’autre suivant l’intensité des prélèvements (Tableau 11). Hors des zones régulées, ce sont vraisemblablement les collisions routières qui font le plus de dégâts (Harris and Smith 1987).

Tableau 11 : Données démographiques obtenues à partir du suivi de 8 populations de renards. Les taux de survie sont estimés à partir des tableaux de prélèvements (sauf pour les populations non contrôlées où des protocoles CMR par télémétrie ont été utilisés) et les paramètres de reproduction à partir de l'analyse histologique des utérus issus des mêmes prélèvements. Tableau adapté de Devenish-Nelson et al. (2012).

	Australie (contrôlé)	Australie (non-contrôlé)	UK (Bristol)	UK (London)	Suède (Nord)	Suède (Sud)	USA (Midwest)	USA (Est)	Moyenne
Caractéristique	Aire d'étude (km ²)	200	200	8.9	1618	—	83.73	—	—
	Type d'habitat type	Rural	Rural	Urbain	Urbain	Rural	Rural	Rural	Rural
	Durée du suivi (années)	5	1	7	7	4	4	4	3
	Sources de mortalité	Mixte	Poison	Collision	Tir	Tir	Tir	Mixte	Piège
	Intensité de prélèvement	Forte	Nulle	Nulle	Faible	Faible	Intense	Moyenne	Moyenne
Taux de survie	Densité (renard/km ²)	—	0.46–0.52	29.5	—	—	—	—	—
	S1	0.3	0.39	0.48	0.42	0.33	0.43	0.33	0.34
	S2	0.35	0.65	0.54	0.43	0.71	0.53	0.4	0.88
	S3	0.57	0.92	0.53	0.47	0.5	0.75	0.95	0.57
	S4+	0.7	0.18	0.51	0.49	0.59	0.55	0.43	0.53
Proportion de femelles gestantes	Echantillonnage	538	99	1628	1 110	1070	827	269	94
	PB1	0.7	1	0.76	0.75	0.4	0.65	0.6	0.17
	PB2	0.85	1	0.83	0.92	0.52	0.48	0.9	0.83
	PB3	0.86	1	0.81	0.95	0.77	0.19	0.89	—
	PB4+	0.91	1	0.97	0.96	—	—	0.75	—
Taille de portée	Echantillonnage	291	47	252	384	161	217	367	94
	LS1	3	3.5	4.5	4.6	4.2	3.9	5.9	5.3
	LS2	3.9	3.9	4.9	5	4.3	4.7	5.4	6.7
	LS3	4.8	3.1	4.8	4.9	4.8	4.5	6.8	6.2
	LS4+	4.1	3	4.7	4.9	4.2	4.2	5.3	6.1
Méthode	EM + PS	PS	PS	PS	EM + PS	EM + PS	EM + PS	PS	—
	Références	1	2	3	3	4	4	5	6

1 : (McIlroy et al. 2001, Saunders et al. 2002) ; 2 : (Marlow et al. 2000) ; 3 : (Harris 1979, Harris and Smith 1987) ; 4 : (Englund 1970, 1980) ; 5 : (Pils and Martin 1978) ; 6 : (Nelson and Chapman 1982) ; EM : comptage des embryons avant mise bas ; PS : comptage des cicatrices placentaires après mise bas.

En sus de leur fragilité intrinsèque aux mauvaises conditions climatiques ou alimentaires, les juvéniles sont spécialement vulnérables à ces sources de mortalités anthropiques, en particulier au moment de la dispersion (Lindstrom 1989, Gosselink et al. 2010). En conséquence, la survie juvénile est généralement moins élevée que celles des adultes (Tableau 11). Dans les contextes de fortes densités où les renards vivent en groupe, il semble que les subordonnés aient aussi des taux de survie réduits par rapport aux dominants (Baker et al. 1998). Cet élément pourra initier un effet négatif de la densité de population sur les taux de survie.

De manière générale, les taux de survie adulte sont assez faibles (0.5-0.6 en moyenne), de sorte que l'espérance de vie est autour de 2-3 ans que les populations soient régulées ou non (Harris and Smith 1987). Cette caractéristique, associée à une forte probabilité de reproduction dès la première année et une bonne productivité, désignent une stratégie démographique plutôt courte (Lebreton and Clobert 1991, Gaillard et al. 2005, Tome I chapitre 3). Cette idée avait été confirmée par un premier modèle matriciel réalisé à partir des données de 3 des 8 études du tableau 11. Les analyses de sensibilités avaient identifié une contribution majeure de la fécondité et de la survie des juvéniles dans le taux de croissance asymptotique (McLeod and Saunders 2001). Les auteurs en avaient conclu que les prélèvements devaient cibler particulièrement cette classe d'âge qui constitue la majorité des populations. Pourtant, du fait des capacités d'adaptation de l'espèce, Devenish-Nelson et al. (2012) ont suggéré qu'il était nécessaire d'aller plus loin que ces premières analyses en prenant en compte les variations qui pouvaient exister entre les populations, ainsi que l'hétérogénéité au sein même de chaque population. Ils ont donc comparé les élasticités mesurées sur les 8 jeux de données du tableau 11, et les différences sont importantes (Devenish-Nelson et al. 2012). Les temps de générations qui en découlent varient de 0.75 à 4 ans. Ainsi, le renard roux apparaît comme une espèce à la dynamique plastique selon les contextes et **intermédiaire** entre terme de **stratégie démographique**, *i.e.* située de part et d'autres de 2 ans de temps de génération (Figure 18 du Tome I). En outre, la forte corrélation reliant la fécondité et la survie des renards les plus âgés, suggère que les conditions locales (environnementales ou anthropiques) déterminent davantage la stratégie démographique locale que le compromis évolutif entre survie et reproduction (Devenish-Nelson et al. 2012).

Les implications de ce message pour la gestion sont fondamentales puisqu'à l'inverse de ce qui transpirait de la première analyse, une **seule stratégie de régulation ne saurait être optimale dans tous les contextes locaux**, de même que toutes les populations de renards ne devraient pas répondre de la même manière à une stratégie de régulation.

ii. Une diversité d'objectifs et de pratiques de gestion

Historiquement, le renard roux est une **espèce gibier**, chassé dans un premier temps pour la composante sportive. L'importance culturelle de la chasse à courre dans certains pays d'Europe, comme en France, témoigne de ce statut de gibier. Dans un second temps, le renard a pu être chassé pour sa fourrure, mais ce commerce a décliné par manque de rentabilité suite au développement des élevages et des matières synthétiques (Baker et al. 2006). En tant que gibier, le renard peut donc être l'objet d'une gestion de son exploitation ayant pour objectif de maximiser la pratique de la chasse tout en l'assurant dans la durée via l'instauration de quotas de prélèvements.

Ensuite, le renard est considéré dans de nombreux territoires comme une **espèce nuisible**, à cause de sa prédation sur les élevages de volailles et sur le petit gibier (lagomorphes, galliformes) mais aussi pour son rôle dans la transmission de maladie pouvant affecter l'Homme (rage, échinococcose...), différents griefs que ne fait qu'exacerber la répartition continentale et abondante de l'espèce ainsi que ses fortes capacités d'adaptation. L'élimination des renards est souvent considéré comme une activité courante dans de nombreux territoires ruraux où peut circuler le vieil adage : « Un bon renard est un renard mort ». En conséquence, des campagnes de piégeage, de tirs, de déterrage, et de battues sont organisées régulièrement afin de réduire les densités locales de renard (Albaret et al. 2014). L'objectif principal de cette régulation est donc d'atteindre, grâce aux prélèvements, un niveau de densités acceptable, limitant les faits de prédation et la transmission de maladies, sans causer pour autant l'extermination locale de l'espèce, contraire à la législation et à l'éthique actuellement en vigueur en Europe (Heydon and Reynolds 2000, Baker and Harris 2005).

Un cas particulier est celui du continent australien, sur lequel le renard a été introduit à la fin du XIXème siècle et a envahi depuis la grande majorité des habitats, causant des dégâts irréparables sur la faune locale, majoritairement endémique (Saunders et al. 2010). L'espèce y est considérée comme **invasive**, et les politiques publiques cherchent à l'éradiquer depuis plus de 50 ans, pour préserver les espèces patrimoniales locales en grand danger d'extinction (Saunders et al. 2010).

Enfin, dans la lignée des pratiques australiennes, les densités de renards roux ont commencée à être régulées à des fins de conservation sur l'ensemble de son aire de répartition native. En effet, l'espèce, parfois en abondance depuis l'éradication de la rage et l'augmentation du gaspillage alimentaire, contribue à limiter la dynamique d'espèces localement menacées comme les oiseaux nichant au sol (vanneaux, pluviers, alouettes...). Ainsi, les pratiques de régulation ont été doublées d'un **objectif de conservation** visant à réduire les densités de renards à un niveau suffisamment bas pour que les espèces proies d'intérêt regagnent en effectifs (Côté and Sutherland 1997, Fletcher et al. 2010).

Cette diversité d'objectifs de gestion dont le renard est la cible se double d'un **mélange de pratiques de gestion**. La plupart d'entre elles, réunies sous le terme de prélèvements, consiste à tuer des individus pour réduire les densités locales (Baker et al. 2006, Albaret et al. 2014). Dans l'étude que nous allons présenter, le piégeage était par exemple réalisé au tas de fumier dans lequel deux pièges à lacet étaient dissimulés de part et d'autre d'un appât. La chasse prend en compte la chasse proprement-dite (avec chien, à l'affut ou à courre) et les battues organisées par des lieutenants de louveterie. Le déterrage cible particulièrement les renardeaux au printemps, en creusant les terriers ou en utilisant des chiens pour faire fuir les occupants. Les tirs de nuit aux phares sont aussi de plus en plus utilisés comme méthode de régulation encadrée par les fédérations locales de chasseurs (Albaret et al. 2014). En Australie, la vaccination par immuno-contraceptifs a été envisagée pour réduire la fertilité (Newsome 1995, Pech et al. 1997, Marlow et al. 2000). Mais l'épandage à large échelle d'appâts inoculées de poison y est majoritaire actuellement (Gentle et al. 2007, Saunders et al. 2010, Walsh et al. 2012)

iii. L'efficacité des actions de gestion en question

Différentes études se sont intéressées à l'efficacité des actions de régulation sur les populations de renards. Les paragraphes suivants font la synthèse des évaluations ayant été effectuées dans différents contextes.

Une évaluation hétérogène de la régulation des populations de renards

Le caractère invasif de l'espèce incontestablement dommageable en Australie a donné lieu à une multitude d'études visant à évaluer à la fois les impacts de l'espèce et l'impact des différentes stratégies d'éradication proposée. Saunders et ces collaborateurs en ont fait une revue en 2010 : i) les dégâts de la présence du renard ont pu être établis et la pertinence des stratégies d'éradication vérifiée par des manipulations expérimentales de prélèvements. Cependant, ii) les différents méthodes de prélèvements ayant cours en Europe (piégeage, tirs, déterrage) n'ont pas été efficaces sur le continent australien du fait des faibles de densités humaines. iii) L'immuno-contrception, pourtant prometteuse initialement, a ensuite été abandonnée pour son manque d'efficacité à large échelle par rapport au coût de sa mise en place. A l'inverse, iv) les campagnes d'empoisonnement sont considérées comme les plus efficientes à traiter le problème. Néanmoins, elles sont encore inefficaces pour réduire sensiblement les densités de renards à l'échelle de régions entières. Un important levier d'amélioration serait le recours à l'épandage aérien lorsque que l'ensemble des acteurs du territoire se sont mis d'accord sur la nécessité d'éradiquer l'espèce, objectif qui fait encore l'objet de débats (Saunders et al. 2010).

Les actions de régulation ayant pour objectif de préserver les populations d'oiseaux menacés par la présence du renard sur l'ensemble de sa distribution ont aussi été évaluées. Certaines expériences ont démontré les bénéfices du contrôle des prédateurs, dont celui du renard, pour augmenter le succès reproducteur des populations d'oiseaux ainsi que les densités d'adultes au printemps suivant les prélèvements (e.g. Fletcher et al. 2010). Un effet de long terme sur leurs effectifs est encore à préciser. Par contre, la protection des nids contre les actes de prédation seraient une intéressante méthode complémentaire (Côté and Sutherland 1997). En résumé l'impact des actions de régulation des prédateurs comme le renard a pu être évalué dans de nombreux contextes en lien avec la conservation d'espèces menacées. Une revue systématique est d'ailleurs disponible sur cet enjeu (Smith et al. 2010).

En strict opposé, les prélèvements de renards, couramment effectués en Europe et en Amérique de Nord pour réduire la prédation du gibier et la transmission des maladies, ne sont pas réellement soumis à des procédures de gestion. Leur évaluation est donc très limitée. Bien que certains pays, notamment nordiques, aient essayé, avec difficulté, d'obtenir des statistiques sur les prélèvements effectués (Albaret et al. 2014), aucun n'a réussi à mettre en place des plans de gestion avec des quotas de prélèvements issus de mesures et de prévisions de l'état du système. Pourtant, l'espèce est emblématique d'une **interrogation sociétale sur la pertinence des prélèvements** par rapport au bien-être animal, à leur efficacité réelle, aux coûts économiques de leur mise en œuvre ou à leur simple intérêt écologique (Heydon and Reynolds 2000, Baker et al. 2006). L'interdiction de la chasse à courre en Grande-Bretagne en témoigne. Les prélèvements limitent-ils effectivement les densités de renards ? Au contraire, est-ce qu'ils ne représentent pas un risque de voir l'espèce disparaître de certaines régions rurales ? Telles sont les grandes questions posées par un débat de société, âgé de 20 ans, qui secoue régulièrement les ministères et les organismes gestionnaires lorsque les classements d'espèces nuisibles sont remis au conflit entre le monde cynégétique et celui de la protection de la Nature (cf. Tome IV chapitre 3). Ce débat existe aussi au sein de la communauté scientifique, jusqu'à avoir été hissé au rang des questions scientifiques de première importance (Heydon and Reynolds 2000, Baker et al. 2002, Aebischer et al. 2003). La démarche scientifique semble pourtant absente dans les territoires et les actions de régulations du renard pourraient y être justifiées par des dogmes entretenus, à l'image des questions soulevés sur le contrôle des goélands (Martínez-Abráin and Oro 2013, cf. Tome I chapitre 2). Quels sont les enjeux de connaissances à évaluer pour aboutir à une gestion éclairée des populations de renard dans leur contexte rural d'origine ?

Du point de vue phénoménologique, autrement dit si l'on s'intéresse à l'effet des prélèvements sur le taux de croissance et les densités de renard, un résumé de la littérature est le suivant : bien que les prélèvements soient la cause majoritaire des mortalités et que leur effet soit

validé à l'échelle locale ($<10\text{km}^2$; Heydon and Reynolds 2000), l'impact de la régulation à l'échelle régionale ($>1000\text{km}^2$) et nationale est largement rejeté (Hewson 1986, Macdonald and Johnson 1996, Baker et al. 2002, Baker and Harris 2005, Saunders et al. 2010). Néanmoins, certaines études se sont opposées à cette conclusion, après avoir identifié des réductions de densité effectives à échelle régionale (Harris and Smith 1987, Heydon and Reynolds 2000, Aebischer et al. 2003). Ainsi, le premier groupe d'auteurs prônent une régulation autonome des populations de renards (via des mécanismes démographiques intrinsèques) et une action dérisoire des prélèvements, tandis que le second groupe soulignent l'intensité des prélèvements passés et présents comme un déterminant majeur des densités de renards observées. Malgré tout, tous les auteurs s'accordent sur **la capacité des populations de renards à tamponner l'effet des prélèvements** et la nécessité d'un investissement humain et financier intense et soutenu pour induire des réductions observables. En lien direct avec ce constat, plusieurs études théoriques ont recommandé une intensité de prélèvements continue à hauteur de 60 à 80% des effectifs afin que les densités soient effectivement stabilisées (Macdonald and Johnson 1996, Hone 1999, Harding et al. 2001, Rushton et al. 2006). Dans les territoires ruraux que l'on considère ici, le nombre d'acteurs professionnels et agréés requis pour mener à bien un tel niveau de prélèvements dépasse souvent les disponibilités locales, rendant impossible en pratique une gestion efficace des populations de renard.

Plusieurs tentatives ont tenté de comprendre les mécanismes de cette résilience des populations de renard aux prélèvements par l'estimation des paramètres démographiques (Devenish-Nelson 2012). Certaines référaient aux mécanismes de **compensation démographique**, agissant notamment sur la reproduction : du fait de la plasticité du comportement social de l'espèce, une réduction des densités favoriserait le retour à des couples monogames au succès reproducteur amélioré, à la fois par la réduction des interactions sociales inhibitrices en groupe spatial, et par l'augmentation des ressources disponibles *per capita* (Marlow et al. 2000, McLeod and Saunders 2001). Malgré cela, les analyse de sensibilités déjà présentées ont pu recommander de focaliser les prélèvements sur les jeunes renards, pour affecter leur taux de survie et réduire leur fécondité (McLeod and Saunders 2001). En conséquence, alors que les prélèvements étaient plus facilement réalisés dans le courant de l'automne, un renforcement des méthodes printanières comme le déterrage a pu être demandé, notamment pour limiter les densités au printemps et maximiser la reproduction des espèces proies. Depuis, la mise en évidence de la plasticité démographique de l'espèce tempère la pertinence de ces recommandations basés sur ces analyses de contribution *a priori* (cf. Tome I chapitre 4). Pourtant, aucune analyse *a posteriori* n'avait encore été réalisée pour mesurer la contribution effective d'une régulation expérimentale des paramètres de survie et de reproduction à la réduction du taux de croissance (e.g. Servanty et al. 2011 dans un autre contexte de gestion).

En parallèle, certains auteurs proposaient que la résilience des populations de renards soit liée à une compensation des prélèvements par l'**immigration** de jeunes issus des zones sans prélèvements (Hewson 1986, Thomson et al. 2000, Harding et al. 2001, Rushton et al. 2006, Gentle et al. 2007, Saunders et al. 2010, Newsome et al. 2014). Cette hypothèse est soutenue par, i) les bonnes capacités de dispersion de l'espèce, ii) l'observation de recolonisations rapides dès que les prélèvements cessent, et iii) l'hétérogénéité des pressions de prélèvements. Seulement, les preuves empiriques de ce phénomène sont encore réduites et les recommandations proposées pour y faire face reposent sur l'extension spatiales des efforts de prélèvements, ce qui semble irréalisable dans de nombreux contextes (lire cependant Thomson et al. 2000, Bryce et al. 2011). Enfin, l'immigration n'a pour l'heure jamais été prise en compte dans les analyses.

En conclusion, il reste encore à faire pour combler le **manque d'évaluation et de connaissances sur l'effet des actions de régulations**, visant à réduire l'impact du renard sur les espèces gibiers. Une telle régulation semble pourtant justifiée en de nombreux endroits où l'espèce est présente, tant par la nécessité de créer des terrains d'ententes entre les différents acteurs d'un territoire (éleveurs, chasseurs, naturalistes... ; cf. Discussion générale), que par le besoin croissant de protéger un certain nombre d'espèces proies menacées par l'anthropisation des milieux, laquelle aurait à l'inverse tendance à favoriser les espèces opportunistes comme le renard. Le contexte socio-économique alliant restrictions budgétaires, pression sociale et éthique pour limiter ces pratiques requiert une réponse des plus rapides à certains enjeux de gestion très précis :

1. Quantifier et prédire l'impact de différentes intensités de prélèvements sur les taux de croissance permettraient d'évaluer dans différentes contextes environnementaux la pertinence de la régulation des populations renards qui semblent souvent inefficace.
2. Proposer des recommandations pratiques de gestion (calendrier, échelle spatiale, quotas de prélèvements) qui favoriseraient l'émergence de pratiques de gestion plus efficientes, c'est-à-dire qui réduiraient à la fois le nombre de renards tués et le cout économique de la gestion associée, pour un même effet sur les densités de populations
3. Affiner notre connaissance de la réponse démographique de l'espèce aux prélèvements est nécessaire pour proposer ces recommandations pertinentes, en tenant compte des variations interpopulationnelles, des effets de l'immigration et des contributions effectives de chaque paramètre démographique dans cette réponse.
4. Vérifier *in fine* que les recommandations répondent à l'objectif de gestion, *i.e.* la réduction de la prédation sur les espèces gibiers et menacées, et l'augmentation de leurs densités à long-terme.

Pour aboutir à de tels progrès, il serait nécessaire, selon Devenish-Nelson (2012), d'améliorer les suivis et analyses démographiques sur plusieurs points : i) augmenter la durée, la taille et le nombre de sites d'études, ii) définir avec précaution les différentes classes d'âges, iii) présenter clairement les différentes méthodes de prélèvements utilisées, iv) mieux s'appesantir sur la période de dispersion, v) prendre en compte les variances interpopulationnelles, ainsi que l'incertitude dans l'estimation des paramètres démographiques. Enfin, de manière plus générale, Heydon and Reynolds (2000) rappelle que “l'idéal scientifique serait de réaliser des protocoles expérimentaux où l'intensité des prélèvements serait manipulée à une échelle régionale et leurs effets sur les densités de renards analysés sur plusieurs années et plusieurs sites”.

Une manipulation quasi-expérimentale des prélèvements de renards menés par l'ONCFS

Pour tenter de répondre à ces différents enjeux tout en respectant les recommandations précédentes, l'ONCFS a coordonné la mise en place d'un **protocole quasi-expérimental** d'envergure portant sur la **manipulation de l'intensité des prélèvements** de renards sur **cinq sites géographiques** où les fédérations cynégétiques locales étaient partenaires et actrices de l'étude. Ces sites correspondaient à des groupements d'intérêt cynégétique (GIC), créés autour de la gestion du lièvre d'Europe, et localisés sur deux départements français de même latitude : l'Ille-et-Vilaine (chasserenbretagne.fr/fdc35; 3 sites A, B et C séparés entre eux d'au moins 10 km) et l'Aube (fdc10.org; 2 sites D et E séparés par la Seine, Figure 51). Les sites bretons sont constitués d'un bocage mélangeant élevage (porc, bovins et volailles) et culture (maïs en majorité), avec peu de surface forestière. A l'inverse, les sites champenois sont contrastées entre une surface boisée plus importante et des cultures en openfield (vigne et céréales). Ces sites de taille assez homogène ($246 \pm 53 \text{ km}^2$) sont d'une échelle spatiale intermédiaire entre locale (parcelle, commune) et régionale ($>1000\text{km}^2$; Heydon and Reynolds 2000), bien que l'ensemble dépasse 1200 km^2 . L'expérience consistait à demander aux chasseurs et aux piégeurs des 5 sites d'accroître l'intensité des prélèvements par rapport au niveau de base, sans aucune prime supplémentaire. Par contre, l'intensité de l'effort demandé n'a pas été quantifiée en termes de nombres de prélèvements, pour ne pas rajouter de contrainte supplémentaire. En conséquence, cet élément demandait expressément une quantification *a posteriori* du nombre renards prélevés (Tableau 12), puis des taux de prélèvements effectivement réalisés, *i.e.* par rapport aux effectifs en présence. Le protocole expérimental s'est déroulé sur 10 ans entre 2002 et 2012 mais de manière asynchrone au travers des 5 sites. L'augmentation de l'effort a été demandée entre 2003 et 2007 pour la Bretagne (sites A, B et C, sachant que l'effort en A a démarré en 2002). Piégeurs et chasseurs ont tué en moyenne $1.95 \pm 0.74 \text{ renards/km}^2/\text{an}$. A l'inverse, une manipulation de type contrôle-traitement ('*Control-Impact*') a été demandée entre 2006 et 2012 en Champagne pour accentuer les variations de l'effort.

Il a été demandé aux chasseurs et piégeurs du site D d'augmenter leur effort uniquement entre Février 2009 et Janvier 2012 tandis que l'intensité de prélèvement restait habituelle entre 2006 et 2009. A l'inverse, les prélèvements ont été intensifiés sur le site E entre Février 2006 et Janvier 2009 avant de revenir à l'intensité basale entre Février 2009 et Janvier 2012. Le protocole de type contrôle-traitement a donc été inversé entre les deux sites, situation classique pour les expériences de terrain permettant de limiter au minimum le nombre de sites d'études. Les prélèvements intensifiés ont conduit à l'élimination d'une moyenne de 1.30 ± 0.23 renards/km²/an tandis que l'effort habituel de régulation se situait autour de 0.46 ± 0.08 renard/km²/an. Dans l'ensemble, une moyenne de 1.46 ± 0.85 renards/km²/an (min: 0.34 ; max: 4.1; Tableau 12) ont été prélevés.

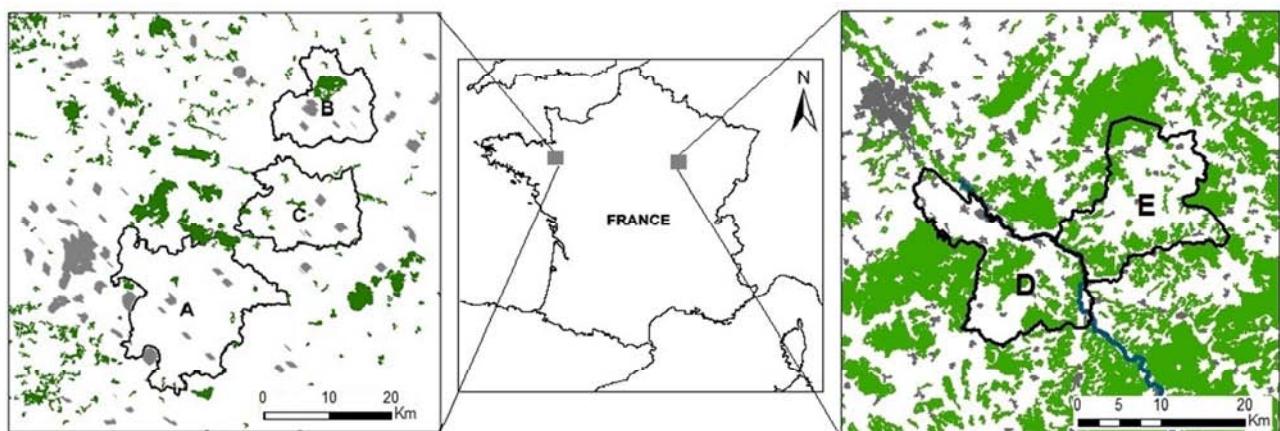


Figure 51: Carte des 5 sites d'études dans lesquels les prélèvements ont été suivis. Leurs limites (lignes noires) ainsi que leurs surfaces respectives de zones forestières (vert) et urbaines (gris) y sont représentés. Les sites A, B et C correspondent respectivement aux GIC des communes de Domagné, Fougères et Vendelais, situés en Bretagne dans le département de l'Ille-et-Vilaine. Les sites D et E correspondent aux GIC des communes de Sarce et du Barrois situés en Champagne dans le département de l'Aube. Relativement homogène, le surfaces des sites A à E est respectivement de 337.4, 237.6, 238.1, 201 and 217.5 km².

L'important travail mené par l'ONCFS fut de rassembler les carcasses récoltées par les chasseurs et les piégeurs de ces différents sites, avec l'indication de leur date de mort et de la méthode de prélèvement utilisée, afin de constituer des tableaux de prélèvements les moins biaisés possible (Tableau 12). Les méthodes de prélèvements variaient entre les sites : la chasse (conduite ou non par des chiens, où le renard est abattu au fusil) se déroulait entre Octobre et Février, tandis que le piégeage était réalisé au tas de fumier entre Décembre et Avril par des lacets avec appâts. Les méthodes de déterrage ont été fréquemment utilisées en Bretagne durant le mois d'Avril lorsque femelles et renardeaux étaient encore au terrier. Enfin, de nombreux tirs supplémentaires réalisés de nuit aux phares ont été effectués sur les sites D et E entre Décembre et Mai. En conséquence, les renards étaient prélevés quasiment toute l'année avec un léger répit durant les deux mois d'été.

Tableau 12: Tableaux des prélèvements effectivement réalisés sur les 5 sites. Le nombre de renards prélevés des 5 sites d'études ont été relevés ainsi que la proportion relative de chaque méthode de prélèvement utilisée.

Site	Année							Méthode de prélèvement			
	2002	2003	2004	2005	2006	2007	Total	Chasse	Déterrage	Piègeage	Tir de nuit
A	514	475	619	645	462	649	3364	25%	28%	47%	—
B	-	590	967	657	548	548	3310	6%	48%	46%	—
C	-	383	287	264	387	401	1722	4%	63%	33%	—
Total	514	1448	1873	1566	1397	1598	8396	15%	42%	44%	—
							Total	Chasse	Déterrage	Piègeage	Tir de nuit
D	75	102	69	262	332	210	1050	19%	3%	51%	27%
E	314	284	233	122	104	107	1164	23%	6%	30%	42%
Total	389	386	302	384	436	317	2214	21%	4%	41%	34%

Une première conclusion peut être tirée de ce tableau de prélèvements : par la taille des échantillonnages réalisés sur 5 nouveaux sites de surface respectable et sur au moins 5 ans, et par la récolte d'informations précises sur les prélèvements, cette étude a précédé les recommandations de Devenish-Nelson (2012). Le but de mon travail a été de tirer le meilleur profit de ces suivis en **quantifiant *a posteriori* l'effet des prélèvements sur la dynamique locale des populations de renards via une estimation des variations de leurs paramètres démographiques**. Ce travail avait notamment comme principal objectif de pouvoir informer les futurs plans de gestion, en répondant aux trois premiers enjeux énoncé plus haut.

A la suite de notre travail sur les rapaces méditerranéens, ce travail présentait une situation de gestion bien différente pour remplir les objectifs de la thèse, à travers l'évaluation des pratiques de gestion par l'analyse des suivis démographiques; et plus particulièrement l'étude de l'importance de l'immigration dans la réponse des populations animales aux actions de gestion. Là encore, cette situation concrète nécessitait l'utilisation d'une approche mécaniste pour démêler l'ensemble des processus démographiques à l'œuvre. Cependant, la différence est notable par rapport aux rapaces du tome II : **comment étudier la démographie** d'un mammifère nocturne, difficile à capturer comme à recapturer, et pourtant présent dans une multitude d'habitats et subissant des prélèvements réguliers pouvant fortement impacté son taux de croissance ?

Chapitre 1 — Comment étudier la démographie d'un mammifère nocturne, présent dans une multitude d'habitat et étant la cible de prélevement réguliers ?

i. L'estimation des densités de renards par « *Distance sampling* »

Dans le tome précédent, le comptage des couples reproducteurs d'aigles de Bonelli comme de vautours percnoptères pouvait être réalisé de manière quasi-exhaustive du fait de la petite taille de ces populations, de leur présence limitée à des habitats spécifiques et sur une aire géographique restreinte. En outre, leur grande taille, leur comportement diurne et la densité du réseau d'observateurs ornithologues favorisait ce type de comptage exhaustif. A l'inverse, comme la plupart des mammifères, le renard roux est nocturne et discret. De plus, sa relative abondance sur tout un hémisphère complique la tâche des comptages. En conséquence, les variations d'abondance de renards ne peuvent être estimées qu'en suivant des protocoles d'échantillonnage standardisé, tenant compte de la probabilité de détecter les individus (ou déetectabilité).

Principes des comptages nocturnes aux phares et des indices kilométriques d'abondance

Malgré tout, les renards sont relativement faciles à observer de nuit en milieux ouverts, lorsque que champs et prairie sont éclairés par des phares puissants de part et d'autres d'une route ou d'un chemin. Ainsi, des trajets effectués lentement sur quelques kilomètres de route de campagne permettent de calculer un nombre de renard observé au kilomètre. Cette observation aisée a favorisé la construction d'**indices d'abondance** (à l'image du programme STOC; cf. Tome I Chapitre 1). En effet, à partir du moment où les mêmes trajets sont effectués tous les ans dans les mêmes conditions et par des observateurs de même qualité, les variations d'abondance peuvent être décrites par ces comptages : on parle d'**indices kilométriques d'abondance (IKA)**. Seulement, les gestionnaires et les chasseurs sont intéressés par connaître la densité de renards sur leur territoire.

En outre, pour notre propre travail, il était fondamentale de pouvoir quantifier de manière absolue l'abondance de renards avant les prélèvements afin de pouvoir en dériver un taux de prélèvement, *i.e.* une proportion des renards initialement présents ayant été tués. Cependant, les indices d'abondance ne pouvaient fournir une telle estimation. En effet, la conversion d'une fréquence de rencontre (renards par km) en une densité (renards par km²) requiert de supposer que tous les renards présents sur le surface éclairée ont été observés (Figure 52).

Or, cette supposition est nécessairement violée (Figure 53). D'une part, la largeur de bande éclairée, l_{max} , est difficile à estimer car elle dépend de la visibilité qui varie en fonction de l'observateur (expérience, fatigue...), de la hauteur de végétation (et donc à la période d'observation), et de la topographie (terrains en pente, talus...). D'autre part, il est peu probablement que tous les renards présents dans la bande maximum éclairée soient détectés.

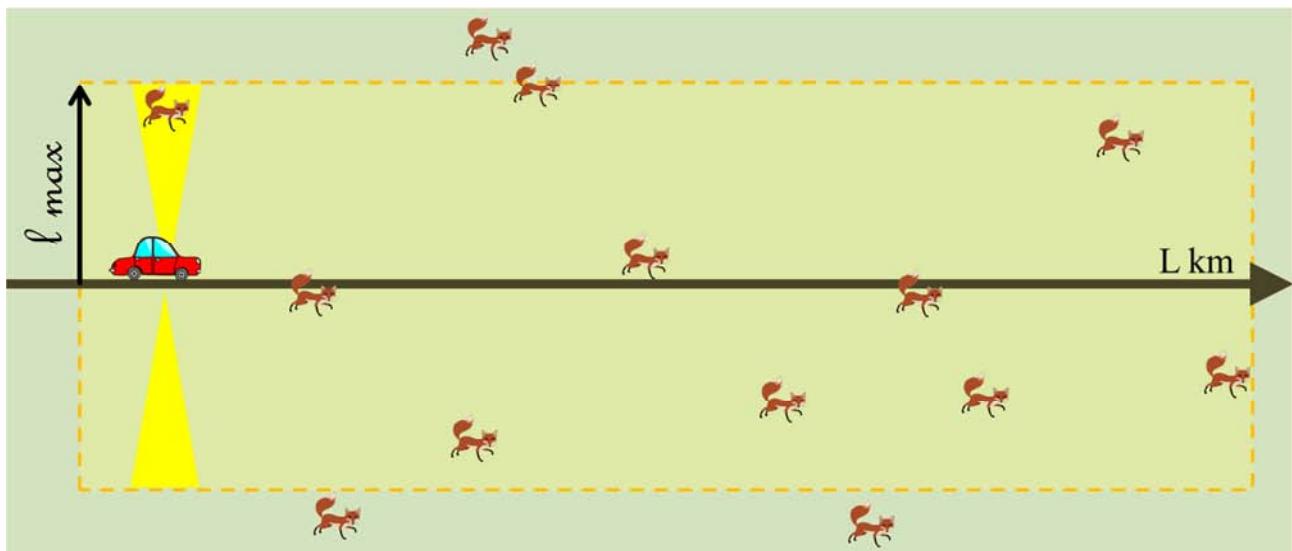


Figure 52: Estimation de la densité de renards le long d'un tronçon de L km éclairé aux phares de chaque côté sur une largeur maximum l_{max} , en supposant que tous les renards présents sur cette bande sont détectés. La fréquence de rencontre peut être convertie en densité absolue en la rapportant à la largeur de bande éclairée, soit ici :

$$D = \frac{10 \text{ renards}}{L} \times \frac{1}{2 l_{max}} \quad \text{et plus généralement,} \quad D = \frac{n_{renards}}{L \times 2 l_{max}} \quad \text{Equation 16}$$

Il est donc nécessaire de corriger l'indice d'abondance par la détectabilité des individus pour obtenir une densité de renards sur un territoire.

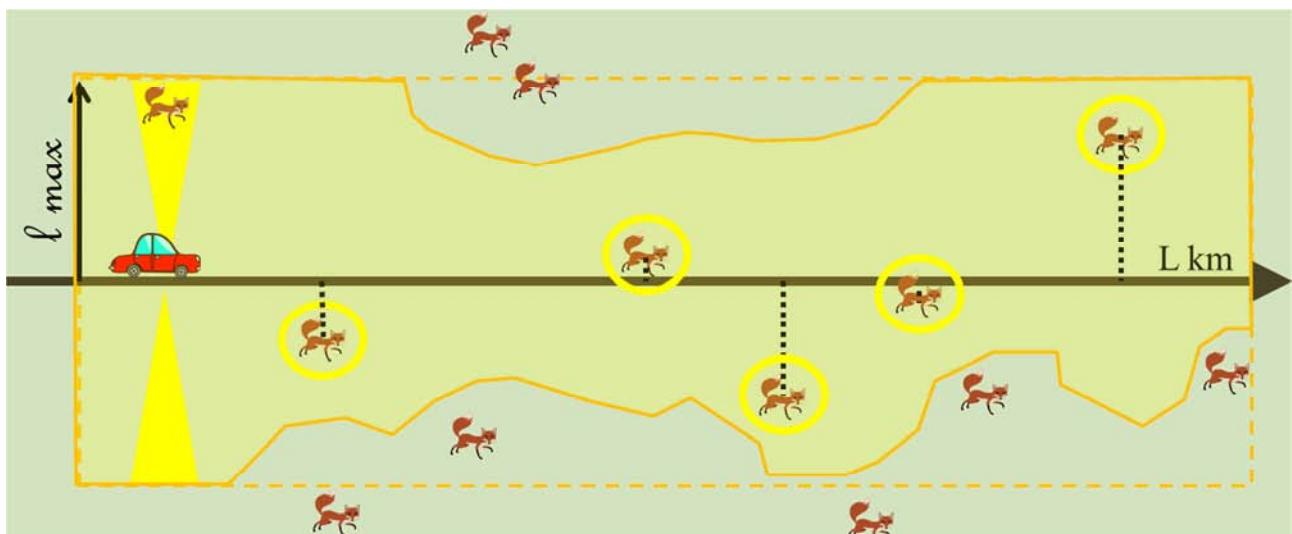


Figure 53: Estimation de la densité de renards le long d'un tronçon de L km éclairé aux phares de chaque côté sur une largeur maximum l_{max} , en tenant compte de la probabilité de détecter les renards présents et de la variation de la largeur de bande effectivement éclairée en fonction de la visibilité. La probabilité de détecter les renards présents peut s'exprimer par la proportion P de renards détectés (cerclés de jaune, ici $P=0.6$) sur le total présent. Autrement, la surface effectivement éclairée peut être calculer à partir de la largeur de bande effective moyenne μ . Ainsi, l'équation 16 précédente peut être corrigée par les deux équations équivalentes :

$$D = \frac{n_{renards}}{L \times 2 l_{max} \times P} \quad \text{ou} \quad D = \frac{n_{renards}}{L \times 2 \times \mu} \quad \text{Equation 17}$$

Principe de la méthode *Distance-sampling* par dénombrements en ligne

L'hypothèse fondamentale est qu'il existe une relation entre la distance à laquelle est observé un renard et la probabilité qu'il soit détecté ; il est attendu que la détectabilité diminue plus le renard est éloigné de l'observateur. Le principe de la **méthode *Distance-sampling*** est de relever la distance entre l'observateur et le renard (Buckland et al. 1993) : dans le cas des dénombrements en ligne (« *line transects* »), l'observateur relève cette distance à la perpendiculaire du chemin parcouru (Figure 53). Les distances mesurées servent à construire un histogramme décrivant le nombre de renards observés dans chaque intervalle de distances choisi *a posteriori* (Figure 54). Cet histogramme permet d'établir la largeur de bande effective μ . Par définition, la largeur de bande effective est la distance pour laquelle le nombre d'observations faites au-delà de cette valeur est égal au nombre d'observations manquées en deçà de cette valeur (*i.e.* $A = A'$).

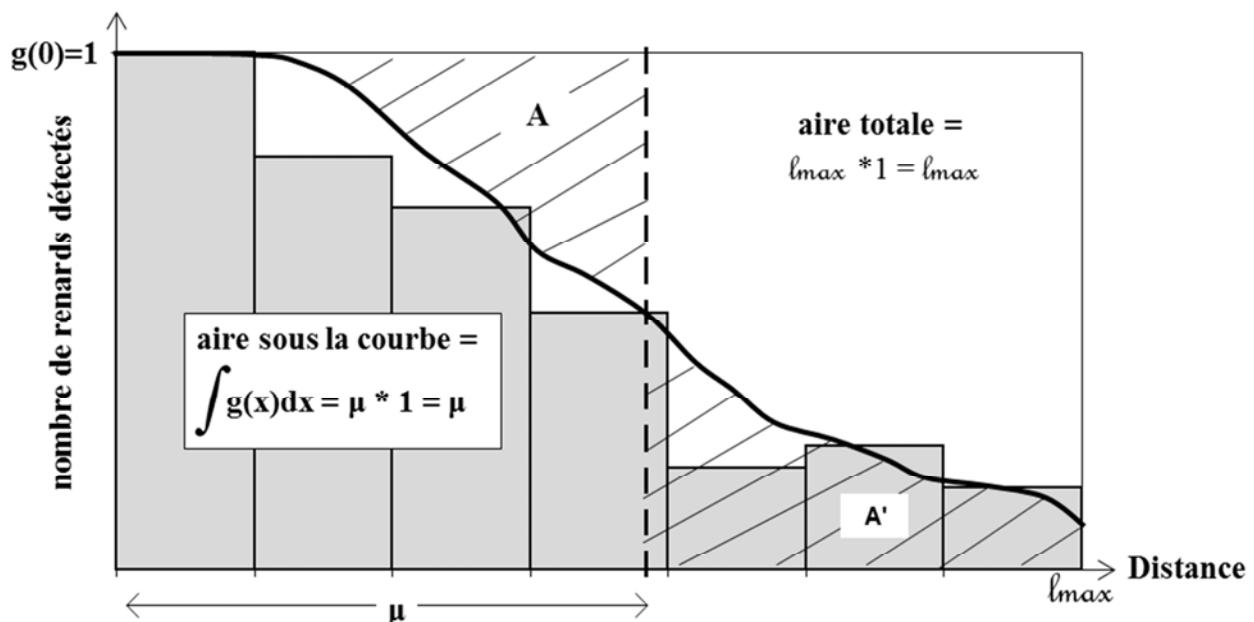


Figure 54: Histogramme des distances observées et calcul de la largeur de bande effective μ .

La fonction de probabilité de détection $g(x)$ peut être ajustée à l'histogramme des distances mesurées tel $g(0)=1$. Or, le rapport entre l'aire sous la courbe $g(x)$ et à l'aire totale correspond à la proportion P de renards détectés, en supposant que la densité de renards est homogène dans l'espace. Compte tenu de la définition de μ , l'aire sous la courbe est égale à μ . On retrouve aussi la relation $P = \mu / l_{max}$ (cf. Equation 17). La largeur de bande effective μ est estimée par la fonction de densité de probabilité $f(x)$, tel que $f(x) = g(x) / \int_0^{l_{max}} g(x) dx$, avec $f(0) = g(0)/\mu = \mu$, d'où :

$$D = \frac{n_{renards} \times f(0)}{L \times 2} \quad \text{Equation 18}$$

C'est ainsi que le logiciel DISTANCE 6.0 (Thomas et al. 2009) estime la densité de population à partir des distances récoltées sur le terrain. La pertinence de la méthode de *Distance-Sampling* (Lire Buckland *et al.* 1993, pour une description plus détaillé) pour estimer les densités de renards par comptages nocturnes a été validé par Sandrine Ruette et ses collaborateurs en 2003.

Conditions d'application de la méthode et protocole sur le terrain

Il faut ici souligner les éléments du paragraphe précédent qui constituent les conditions d'applications de la méthode *Distance-Sampling*. Celle-ci presuppose que la densité est identique quel que soit la distance à l'observateur, donc homogène dans l'espace. Ce principe ne requiert pas nécessairement que les observations soient distribuées aléatoirement dans l'espace (élément impossible à contrôler), mais plutôt que les tronçons soient disposés aléatoirement. En outre, l'application de la méthode repose sur les hypothèses suivantes :

- Les individus sur le tronçon sont toujours détectés (condition pour que $g[0] = 1$).
- Les individus sont détectés dans leur localisation initiale : il n'y a pas de comportement de fuite ou d'attraction vis-à-vis de l'observateur.
- Les distances (et les angles) sont mesurées avec précision.

Protocole d'échantillonnage dans les cinq sites d'études.

Pour être pertinent, un dispositif de dénombrement doit détecter les variations d'abondance à l'échelle d'un territoire où les conditions écologiques et cynégétiques sont assez homogènes et où il est possible d'appliquer une même politique de gestion. Dans notre cas, les tronçons ont été répartis de manière aléatoire tout en couvrant l'ensemble de la surface « échantillonnable » des sites correspondant aux GIC, unité de gestion homogène. Cette surface échantillonnable correspondait aux zones ouvertes (champs, prairies), en excluant les massifs boisés et les zones urbanisées. Sur cette surface, le choix du nombre de tronçons conditionnait la précision de l'estimation mais augmentait en parallèle le coût du suivi en nombre d'équipes, de véhicules et de kilomètres à parcourir. Le compromis entre précision et coût a été déterminé par les ressources humaines et financières à disposition. Ensuite, la longueur et la disposition des tronçons dans l'espace ont été choisies suivant les recommandations de Buckland et al. (1993), puis aménagées pour correspondre aux routes et chemins carrossables les plus proches.

Les comptages aux phares ont été réalisés en première partie de nuit entre janvier et février, car les populations de renards sont constituées uniquement d'adultes et la visibilité est maximale, les terres comme les haies étant à nu. Plusieurs sorties consécutives ont été effectuées, selon les conditions météorologiques, pour obtenir un jeu de données suffisant à l'ajustement de la courbe de détection. Seules les conditions météorologiques permettant une bonne visibilité (500m minimum) autorisaient les sorties (pas de chutes de neige, ni de précipitations abondantes, ni de brouillard). Selon le protocole, chaque équipage, un chauffeur plus 1 à 2 observateurs, disposait d'un ou deux phares manuels de 100 W ainsi que d'un télémètre type Géovide (LEICA), mesurant avec précision la distance d'observation, après avoir repéré la position initiale du renard détecté.

Si des dénombrements en ligne ont été réalisés entre 2002 et 2007 sur les sites bretons (A, B et C), un protocole de comptage par points a été choisi entre 2006 et 2012 sur les sites champenois (D et E), suite à une modification des règles de sécurité routière. Au lieu que l'observation soit continue le long du tronçon, l'équipage fait des arrêts en des points précis et éclaire à 360° autour de chaque point (Lire Buckland *et al.* 1993, pour une description plus détaillé du protocole par points). Les deux protocoles ont apporté des estimations similaires de densités de renards lorsqu'ils ont été testé sur les mêmes sites (Ruelle et al. 2003).

Au total, 3103 renards roux ont été observés sur les sites bretons, le long de 125 tronçons (entre 6 et 10 km de long chacun) avec un minimum de 88 renards détectés par site chaque année. De même, 193 points de comptage répartis sur les sites champenois ont permis d'observer un total de 1682 renards mais pour lesquels la distance n'a été mesurée que 53 % des cas. Le nombre minimum d'observation par année et par site était de 97 renards. Aucune distinction n'était possible entre mâles et femelles. La médiane des distances observées dans les sites bretons et champenois était respectivement de 117 et 258 m, mais une longue queue de distribution étendait à chaque fois les observations vers des distances maximales de 594 et 1000 m respectivement (Figure 55). Une analyse exploratoire avait pu souligner qu'une influence du site d'étude était attendue sur la distribution des distances d'observation, significativement inférieures pour le site B (Figure 55.A). Toutefois, les distributions semblaient équivalentes entre les sites champenois (Figure 55.B).

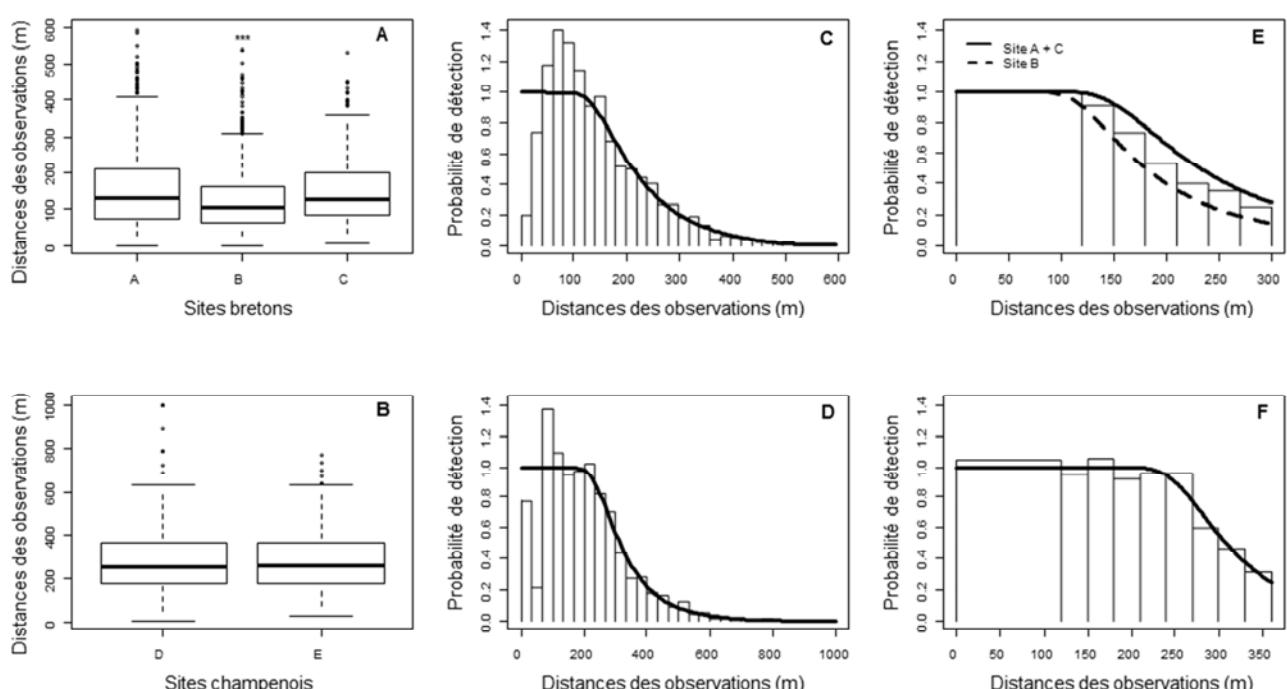


Figure 55: Estimations des densités de renards par Distance Sampling. Les analyses exploratoires sur la distribution des distances d'observation entre les sites sont représentés séparément pour les sites bretons (en A) et champenois (en B). De même, sont représentées les distributions des distances d'observation accompagnées par les fonctions de détection ajustées par défaut sur l'ensemble des observations cumulées par région (en C et D). Enfin, les fonctions de détection sélectionnées par l'analyse MCDS sont dessinées pour les observations en tronçons (en E) comme pour les observations par points (en F).

Compte tenu de l'influence potentielle de covariables sur la distribution des distances d'observation, et donc sur l'estimation de la largeur de bande effective, il était recommandé d'analyser les données issues de ces comptages nocturnes par la **méthodologie *Multiple-Covariate Distance Sampling* (MCDS)**. Les deux types de protocoles (en tronçons et par points) ont dû être analysés séparément.

Analyse des distances d'observation par *Multiple-Covariate Distance Sampling* (MCDS).

La méthode conventionnelle d'analyse des données de distance (*Conventional Distance Sampling*, CDS) consiste ajuster une fonction de détection à l'ensemble des distances mesurées, en choisissant, via le critère AIC, le modèle le plus parcimonieux parmi un ensemble de fonction proposées (Buckland et al. 1993). Seulement, la probabilité de détection peut changer, à l'intérieur même d'un jeu de données, en fonction de l'habitat, de l'observateur, des conditions météo... Classiquement, pour tenir compte de cette hétérogénéité, il est possible de découper le jeu de données complet en sous-échantillons selon le facteur d'intérêt, puis de tester la pertinence de ce redécoupage par sélection de modèle. Seulement, ce découpage augmente le nombre de paramètres du modèle et défavorise ainsi la prise en compte de l'hétérogénéité.

La courbe de certaines fonctions de détection (type *Hazard-rate* notamment) dépend de deux paramètres : la forme (*shape*, qui détermine $f[0]$ et μ) et l'échelle (*scale*, ne faisant varier que μ). La méthode MCDS a été développée afin de pouvoir modéliser le paramètre d'échelle comme une fonction de covariables et tenir compte d'une détectabilité hétérogène tout en limitant le nombre de paramètres à estimer, car la forme (donc $f[0]$) reste identique, et le jeu de données n'a pas à être découpé (Marques et al. 2007, Thomas et al. 2010). Compte tenu des analyses exploratoires, nous avons utilisé cette méthode MCDS pour diminuer le biais et augmenter la précision des estimations en tenant en compte d'une hétérogénéité probablement issue de différences d'habitat entre sites.

Nous avons ensuite suivi les recommandations des auteurs de la méthodologie pour analyser aux mieux les données récoltées (Buckland et al. 1993). Concernant la queue supérieure de distances observées, une troncature à 5-10% du total des observations est généralement recommandée pour les tronçons. Dans cet intervalle, nous avons testé différentes estimations et comparé les probabilités de détection obtenue et leur intervalle de confiance. Nous avons choisi une troncature de 6,7% à 300m qui permettait d'augmenter la probabilité de détection sans en diminuer la précision. Après troncature, il restait 2893 observations avec un minimum de 83 renards détectés par site chaque année. De même, une troncature de 10% est recommandé pour les comptages par points et nous avons choisi une troncature de 13,25% à 360m qui a retenu 670 observations des sites champenois avec là encore un minimum de 83 renards détectés par site chaque année. Enfin,

nous avons vérifié le présupposé d'une détection parfaite près de la route. Les deux histogrammes des distances observées ont révélé un manque d'observations dans les 50 premiers mètres, suivi par une augmentation des observations dans l'intervalle 50-120m (Figure 55.C&D). Ce type d'histogramme reflète des mouvements de fuite avant détection, fait assez commun, mais nous conduisant à rejeter l'hypothèse. Un regroupement des premiers intervalles est recommandé dans ce cas (Buckland et al. 1993). Pour nos modèles, nous avons utilisé un regroupement des 120 premiers mètres, puis 30m intervalles jusqu'à ce que la plus grande distance.

Pour la modélisation de la fonction de détection utilisant l'analyse MCDS, les covariables disponibles étaient le site (variable factorielle SITE) ainsi que l'année des comptages (variable factorielle ANNEE). Chacune a pu *a priori* influencer la fonction de détection. Ces influences respectives ont été testé sur l'ensemble des données, puis les probabilités de détection ont été calculées par strate (SITE ou ANNEE) sur la base des résultats du meilleur modèle. Nous avons comparé l'analyse MCDS avec la méthode conventionnelle CDS, qui ajustait une fonction de détection commune à toutes les observations regroupées. Les fonctions de détection candidates étaient la distribution semi-normale avec un maximum de deux coefficients d'ajustements du type cosinus (5 pour les CDS) et la distribution *Hazard-rate* avec un maximum de deux coefficients d'ajustements du type polynomiale (5 pour les CDS). Nous avons sélectionné pour chaque région la meilleure fonction de détection en utilisant le critère AIC (Burnham and Anderson 2002). Toutes les analyses ont été menées dans DISTANCE 6.0 (Thomas et al. 2009).

Résultats

Tout d'abord, la largeur de bande effective ($\mu = \text{ESW}$ pour *Estimated Sampling Width*) des sites champenois (Figure 55.F; ESW=311m pour une détectabilité $f[0]$ de 0.75) a été estimée 100m plus loin que celle des sites bretons (Figure 55.E; ESW=215m pour $f[0]=0.72$). Ensuite, des **différents d'habitats** entre les sites bretons semblent avoir **affecté la visibilité lors des comptages**. En effet, l'introduction de la variable SITE pour expliquer des variations de détectabilité a largement amélioré la qualité des modèles mesurées par l'AIC (Tableau 13.A). A l'inverse, il ne semble pas y avoir eu de variations interannuelles notables, du fait que la variable ANNEE n'a pas apporté beaucoup d'information. En conséquence, une estimation de la fonction de détection par site pour chaque année était bien trop complexe. Le meilleur modèle (MCDS SITE 2) contenait deux facteurs SITE différents: les sites A et C différents du site B (Tableau 13.A). La probabilité de détecter les renards était inférieure sur le site B (ESW=195m ; $f[0]=0.65$) par rapport aux sites A et C (ESW=233m and $f[0]=0.76$; Figure 55.E). Ce résultat confirme l'analyse exploratoire qui prédisait des observations plus lointaines pour le site B que pour les sites A et C (Figure 55.A). Ce modèle MCDS était bien plus parcimonieux que tous les modèles CDS.

Tableau 13: Sélection des fonctions de détection pour les comptages bretons par tronçons (en A) et les données champenoises par points (en B). Deux approches (CDS et MCDS, voir texte principal) ont été utilisées pour ajuster la fonction de détection aux distributions des distances d’observation. Le critère d’information d’Akaike (AIC) a évalué la parcimonie des modèles candidats. Différents types de fonction ont été testées : la distribution uniforme (Uni), semi-normale (HN), et Hazard-rate (HR). Leurs coefficients d’ajustement étaient de type cosine (Cos) ou polynomial (SP); (0) signifie qu’aucun coefficient d’ajustement n’a été sélectionné par l’AIC. Les variables explicatives pour l’approche MCDS étaient le site (SITE) et l’année d’étude (YEAR) exprimées en facteurs. La variable (SITE 2) correspondait à la variable SITE regroupant les sites bretons en deux facteurs: A+C et B seul. Le nombre de paramètres est présenté pour chaque modèle, et les modèles sélectionnés sont en gras.

Type de fonction	Coefficients d’ajustement	Covariable	Nombre de paramètres	AIC	ΔAIC
A					
		CDS			
Uni	Cos	-	3	8370.79	36.60
HN	Cos (0)	-	1	8370.74	36.57
HZ	SP (0)	-	2	8367.13	32.96
		MCDS			
HN	Cos (0)	SITE	4	8338.38	4.21
HZ	SP (0)	SITE	4	8335.01	0.85
HN	Cos (0)	SITE 2	3	8338.22	4.05
HZ	SP (0)	SITE 2	3	8334.17	0.00
HN	Cos (0)	YEAR	7	8368.70	34.54
HZ	SP(0)	YEAR	7	8368.09	33.92
HN	Cos (0)	SITE YEAR	9	8336.79	2.63
HZ	SP(0)	SITE YEAR	9	8338.63	4.47
HN	Cos (0)	SITE 2 YEAR	7	8335.98	1.81
HZ	SP(0)	SITE 2 YEAR	7	8338.17	4.00
B					
		CDS			
Uni	Cos	-	3	2909.12	2.88
HN	Cos	-	4	2910.39	4.16
HZ	SP (0)	-	2	2906.23	0.00
		MCDS			
HN	Cos	SITE	3	2915.92	9.69
HZ	SP (0)	SITE	3	2908.19	1.95
HN	Cos	YEAR	8	2916.78	10.55
HZ	SP(0)	YEAR	8	2910.97	4.74
HN	Cos	SITE YEAR	9	2916.98	10.74
HZ	SP(0)	SITE YEAR	9	2912.40	6.16

Au contraire, aucune différence notable n’a été relevée entre les sites D et E : l’analyse CDS était la plus pertinente pour estimer une fonction de détection commune (Tableau 13.B). Dans tous les cas, c’est la distribution Hazard rate sans coefficients d’ajustement qui a été retenue. Enfin, et malgré la présence de mouvements de fuite avant la détection (Figure 55.C&D), la précision autour des estimations de densités (calculés à partir de 1000 ré-échantillonnages) est restée relativement bonne (entre 10 and 15% CV en Bretagne, entre 7.5 et 12% en Champagne) avec des coefficients d’ajustement variables (p-value du test d’ajustement à 0.31 en Bretagne et à 0.90 en Champagne).

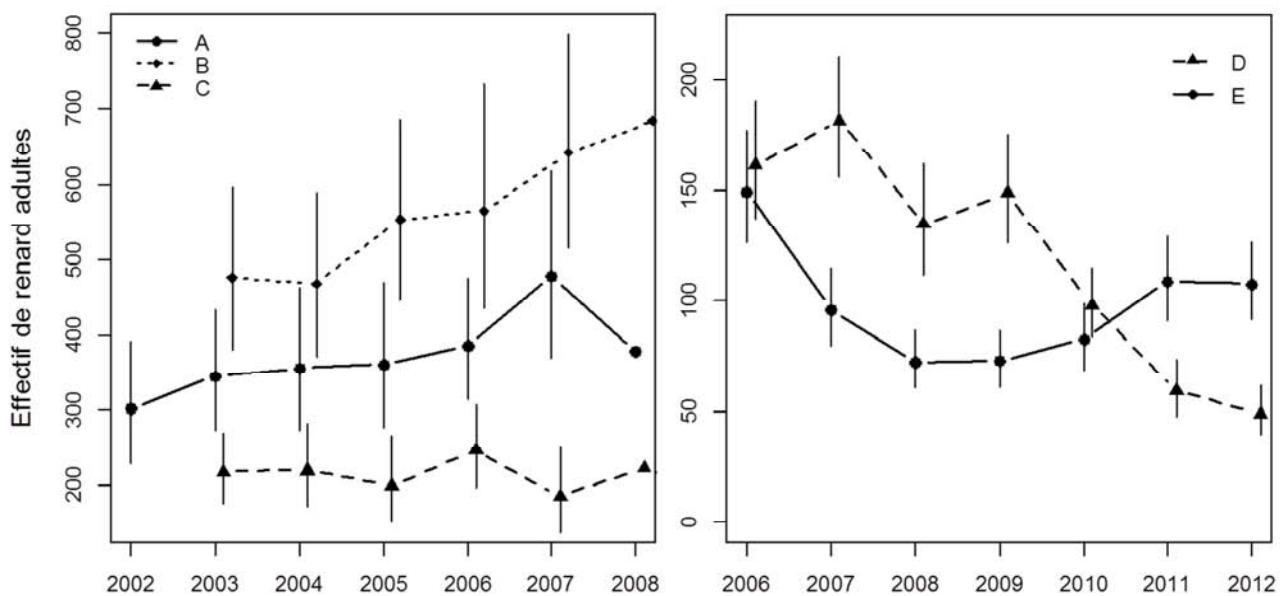


Figure 56: Variations d'abondance de renards adultes estimées par comptages aux phares en Février sur des sites bretons (en A et B) et champenois (en C). Chaque barre représente l'intervalle de confiance à 95% autour de l'estimation moyenne, calculé à partir de 1000 ré-échantillonnage.

Dans l'ensemble, les densités de renards ont été estimées entre 0,3 à 2,5 km⁻² : autour de 1 renard/km² en A et C, de 2,25 en B, et de 0,5 en D et E (Figure 56 et Tableau 14). En dépit des efforts de prélèvements demandés, les densités de renards ont augmenté sur 5 ans de 56% et 34% dans les sites A et B. En revanche, la densité n'a pas augmenté dans le site C et dans le site D sous prélèvements d'intensité usuelle. Enfin, le traitement expérimental de prélèvements intenses dans les sites D et E a induit une diminution des densités de 51 % et 59%. Il faut cependant noter que, dès la levée de l'effort de prélèvement sur le site E, la densité de renards a ré-augmenté à hauteur de 47 % entre 2009 et Février 2012 (Tableau 14 et Figure 56).

Tableau 14: Variations de densités D et d'abondance N de renards adultes estimées par comptages aux phares en Février sur des sites bretons (A, B et C) et champenois (D et E). Les valeurs des coefficients de variations autour de moyennes annuelles sont données (CV) ainsi que le taux de croissance annuel de chaque population, calculé par le rapport entre deux effectifs consécutifs.

Site	2002	2003	2004	2005	2006	2007	Site	2006	2007	2008	2009	2010	2011
A D	0.85	0.96	1	1	1.09	1.33	D D	0.8	0.9	0.67	0.74	0.49	0.3
A N	285	325	339	338	366	450	D N	161	181	135	148	98	60
A CV	10.3	10.9	13	12.6	9.9	12.8	D CV	8.3	7.6	9.4	8.5	8.1	11.2
A λ	1.14	1.04	1	1.08	1.23	0.79	D λ	1.12	0.75	1.1	0.66	0.61	0.82
B D		1.95	1.92	2.27	2.32	2.62	E 2006						
B N		463	456	540	551	623	E D						
B CV		10.7	11	10.7	13	11	E N						
B λ		0.98	1.18	1.02	1.13	1.07	E CV						
C D		0.94	0.94	0.85	1.07	0.81	E λ						
C N		223	225	203	255	192							
C CV		9.9	11.2	13.2	10.1	14.4							
C λ		1.01	0.9	1.26	0.75	1.19							

Discussion

Cette description des variations de densités de renards estimées par *Distance Sampling* semble déjà confirmer les conclusions de la littérature préexistante. Si des campagnes de **prélèvements intenses et continues peuvent réussir à réduire les densités de renard**, cet impact semble i) être fortement **dépendant du contexte local** (observé en Champagne et pas en Bretagne), et ii) être **compensé dès que les prélèvements cessent**. L'objectif de la suite de ce travail est de pouvoir aller plus loin dans la compréhension de cette réponse des populations de renard aux prélèvements, notamment par le calcul de taux de prélèvements qui nous permettront d'avoir une mesure de l'intensité de prélèvement effectivement réalisée sur le terrain. Obtenir des estimations précises des effectifs de renards est une étape nécessaire à cette mesure.

Pour cela, nous avons appliqué l'analyse *Distance Sampling* permettant d'améliorer l'ajustement de la fonction de détection et d'obtenir les estimations les moins biaisées et les plus précises de densité de renards en milieux ouverts (Marques et al. 2007, Thomas et al. 2010). Par contre, aucune différence notable n'a pu être trouvée entre les estimations de densité par CDS et par MCDS, si ce n'est une légère amélioration des précisions. Néanmoins, l'approche MCDS, que nous recommandons dès que des raisons écologiques font suspecter une hétérogénéité de visibilité (observateurs, sites, mauvaises conditions climatiques sur une année donnée ; Marques et al. 2007), nous a permis d'identifier que des caractéristiques de l'habitat pouvaient influencer la détectabilité des individus, même entre des sites d'études adjacents. Par exemple, une plus forte proportion de zones boisées sur le site B (8% par rapport aux 3-4% des sites A et C) a pu diminuer la détectabilité des renards trouvant plus facilement des refuges temporaires à l'approche du véhicule.

Malgré cela, tant qu'il n'a pas d'arguments concordants en faveur d'une forte sélection d'habitat chez le renard roux (Cavallini and Lovari 1991, Cardillo et al. 1999), les densités que nous avons estimées en milieu ouvert devraient constituer un base solide pour étudier la dynamique des populations de renards. Par rapport à d'autres études, nos estimations sont dans une gamme de densité assez faible (entre 0.3 et 1.3 km⁻² ; Tableau 14), couramment observée dans les paysages ruraux (Devenish-Nelson 2012). Les valeurs un peu plus élevées du site B, pourtant d'habitats similaires aux sites A et C, pourraient s'expliquer par la présence en son sein de la commune de Fougères, abritant 20 000 habitats, dont le gaspillage alimentaire peut être une source supplémentaire de nourriture (Bino et al. 2010).

Au contraire des indices kilométriques d'abondance issus de comptages aux phares (Harris and Smith 1987, Heydon and Reynolds 2000) ou encore du dénombrement des fèces (Baker et al. 2002) qui nécessite une meilleure compréhension du comportement de marquage territorial et des biais dans le repérage des fèces (Webbon et al. 2004), la méthodologie *Distance-Sampling* paraît actuellement comme la mieux adaptée à l'estimation de l'abondance en renards (Ruelle et al. 2003).

Connaissant la présence commune de l'espèce et une détectabilité assez élevée autour de 70% des individus détectées, cette méthode est potentiellement la plus puissante à détecter des tendances. Néanmoins, il ne s'agit pas forcément de la plus efficiente, compte-tenu de l'investissement supplémentaire que requiert la mesure des distances d'observation (Besnard 2013 et Discussion)

ii. L'estimation de la fécondité à partir des tableaux de prélèvements

Contraintes et stratégies existantes à l'étude de la reproduction des mammifères

Dans le tome précédent, le suivi de la reproduction des rapaces était facilité par la ponte, la couvaison externe des œufs puis l'élevage des poussins. Des observations répétées du nid permettait de connaître la fécondité de chaque couple. Chez les mammifères, du fait du développement interne de l'embryon, le suivi de la reproduction est beaucoup plus complexe. Avant la mise-bas, la mesure du pourcentage de femelles gestantes et du nombre moyen de fœtus en développement par femelle peut être réalisée par échographie nécessitant la capture des femelles à la bonne période (*e.g.* Gaillard et al. 2003). Une autre possibilité pour mesurer le pourcentage de femelles reproductrices est le dosage de la progestérone dans le sang, dont le prélèvement nécessite aussi la capture (*e.g.* Gaillard et al. 1992). Sinon, pour les populations suivis intensivement, la fécondité peut être évaluée par l'observation directe du nombre de jeune accompagnant les femelles quelques jours à quelques mois après la naissance (*e.g.* Berger et al. 2014). Bien que ce comptage direct ne soit pas invasif, il ne permet pas de mesurer la mortalité aux premiers jours et semaines d'existence pourtant souvent élevée. En outre, l'ensemble des méthodes citées jusqu'ici ne sont pertinentes que sur un petit nombre d'individus suivis intensément dans des situations de recherche. Elles ne peuvent l'être pour l'étude de la dynamique d'espèces chassées ou régulées, présentes en abondance sur de vastes territoires. Dans ces cas-là, l'alternative la plus utilisée est l'**analyse histologique** des voies reproductrices à partir des carcasses de femelles d'animaux prélevées. Selon le moment du décès, l'identification et le dénombrement d'embryons, de fœtus, ou de cicatrices placentaires imprimées après la mise bas, sont de bons proxys des paramètres de reproduction (*e.g.* Servanty et al. 2011).

C'est cette approche qui a été la plus couramment utilisée pour mesurer la fécondité dans les populations de renards roux (*e.g.* Harris 1979, Harris and Smith 1987, Heydon and Reynolds 2000, Marlow et al. 2000, McIlroy et al. 2001, Ruette and Albaret 2011, lire Devenish-Nelson 2012 pour une revue exhaustive). Cependant, alors que le nombre de fœtus ou d'embryons peut légèrement surestimer la taille de portée en ne tenant pas compte des avortements tardifs, le comptage des cicatrices placentaires est compliqué par la difficulté de distinguer les empreintes de la mise-bas annuelle par rapport aux empreintes d'embryons avortés précocement ou de mise-bas précédentes (Ruette and Albaret 2011). Pour résoudre certaines de ces difficultés, Sandrine Ruette et Michel Albaret (ONCFS) ont proposé une méthode de coloration de la paroi utérine, adaptée de travaux sur

le lièvre, qui permet de distinguer plus clairement les cicatrices placentaires « actives » issues de la mise-bas la plus récente de l'ensemble des résorptions embryonnaires et autres cicatrices plus anciennes (Ruelle and Albaret 2011). Cette méthode a été utilisée pour estimer les paramètres de reproduction des renards prélevés sur les différents sites de l'étude que nous présentons ici.

Mesure de l'âge des individus à la date de prélèvement

Toutes les carcasses femelles dont l'utérus n'était pas endommagé ont été conservées pour les analyses histologiques. Pour pouvoir étudier les variations attendues des paramètres de reproduction en fonction de l'âge des individus, cette variable a été mesurée pour chaque échantillon récolté. Connaissant la date de prélèvement, **l'âge lors du décès a été déterminé par le nombre de cernes de croissance annuelle visibles sur le cément dentaire des canines** (ou prémolaires) après prélèvement et analyse par les laboratoires Matson (Milltown, MT, USA). Sur la base du nombre de cernes identifiés, chaque individu a été classé dans une catégorie d'âge en fonction de sa date de décès par rapport à deux dates butoirs : le 1^{er} avril, date d'anniversaire, et le 1^{er} février, date à laquelle les renardeaux de l'année deviennent adultes (*i.e.* à l'âge réel de 10 mois, Figure 57).

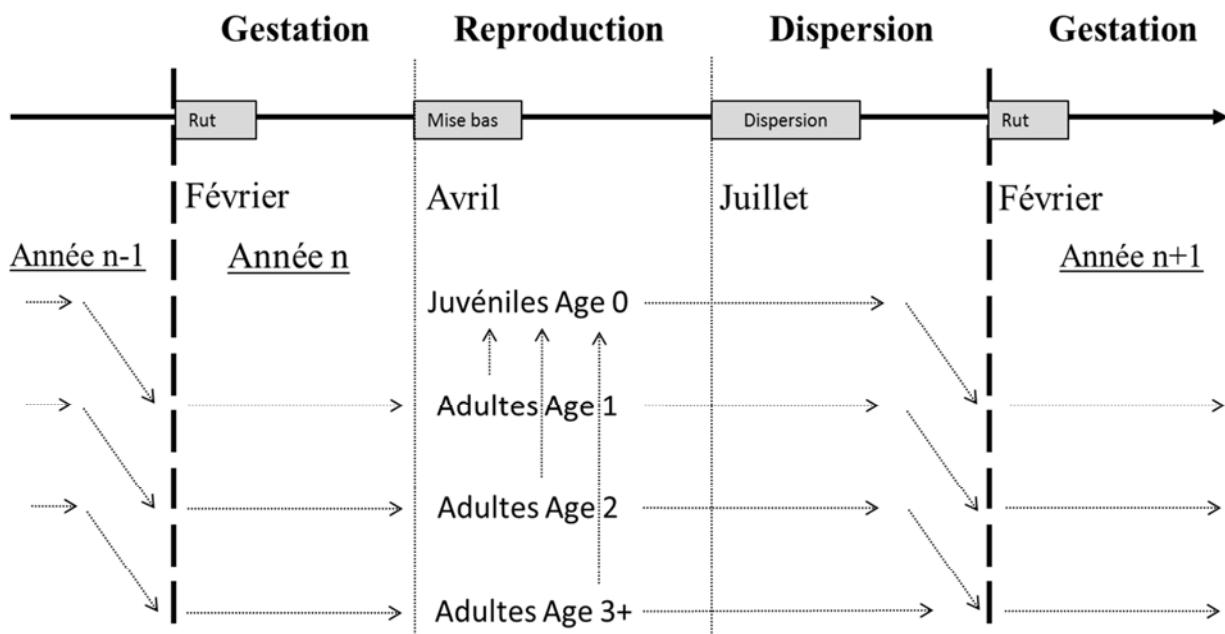


Figure 57 : Calendrier de classification des âges, calé sur le calendrier de gestion démarquant début février avec les estimations de densité de renards. Les renardeaux nés en Avril de l'année n sont juvéniles d'âge 0 jusqu'à leur 10^{ème} mois (1^{er} février de l'année n+1) lorsqu'ils deviennent mature sexuellement et passent dans la catégorie des adultes d'âge 1 entre leur 10^{ème} et 22^{ème} mois.

Si un renard était tué entre le 1^{er} avril de l'année n et le 1^{er} février de l'année n+1, sa catégorie d'âge correspondait au nombre de cernes identifiés. Par contre, un individu sans cerne de croissance prélevé entre le 1^{er} février de l'année n et le 1^{er} avril de la même année était nécessairement né l'année précédente (avril de l'année n-1). En conséquence, il a été classé dans la catégorie 1 an car il a été recruté adulte en date du 1^{er} février. De même, tout renard prélevé entre ces deux dates s'est

vu attribué la classe d'âge supérieure d'une unité à son nombre de cernes. Ainsi, le calendrier de l'étude démographique est décalé de deux mois par rapport au cycle de vie de l'espèce, pour commencer le 1^{er} février, à la fois période de recrutement à l'âge adulte, mais aussi période des comptages aux phares (Figure 57). Ce **nouveau calendrier correspond au calendrier de gestion**.

Après exclusion des juvéniles, 899 renardes en âge de se reproduire (*i.e.* plus de 10 ont été échantillonnées. Le tableau 15 présente la répartition de cet échantillonnage entre les différents sites d'études. La structure en âge de cet échantillonnage ne montrait pas de différences entre les sites (Figure 58 ; $\chi^2=40.22$, $p=0.28$), bien que la petite taille de l'échantillon du site C ne contenait d'individus plus âgé que 5 ans.

Tableau 15: Synthèse de l'effort d'échantillonnage pour le suivi de la reproduction des populations de renard par analyse histologique des carcasses. Le nombre total de renardes en âge de se reproduire dont l'utérus a été récolté et analysé est noté par année pour chaque site.

Région	Site	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	Total Site	Total Région
Bretagne	A	53	53	58	57	54	19	0	0	0	0	294	508
	B	0	44	29	21	35	31	0	0	0	0	160	
	C	0	17	9	2	17	9	0	0	0	0	54	
Champagne	D	0	0	0	0	18	21	15	44	30	32	160	391
	E	0	0	0	0	66	56	61	19	7	22	231	
Total Année		53	114	96	80	190	136	76	63	37	54	899	

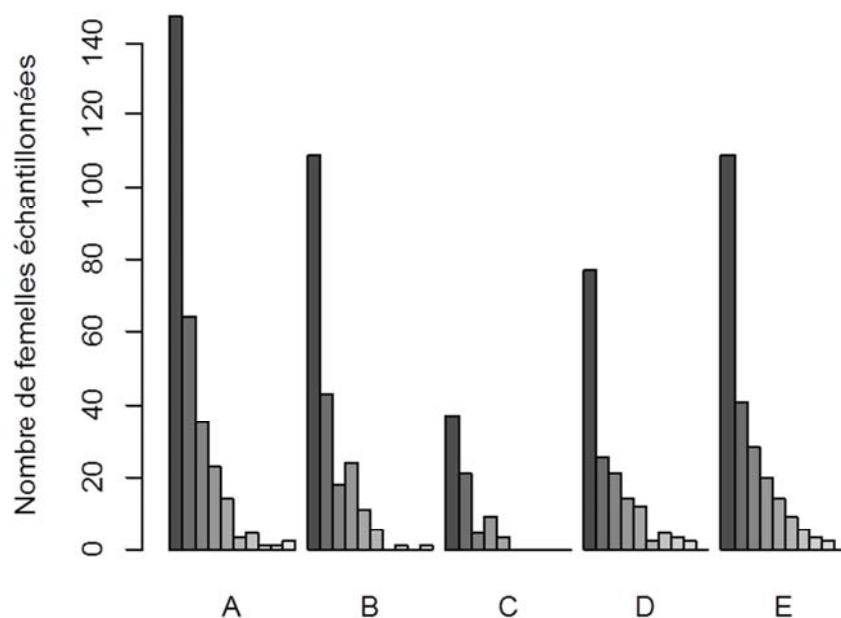


Figure 58: Comparaison de la structure en âge de l'échantillon de renardes entre les sites d'étude. Les catégories d'âge vont des femelles adultes d'âge 1 (barres les plus foncées) aux femelles d'âge 10 (barres les plus claires). La structure en âge était semblable entre les différents sites et elle correspondait à une structure stable en âge composée en majorité de jeunes adultes, comme prédit par les modèles démographiques déjà publiés (Devenish-Nelson et al. 2012).

Estimation des variations de la proportion de femelles reproductrices

Une première évaluation macroscopique (présence d'embryons ou de cicatrices placentaires) a permis de **differencier les femelles reproductrices des femelles non reproductrices**. A partir de cette information sur le statut reproducteur des femelles échantillonnées, nous avons étudié les **variations de la probabilité de reproduction**, première composante de la fécondité. D'après l'état actuel des connaissances, la proportion de femelles reproductrices dans un échantillon dépendrait essentiellement de l'âge de celles-ci, ainsi que des ressources disponibles et de la densité de la population échantillonnée, via la modification de la structure sociale (Harris 1979, Iossa et al. 2009). Ces influences auraient donc été capables d'induire des variations des probabilités de reproduction âge-spécifiques entre les sites d'études et les années de prélèvement, puisque que nous avons montré des variations de densités entre ces conditions.

Or, l'objectif de l'analyse était de construire un modèle démographique de l'espèce prenant en compte la variation interpopulationnelle des paramètres de reproduction et de survie. La probabilité qu'une renarde fut reproductrice l'année de sa mort correspondant à un processus de Bernoulli (succès ou échec), nous avons estimé les variations de ce paramètre à l'aide de modèle linéaire généralisé (GLM) sous la distribution Binomiale (Zuur et al. 2009). Dans un premier temps, différents modèles de variation de la probabilité de reproduction en fonction de l'âge des femelles ont été comparés suivant le critère de parcimonie d'Akaike (AIC; Burnham and Anderson 2002) : une différence attendue entre les primo-reproductrices et les plus expérimentées (Age 1 vs. Age 2+) a été mise en compétition avec deux modèles à 3 et 4 classes d'âge définies *ad hoc* à partir des données observées (Age 1, Age 2-5, Age 6+ et Age 1, Age 2, Age 3-5, Age6+), ainsi qu'avec les modèle nul, linéaire et quadratique (Tableau 16).

Tableau 16: Sélection de modèles GLM expliquant la variation de la probabilité de reproduction selon l'âge des femelles. Les différentes paramétrisations sont décrites dans le texte. K, nombre de paramètres estimés. LogLik, le logarithme de la vraisemblance. AICc, critère d'AIC corrigé pour les petits échantillons. ΔAICc , écart au meilleur modèle. AICcWt, poids respectif de chaque modèle

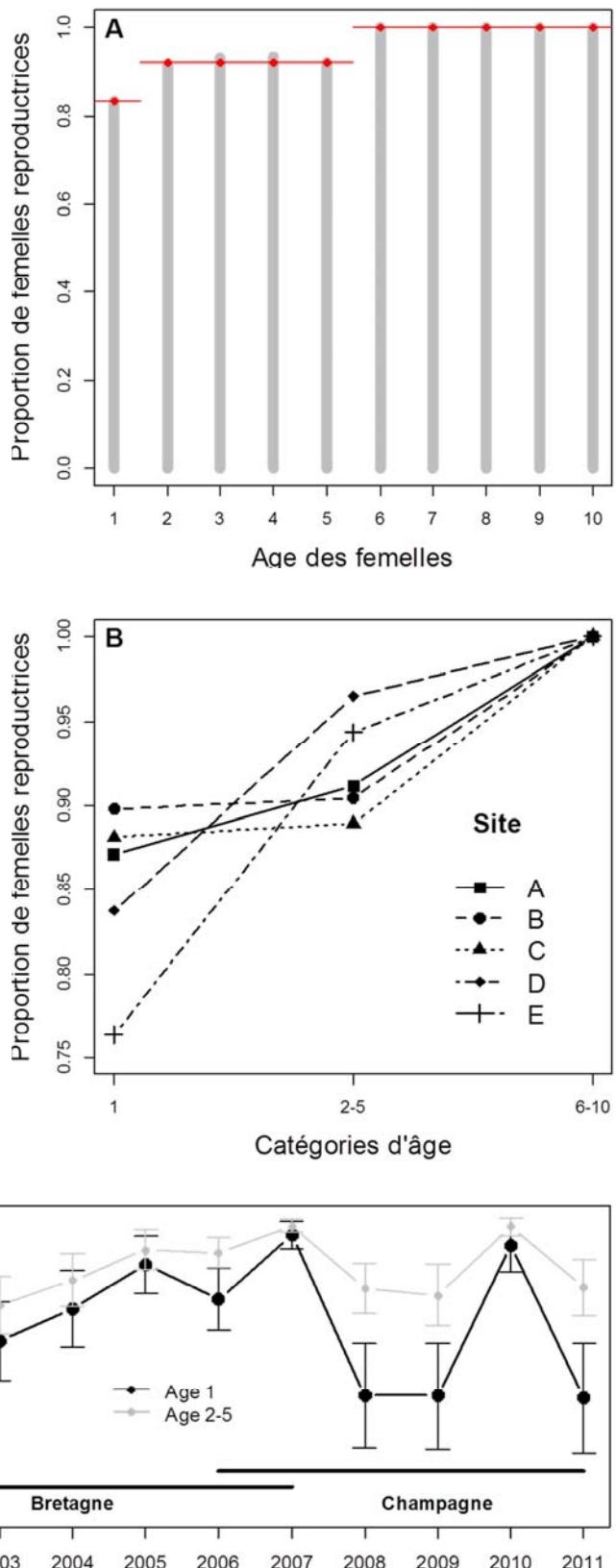
	K	LogLik	AICc	ΔAICc	AICcWt
<i>nul</i>	1	-328.11	658.22	22.74	0.00
<i>1,2+</i>	2	-318.12	640.25	4.77	0.05
<i>1,2-5,6+</i>	3	-314.73	635.48	0.00	0.53
<i>1,2,3-5,6+</i>	4	-314.56	637.16	1.68	0.23
<i>Linéaire</i>	2	-317.11	638.22	2.75	0.14
<i>Quadratique</i>	3	-317.06	640.15	4.68	0.05

Sur l'ensemble de nos sites d'études, la **proportion de femelles reproductrices (PB)** augmentait progressivement depuis une moyenne de 83% pour les primo-reproductrices jusqu'à saturer à 100% à partir de 6 ans (Figure 59.A). Les catégories d'âge *ad hoc* sont sans surprise retenu comme plus parcimonieuse, avec une préférence pour le modèle à trois classe d'âge [Age 1 ; âge 2-5 ; âge 6+] (Figure 59). Les variations interpopulationnelles et interannuelles de PB ont été calculées suivant cette catégorisation (Tableau 17 et Figure 59).

Site	Année	D	PB ₍₁₎	PB ₍₂₋₅₎	PB ₍₆₋₁₀₎
A	2002	0.85	0.89	0.95	1
	2003	0.96	0.77	0.88	1
	2004	1.00	0.82	0.91	1
	2005	1.00	0.88	0.94	1
	2006	1.09	0.87	0.94	1
	2007	1.33	0.98	0.99	1
B	2003	1.95	0.92	0.85	1
	2004	1.92	0.94	0.88	1
	2005	2.27	0.96	0.92	1
	2006	2.32	0.96	0.92	1
	2007	2.62	0.99	0.99	1
C	2003	0.94	0.74	0.87	1
	2004	0.94	0.79	0.90	1
	2005	0.85	0.86	0.93	1
	2006	1.07	0.85	0.93	1
	2007	0.81	0.98	0.99	1
D	2006	0.80	0.73	0.91	1
	2007	0.90	0.95	0.99	1
	2008	0.67	0.83	0.94	1
	2009	0.74	0.76	0.92	1
	2010	0.49	0.98	0.99	1
	2011	0.30	0.86	0.96	1
E	2006	0.69	0.64	0.88	1
	2007	0.44	0.93	0.98	1
	2008	0.34	0.76	0.93	1
	2009	0.34	0.67	0.89	1
	2010	0.38	0.97	0.99	1
	2011	0.50	0.80	0.95	1

Tableau 17: Variations de la proportion de femelles reproductrices (PB) selon les sites et les années d'étude.

Figure 59 : Représentation des variations de la proportion de femelles reproductrices selon leur âge (A), le site d'étude (B) et les années (C).



D'après les mesures précédentes, il semblait que les valeurs et les variations de PB en fonction de l'âge dépendaient de la région (Bretagne ou Champagne) et en moindre mesure du site d'étude (Figure 59.B). De plus, ce paramètre montrait de **fortes variations interannuelles** (Figure 59.C). Nous avons tenté d'expliquer et de quantifier l'étendue de ces variations par une analyse statistique.

Selon la littérature et nos observations précédentes, la proportion de femelles reproductrices dans les différentes classes d'âge peut avoir été déterminée par i) des variations spatiales de qualité moyenne de l'habitat entre sites, ii) des variations interannuelles de conditions climatiques ou de quantité de ressources, et iii) des variations de densités de renards entre populations via une modification de la structure sociale (Iossa et al. 2009). Les différences de densités ont pu elles-mêmes dépendre des variations spatiales et temporelles de qualité de l'habitat mais surtout de taux de prélèvements (Figure 60). Si elles ne s'appliquent pas sur femelles les plus âgées toujours gestantes, ces différences pourraient avoir affecté différemment les deux premières classes d'âge.

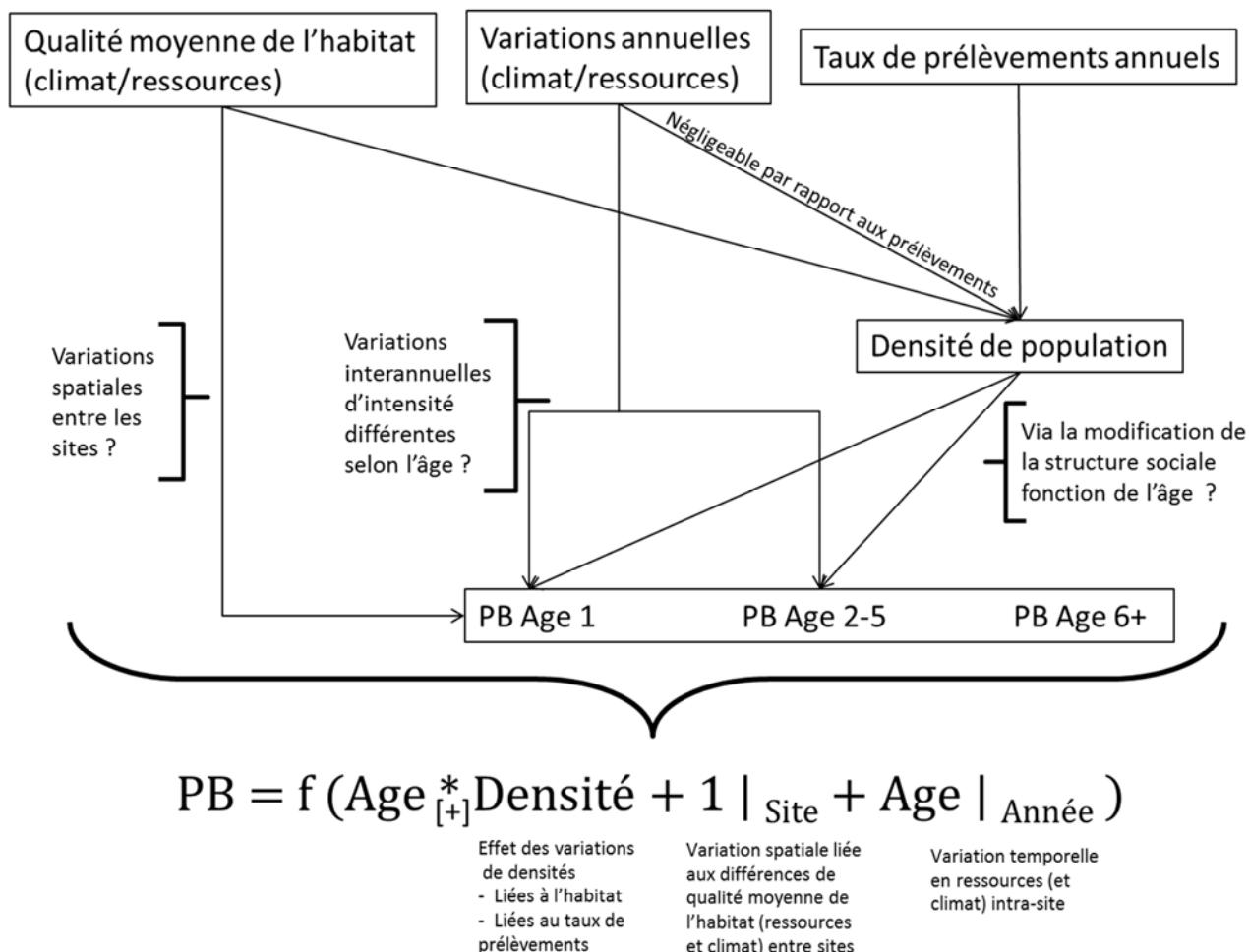


Figure 60: Etude des variations de proportion de femelles reproductrices PB en fonction de la densité de renards et des variations spatio-temporelles de qualité de l'habitat. Le schéma est une représentation graphique du texte précédent. Une traduction de ce schéma en modèle statistique est proposée en dessous. Les barres indiquent l'ajout d'un effet aléatoire sur l'ordonnée à l'origine (1) ou sur la pente d'un effet (e.g. Age). Un modèle avec un effet différent de la densité sur les deux premières classes d'âge a été comparé avec un modèle sans différences entre classes d'âge.

Tableau 18: Sélection de modèles GLMM expliquant la variation de la probabilité de reproduction selon l'âge des femelles, la densité de populations et des variations spatio-temporelles aléatoires de qualité de l'habitat. Les différentes paramétrisations sont décrites dans le texte et la figure 60. K, nombre de paramètres estimés. LogLik, le logarithme de la vraisemblance. AICc, critère d'AIC corrigé pour les petits échantillons. ΔAICc , écart au meilleur modèle. AICcWt, poids respectif de chaque modèle. Ces modèles ont été réalisé à l'aide du package R-lme4.

A. Variance des effets aléatoires	K	$1 _{\text{Année}}$	$\text{Age} _{\text{Année}}$	$1 _{\text{Site}}$	
Age*Densité + $1 _{\text{Site}} + \text{Age} _{\text{Année}}$	8	0.240	0.084	0.003	
B. Sélection des effets fixes					
Age*Densité + $1 _{\text{Site}} + \text{Age} _{\text{Année}}$	8	-300.17	616.51	0.00	0.47
Age + Densité + $1 _{\text{Site}} + \text{Age} _{\text{Année}}$	7	-303.58	621.29	4.78	0.04
Age + $1 _{\text{Site}} + \text{Age} _{\text{Année}}$	6	-306.31	624.71	8.20	0.01

Ces variations potentielles ont été étudiés à l'aide d'un modèle linéaire mixte généralisé (GLMM ; Zuur et al. 2009) permettant à la fois d'étudier l'effet de la densité de population sur la proportion de femelles reproductrices et de quantifier les variations spatio-temporelles de ce trait sous la forme d'effets aléatoires liés à l'échantillonnage arbitraire de nos différents sites d'études durant certaines années (Figure 60). Cette analyse a mis en évidence une **plus forte variance temporelle que spatiale** dans la probabilité de reproduction (Tableau 18.A). En effet, une fois tenu compte des différences de densités, les variations inter-sites visibles en figure 59.B étaient négligeable devant les variations interannuelles observées en figure 59.C. Enfin, cette analyse a confirmé un effet de la densité de population sur la proportion de femelles reproductrices (Tableau 15.B et Figure 61), mais, au contraire de ce qui était connu dans la littérature, ce trait a augmenté chez les femelles d'un an lorsque les populations se densifiaient.

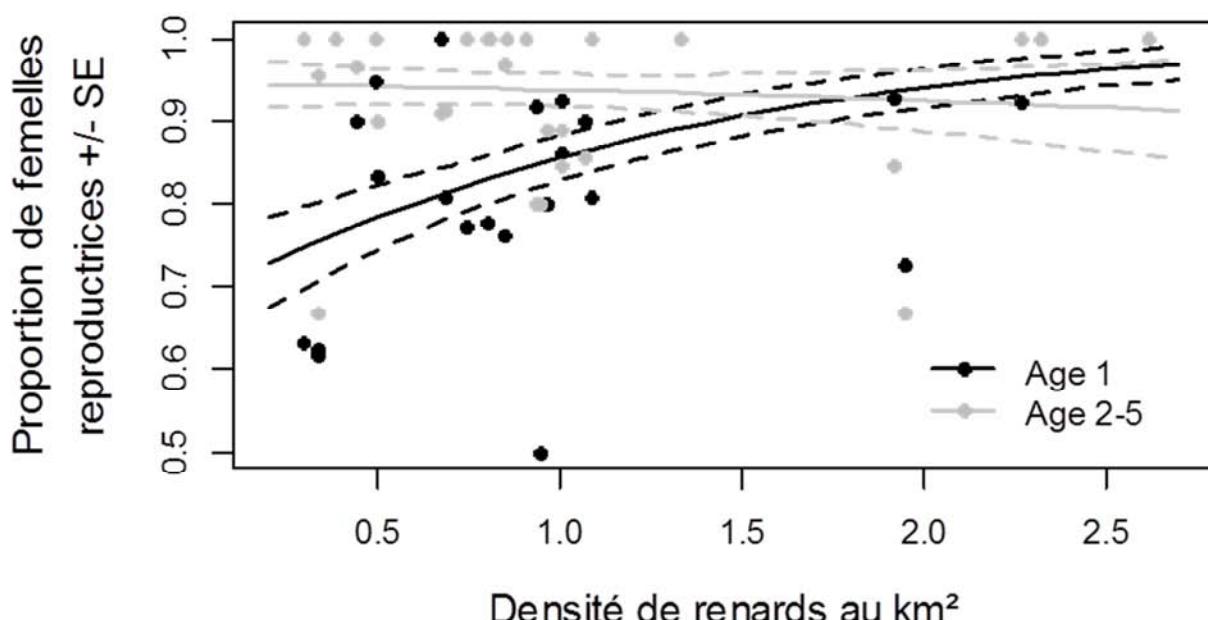


Figure 61: Effet de la densité de renards sur la proportion de femelles reproductrices. Chez les femelles d'un an, de trop faibles densités ont eu tendance à limiter leur probabilité de se reproduire. A l'inverse, la proportion de femelles reproductrices parmi les renard expérimentées était stable, voire peut-être légèrement affectée par les fortes densités de renards dans la gamme observée de nos sites d'études.

Il s'agit là d'un patron intéressant puisqu'une réduction de la probabilité de reproduction n'avait été observée que pour de fortes densités en paysage urbain (5-15 renards km⁻²; Harris and Smith 1987), en lien avec le passage du couple monogame au groupe social. Dans notre système d'étude, **l'augmentation de la probabilité de reproduction des femelles d'un an**, dans une gamme de densité allant de 0 et 2 renards / km², pourrait s'expliquer par une difficulté de trouver un partenaire disponible lorsque les densités sont trop faibles, alors que les femelles déjà expérimentées sont prioritaires. Bien que cet effet Allee potentiel ait besoin d'être validé par un échantillonnage adapté, notre analyse apporte néanmoins une conclusion claire pour la gestion des populations étudiées : à l'inverse du contexte urbain où un effort de prélèvement avait pu être compensé par une recrudescence de la reproduction à la suite de la réduction des densités (Harris and Smith 1987), **aucun phénomène compensatoire de ce type n'est attendu pour les faibles densités de renards en paysage rural**. De plus, l'effet de la densité mis en évidence par notre analyse est trop faible pour que les réductions de densités réalisées n'aient pu impacté majoritairement la reproduction.

Estimation des variations de la taille de portée

Parmi les 899 renardes échantillonnées, une mesure de la taille de portée a pu être faite pour la totalité des femelles reproductrices soit 689 individus (Tableau 19). Quand les femelles avaient été tuées encore gestantes (*i.e.* entre les mois de Février et d'Avril), le nombre d'embryons que chacune portait a pu être dénombré macroscopiquement. Pour les autres, chaque paroi utérine a été préparée par Michel Albaret et Sandrine Ruette, suivant un protocole de coloration des macrophages révélant les cicatrices placentaires actives, *i.e.* issus de la mise-bas durant l'année en cours (Ruette and Albaret 2011 pour les détails du protocole). Nous disposions ainsi d'une mesure de la taille de portée pour chaque femelle échantillonnée, soit par le proxy du nombre d'embryons, soit par le dénombrement des cicatrices placentaires actives. A partir de cette mesure, nous avons étudié les variations de la taille de portée, seconde composante de la fécondité.

Tableau 19: Synthèse de l'effort d'échantillonnage pour le suivi de la reproduction des populations de renard par analyse histologique des carcasses. Le nombre total de renardes reproductrices dont l'utérus a été récolté et analysé est noté par année pour chaque site.

Région	Site	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	Total Site	Total Région
Bretagne	A	45	32	43	48	39	14	0	0	0	0	221	370
	B		24	24	20	26	19	0	0	0	0	113	
	C		10	5	2	12	7	0	0	0	0	36	
Champagne	D	0	0	0	0	13	19	14	39	29	25	139	319
	E	0	0	0	0	49	50	46	12	7	16	180	
Total Année		45	66	72	70	139	109	60	51	36	41	689	

Au contraire de la probabilité de reproduction, la taille de portée est connue pour être moins variable selon les territoires et les années. Si l'âge des femelles est aussi déterminant, d'autres facteurs externes comme la densité de population ou les conditions environnementales ne semblent guère jouer (Ruelle and Albaret 2011, Devenish-Nelson et al. 2012 et Introduction de ce tome III). Nous avons vérifié ces éléments en estimant les variations de la taille de portée pour nos différents sites d'études. Sur l'ensemble des femelles échantillonnées, la mesure de la taille de portée était en moyenne de 4.7 embryons/cicatrices pour une variance de 2, le tout suivant une distribution d'allure normale. A cause de cette variance restreinte, nous avons choisi de modéliser la taille de portée par une distribution normale alors que la loi de Poisson est plus couramment utilisée. Un travail a montré les implications marginales de ce choix dans l'étude de la reproduction du renard (Devenish-Nelson 2012).

Dans un premier temps, différents modèles linéaires de variation de la probabilité de reproduction en fonction de l'âge des femelles ont été comparés suivant le critère AIC : une différence attendue entre les primo-reproductrices et les plus expérimentées (Age 1 vs. Age 2+) a été mise en compétition avec deux modèles à 3 et 4 classes d'âge définies *ad hoc* à partir des données observées (Age 1, Age 2-5, Age 6+ et Age 1, Age 2, Age 3-5, Age 6+), ainsi qu'avec les modèle nul, linéaire et quadratique (Tableau 20).

Tableau 20: Sélection de modèles linéaires expliquant la variation de la taille de portée selon l'âge des femelles. Les différentes paramétrisations sont décrites dans le texte. K, nombre de paramètres estimés. LogLik, le logarithme de la vraisemblance. AICc, critère d'AIC corrigé pour les petits échantillons. ΔAICc , écart au meilleur modèle. AICcWt, poids respectif de chaque modèle

	K	LogLik	AICc	ΔAICc	AICcWt
nul	1	-1212.62	2429.26	24.24	0.00
1,2+	2	-1207.19	2420.41	15.39	0.00
1,2-5,6+	3	-1202.90	2413.85	8.82	0.01
1,2,3-5,6+	4	-1200.89	2411.86	6.83	0.03
Linéaire	2	-1211.62	2429.28	24.25	0.00
Quadratique	3	-1198.49	2405.03	0.00	0.96

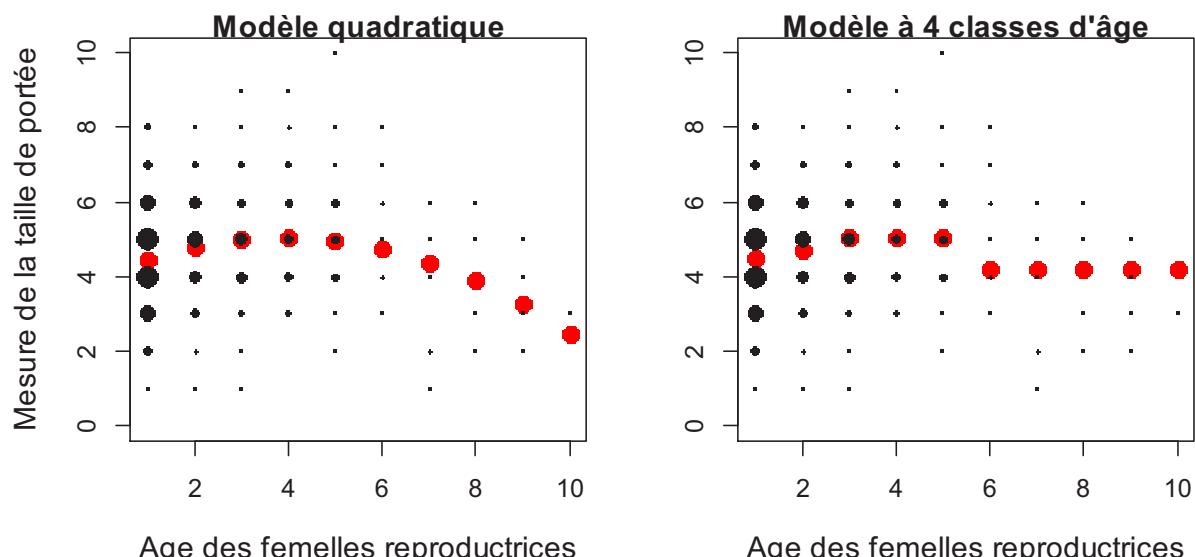


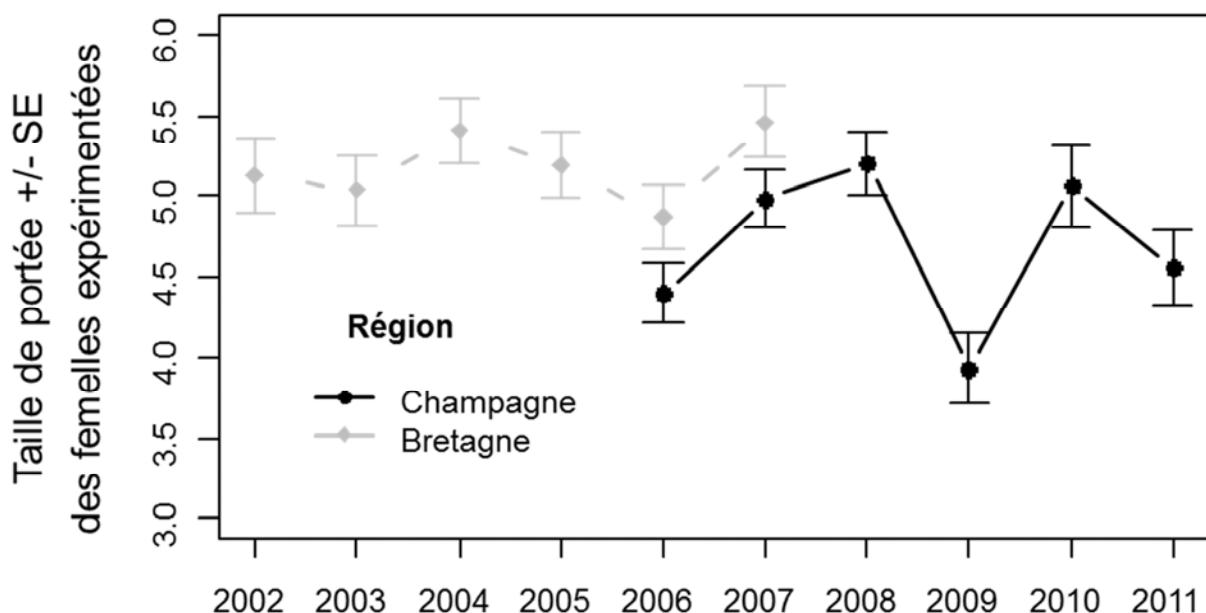
Figure 62: Variation de la taille de portée avec l'âge des femelles reproductrices. Le meilleur modèle continu est comparé au meilleur modèle discret. Les points rouges sont les prédictions moyennes de ces modèles. Les points noirs correspondent aux données récoltées. La taille de chaque point est proportionnelle à la quantité d'information.

Sur l'ensemble de femelles reproductrices échantillonnées, la mesure de la taille de portée augmentait entre 1 et 4 ans avant de diminuer pour les femelles les plus âgées, qui se trouvaient aussi être les plus rares (Figure 62). C'est le modèle continu quadratique qui expliquait au mieux ces variations. Cependant, dans l'optique de construire des modèles matricielles pour chaque site d'étude, nous avons gardé la meilleure catégorisation en âge, à savoir le modèle à 4 classes d'âge [Age 1 ; âge 2 ; âge 3-5 ; âge 6+] pour calculer les variations interpopulationnelles et interannuelles de la taille de portée (Tableau 21 et Figure 63). Prendre en compte les différences entre sites au sein d'une même région n'ajoutait pas beaucoup d'information en plus de la simple différence entre les sites bretons et champenois (voir aussi le Tableau 22). La taille de portée montrait aussi de fortes variations interannuelles dont les fluctuations rappellent celles de la probabilité de reproduction (Figure 59). Enfin ces estimations prennent en compte le léger biais issus du comptage des embryons, toujours un peu nombreux que les cicatrices placentaires du fait des résorptions embryonnaires avant la naissance.

Région	Année	D	LS ₍₁₎	LS ₍₂₎	LS ₍₃₋₅₎	LS ₍₆₋₁₀₎
Bretagne	2002	0.85	4.65	5.06	5.17	3.71
	2003	0.96	4.48	4.89	5.00	3.54
	2004	1.00	4.84	5.25	5.36	3.90
	2005	1.00	4.63	5.03	5.15	3.69
	2006	1.09	4.31	4.71	4.83	3.37
	2007	1.33	4.90	5.31	5.42	3.96
Champagne	2006	0.80	3.83	4.23	4.35	2.89
	2007	0.90	4.42	4.83	4.94	3.48
	2008	0.67	4.65	5.06	5.17	3.71
	2009	0.74	3.39	3.80	3.91	2.45
	2010	0.49	4.52	4.93	5.04	3.58
	2011	0.30	4.00	4.40	4.52	3.06

Tableau 21: Variations de la taille de portée des femelles reproductrices selon la région et les années d'étude.

Figure 63 : Représentation des variations interannuelles de la taille de portée des femelles expérimentées (Age 3-5) selon la région étudiée.



Comme tout à l'heure pour la probabilité de reproduction, nous avons tenté d'expliquer les variations de la taille de portée des femelles reproductrices par une analyse statistique. D'après la littérature, la taille de portée est réputée pour relativement peu variable entre populations et entre années, surtout en climat tempéré (Artois et al. 1982, Ruette and Albaret 2011) et même lors de fortes sécheresses en climat semi-aride (McIlroy et al. 2001). Aux plus hautes latitudes, elle pourrait cependant être sensible aux fluctuations de densités des proies principales (Englund 1970, Lindstrom 1989). Jusqu'alors, aucun effet important de la densité de population sur la taille de portée n'a été démonté, notamment comme pouvant compenser les actions de prélèvements ou de stérilisation (Harris and Smith 1987, Marlow et al. 2000). Par contre, les études se rejoignent quand l'effet majeur de l'âge des femelles qui, gagnant de l'expérience ou murissant physiologiquement, produisent plus de renardeaux (Ruette and Albaret 2011, Devenish-Nelson et al. 2012). A l'opposé, une réduction de la productivité des plus âgées n'a été détecté que par un faible nombre d'étude (*e.g.* Harris 1977, Harris and Smith 1987). Ce patron de diminution avec l'âge semble pourtant assez fort dans notre échantillon (Figure 62).

A l'image du travail précédent (Figure 60), nous avons donc étudié les variations de la taille de portée mais cette fois-ci à l'aide de modèles additifs mixtes généralisés (GAMM ; Wood 2006) permettant à la fois d'étudier l'effet non linéaire de l'âge des femelles, de vérifier l'absence d'un rétrocontrôle de la densité de population, et enfin de quantifier les variations spatio-temporelles de ce trait sous la forme d'effets aléatoires liées à l'échantillonnage arbitraire de nos différents sites d'études durant certaines années (Tableau 22). Cette analyse comprend aussi l'effet du type de mesure (embryons ou cicatrices placentaires) afin d'obtenir des estimations les plus proches possibles de la taille de portée à la naissance.

Tableau 22: Sélection de modèles GAMM expliquant la variation de la taille de portée selon l'âge des femelles, le proxy de mesure (embryons ou cicatrices placentaires), la densité de populations et des variations spatio-temporelles aléatoires de qualité de l'habitat. En A, une sélection des effets spatio-temporels aléatoires a permis de tester si l'effet de l'âge était similaire en les sites ($\text{Age}_{|\text{Site}}$), et si la variation entre sites ajoutait de l'information en plus de la variation entre les régions. En C, une sélection des effets fixes a permis de tester si un effet de la densité de renards sur la taille de portée pouvait être retenu. K, nombre de paramètres estimés. LogLik, le logarithme de la vraisemblance. AICc, critère d'AIC corrigé pour les petits échantillons. ΔAICc , écart au meilleur modèle. Ces modèles ont été réalisé à l'aide du package R-mgcv.

A. Sélection des effets aléatoires	K	LogLik	AICc	ΔAICc
Age*Type + Densité + $\text{Age}_{ \text{Site}} + 1 _{\text{Année}}$	12	-1186.12	2396.24	11.70
Age*Type + Densité + $1 _{\text{Site}} + 1 _{\text{Année}}$	10	-1186.23	2392.45	7.91
Age*Type + Densité + $1 _{\text{Région}} + 1 _{\text{Année}}$	10	-1182.27	2384.54	0.00
B. Variance des effets aléatoires	K	$1 _{\text{Année}}$	$1 _{\text{Site}}$	
Age*Type + Densité + $1 _{\text{Région}} + 1 _{\text{Année}}$	10	0.317	0.46	
C. Sélection des effets fixes	K	LogLik	AICc	ΔAICc
Age*Type + Densité + $1 _{\text{Région}} + 1 _{\text{Année}}$	10	-1179.18	2378.35	0.00
Age*Type + $1 _{\text{Région}} + 1 _{\text{Année}}$	9	-1180.50	2379.00	0.65

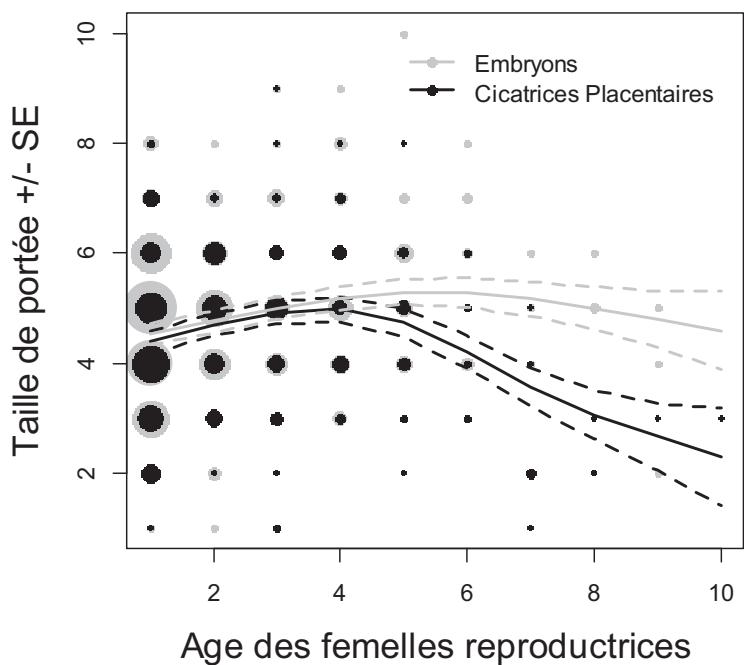


Figure 64: Prédictions du modèle GAMM sélectionné montrant les patrons de variation continue de la taille de portée en fonction de l’âge des femelles reproductrices et du type de mesure utilisé pour ce trait (embryons ou cicatrices placentaires). Les points correspondent aux données récoltées. La taille de chaque point est proportionnelle à la quantité d’information.

Un patron de senescence de reproduction chez le renard roux ?

Ce travail confirme d’abord l’immaturité physiologique des jeunes femelles par rapport aux femelles expérimentées de 3-4 ans, qui montrent les plus fortes tailles de portée (Figure 64). Ce fait était déjà bien connu (Englund 1970, Harris 1979, Lindstrom 1989, Ruette and Albaret 2011) du fait qu’un petit jeu de données suffit à détecter des différences entre les jeunes classes d’âge qui constituent la majeure partie des populations de renards (Figure 58). Mais ici, grâce un important effort d’échantillonnage combiné sur plusieurs sites, nous avons été capables de détecter un **processus de senescence sur la taille de portée**, qui s’initie dès la 5^{ème} année et affecte la reproduction au rythme d’un jeune en moins tous les deux ans (Figure 64). Cette décroissance est identifiée dans nos deux grandes régions d’échantillonnage (Effet Age|Site non retenu ; Tableau 22.A), suggérant qu’elle puisse être un processus généralisé dans les populations de renards. Cette conclusion serait cohérente avec l’observation généralisée de patrons de senescence dans les populations naturelles, quel qu’en soit leur stratégie d’histoire de vie (Jones et al. 2008b). Les paramètres de début et de taux de sénescence mesuré chez le renard correspondent d’ailleurs à ceux d’espèces à stratégies d’histoires de vie intermédiaires similaires (*e.g.* Berger et al. 2014 chez les marmottes; lire Jones et al. 2008 pour une méta-analyse).

Malgré tout, cette conclusion est à relativiser car elle provient d’une **analyse de données transversales**, *i.e.* d’individus morts à différents âges, et non de données longitudinales, qui seules prouveraient l’occurrence d’un mécanisme de senescence en suivant des individus tout au long de leur vieillissement et en tenant compte des différentes sources d’hétérogénéité (densité de population, climat, conditions à la naissance ; Gaillard et al. 1994, Reid et al. 2003, Nussey et al. 2013). Bien que notre analyse tienne compte de variations spatio-temporelles de qualité de l’habitat

et de densités, elle ne saurait s'affranchir d'hétérogénéité de pression de sélection entre individus de qualité différences (e.g. « *selective disappearance of good reproducer* »; Reid et al. 2003, Van de Pol and Verhulst 2006). Néanmoins, la chute avec l'âge de la variance du trait qui est attendue dans ces cas n'est pas détectable dans nos données. De plus, quelques études anciennes ayant révélés une senescence de reproduction à partir de données transversales ont ensuite été confirmé par des données longitudinales (Hanks 1972), laissant espérer que nos propres données transversales ne seraient peut-être pas si biaisées. Ce serait d'autant plus intéressant du fait que notre analyse suggère un **mécanisme physiologique responsable de la senescence observée**. En effet, en tenant compte du biais associé au dénombrement des embryons, nous avons mis en évidence une divergence de patrons de senescence entre la mesure des cicatrices placentaires décrite jusqu'à alors et celle du nombre d'embryons, à la réduction beaucoup plus lente (Figure 64). Cette divergence pourrait s'interpréter comme une augmentation du nombre de résorption embryonnaire, *i.e.* d'échec de développement, en lien avec le vieillissement des tissus utérins (comme observé chez l'éléphant, Hanks 1972, ou le chevreuil, Hewison and Gaillard 2001).

Effet de la densité sur la fécondité et application en gestion.

Notre analyse des variations de la taille de portée n'a pas retenu l'effet de la densité de population (Tableau 22.C). Une augmentation de 1 renard adulte au km² conduisait en moyenne à une réduction non significative d'un cinquième de renardeaux (modèle Age*Type + Densité + 1|Région + 1|Année : coefficient = -0.20 ± 0.12 ; p = 0.09). Ce résultat, conforme au reste de la littérature, suggère qu'**aucun effet compensatoire majeur n'est à attendre de la taille de portée à la suite d'une action de régulation**. Cette conclusion s'ajoute à celle précédemment explicitée sur la proportion de femelle reproductrice, pourtant estimée par la littérature comme sources potentielle d'effet compensatoire. Cependant, en ce qui concerne les **densités faibles à moyennes observés dans le paysage rural français, semblable à tout autre paysage rurale européen**, les gammes de variations **ne permettent pas d'envisager la reproduction comme un levier des populations de renard dans leur réponse dynamique aux actions de régulations**.

iii. L'estimation des taux de survie à partir des tableaux de prélèvements

Pour les mêmes raisons qu'un suivi individuel et longitudinal du succès reproducteur n'était pas envisageable pour les populations d'espèces gibiers ou régulées en particulier mammifères, les protocoles de Capture-Marquage-Recapture présentés en introduction générale et utilisés sur les rapaces dans le tome II pour estimer les taux de survie ne pouvaient être envisagés pour comprendre la réponse des populations gérées par prélèvements. La capture des mammifères carnivores (canidés, mustélidés, félidés...) est compliquée et les chances de recapture sont très maigres. En

outre, les espèces considérées nuisibles étant généralement piégées pour être détruite, demander leur relâche pour réaliser une étude est difficilement accepté. Ces contraintes n'ont certes pas empêché que des suivis télémétriques soient mis en place (*e.g.* Trewella et al. 1988, Byrom 2002, Bino et al. 2010), mais ils étaient destinés à des questions fondamentales ou à l'évaluation d'alternatives de gestion bien précises. Ces suivis intensifs et couteux ne peuvent pas être utilisés pour étudier l'état et la réponse de toutes les populations gérées pour décider des stratégies à employer.

Les méthodes d'estimation de survie à partir des données de chasse et leurs présupposées

C'est pourquoi ce sont développées précocement dans l'histoire de l'écologie appliquée à la gestion de la faune sauvage des méthodes d'estimations des taux de survie utilisant l'information présente dans les tableaux de chasse et de prélèvements (Williams et al. 2002, Skalski et al. 2005). Lorsqu'il est possible de suite de suivre, tout au long de leur vie, des individus de plusieurs cohortes par des programmes de marquage, les taux de survie peuvent être estimés via l'égalité suivante :

$$\begin{aligned} N_{i+1}(t+1) &= S_i(t) \times N_i(t) \quad \text{d'où} \quad S_i(t) = \frac{N_{i+1}(t+1)}{N_i(t)} \\ &= \frac{c_{i+1}(t+1) \times N(t+1)}{c_i(t) \times N(t)} \end{aligned} \quad \text{Equation 19}$$

Avec $N_i(t)$, le nombre d'animaux d'âge i présent à l'année t , $N(t)$, l'effectif total à l'année t

$c_i(t)$, la proportion d'animaux d'âge i dans la population $N(t)$

et $S_i(t)$, le taux de survie des individus de l'âge i à l'âge $i+1$ durant l'année t .

Or, en l'absence de programme de marquage individuel, la seule donnée disponible consiste en une « table de vie », tableau classant en fonction de leur âge les animaux prélevés sur une saison de prélèvement. L'estimation des taux de survie par analyse des fréquences d'âge en date de mort (« *age-at-death data* ») repose sur la transformation de l'équation 19 selon :

$$\hat{S}_i(t) = \frac{x_{i+1}(t+1)}{x_i(t)} = \frac{\hat{c}_{i+1}(t+1) \times N(t+1)}{\hat{c}_i(t) \times N(t)} \quad \text{Equation 20}$$

Avec $x_i(t)$, le nombre d'animaux d'âge i prélevés à l'année t .

$\hat{c}_i(t)$, la proportion d'animaux d'âge i prélevés dans la population $N(t)$

L'utilisation de l'équation 20 repose sur le fait que la structure en âge dans les prélèvements est identique à la structure en âge de la population gérée, autrement dit que les méthodes de prélèvements n'induisent pas de biais en faveur d'une classe d'âge (**Présupposé 1** : $c_i(t) = \hat{c}_i(t)$). Elle requiert aussi que la population soit stationnaire autrement dit que les autres paramètres démographiques (reproduction, émigration, immigration) n'affectent pas les estimations (**Présupposé 2** : $N(t+1)/N(t) = \lambda(t) = 1$).

De plus, dans la majorité des études, seule une année de prélèvement est disponible ou les différentes années sont regroupées si l'échantillon était trop faible chaque année. Dans ces conditions, une nouvelle approximation de l'équation X5 est : $\hat{S}_i^* = \frac{x_{i+1}(t)}{x_i(t)}$ **Equation 21**

Toujours en l'absence de biais d'échantillonnage, cette nouvelle approximation nécessite l'égalité entre $N_{i+1}(t+1)$ et $N_{i+1}(t)$. Or cette égalité n'est à son tour valable que dans deux conditions:

- $N(t+1) = N(t)$, i.e. la population est stationnaire (**Présupposé 2**)
- $c_{i+1}(t+1) = c_{i+1}(t)$; i.e. la structure en âge de la population est constante (**Présupposé 3**)

\hat{S}_i^* étant une estimation de survie invariante, les taux de survie réels peuvent dépendre de l'âge mais ne pas trop varier dans le temps pour que l'estimation soit valable (cf. **Présupposé 2**). Enfin, plus généralement, l'âge des individus doit être mesuré sans erreur (**Présupposé 4**).

C'est ainsi qu'ont été estimé l'ensemble des taux de survie du renard roux publiés dans la littérature (Harris and Smith 1987, Marlow et al. 2000, McLeod and Saunders 2001, Saunders et al. 2002, Devenish-Nelson et al. 2012). Or, cette méthode requiert de nombreux présupposés qui sont en pratique souvent violés, notamment pour les populations soumises à des actions de régulation. De plus, aujourd'hui, une estimation moyenne et invariante des taux de survie n'est plus en mesure d'améliorer notre connaissance du système, tant prendre en compte les variations spatio-temporelles des paramètres démographiques est fondamentale pour comprendre la dynamique de cette espèce plastique (Devenish-Nelson et al. 2012). C'est pourquoi notre objectif était de pouvoir **estimer l'effet de différentes intensités de prélèvements sur les variations des taux de survie**. Seulement, des alternatives méthodologiques étaient nécessaires. Si de telles alternatives existait déjà, à l'image des méthodes inverses de reconstruction de population (e.g. Gove et al. 2002, Skalski et al. 2007, Broms et al. 2010), les données supplémentaires (pression de prélèvements, mortalité naturelle estimée par télémétrie...), les présupposés tout aussi nombreux et la complexité technique qu'elles nécessitaient ont impliqué qu'elles n'aient pas été recommandées hors de situation très spécifiques (Williams et al. 2002).

Heureusement, la méthode classique d'estimation des taux de survie à partir des tableaux de prélèvements a été progressivement améliorée avec l'idée à la fois de pouvoir lever certains présupposés forts, de rendre possible la compréhension de leur variations temporelles et en même temps de permettre la sélection de l'inférence statistique la plus appropriée en fonction des données disponibles. Dans un premier temps a été proposée une méthode d'inférence par maximum de vraisemblance permettant de combiner l'information des tableaux de prélèvements avec des données indépendantes sur la dynamique de population (Udevitz and Ballachey 1998). Par cette combinaison, l'estimateur classique du taux moyen de survie par âge peut s'exprimé

$$\hat{S}_i^* = \frac{x_{i+1}(t)}{x_i(t)} \times \lambda(t) \text{ avec bien sûr } \lambda(t) = \frac{N(t+1)}{N(t)}$$

Equation 22

Par cet apport de connaissance sur le taux de croissance de la population mesuré par ailleurs, le présupposé 2 d'une population stationnaire est levé, facilitant ainsi l'utilisation de la méthode dans de nombreux contexte de gestion où les effectifs fluctuent sous l'action des prélèvements, comme dans notre cas d'étude (Figure 56). Cependant, sans la possibilité d'ajouter d'autres données sur la pression de prélèvements ou la mortalité naturelle, le présupposé 3 était toujours requis, et avec lui l'assurance que les prélèvements effectués respectaient la structure d'âge de la population et n'affectaient pas la reproduction et la dispersion... Malgré tout, cette méthode d'inférence proposait aussi un procédé de sélection de modèle permettant d'identifier le patron de variation avec l'âge le plus parcimonieux, de tronquer la classe juvénile souvent biaisée dans les prélèvements, et aussi d'estimer l'incertitude autour de l'estimation de survie (Udevitz and Ballachey 1998).

Par la suite, cette méthode s'est améliorée en incluant la possibilité d'estimer les variations temporelles de survie les plus parcimonieuses selon la quantité de prélèvements annuels quand celles est disponible (Udevitz and Gogan 2012). L'utilisateur peut ainsi identifier par sélection de modèle si son jeu de données lui permet d'estimer des tendances interannuelles, et ainsi éviter des intervalles de confiance trop grands autour de chaque estimation annuelle. Surtout, l'analyse de séries temporelles permet de lever le présupposé 3 de structure stable en âge, en reprenant l'équation 20 transformée comme suit :

$$\hat{S}_i(t) = \frac{x_{i+1}(t+1)}{x_i(t)} = \frac{\hat{c}_{i+1}(t+1)}{\hat{c}_i(t)} \times \lambda(t)$$

Equation 23

Là encore, l'ajout de l'information indépendante sur le taux de croissance annuelle permet de lever le présupposé 2. De même, une mesure de la variance est disponible pour chaque estimation, et les regroupements par classes d'âge sont aisés (Udevitz and Gogan 2012). En conclusion, ces améliorations successives permettent *a priori* une **meilleure application de l'analyse des tableaux de prélèvements à des fins de gestion**, en levant les présupposés majeurs qui étaient souvent violés et en prenant en compte l'incertitude autour des estimations de survie.

Utilisation des tableaux de prélèvements de renards pour estimer leur taux de survie

Ce sont donc ces dernières améliorations méthodologiques que nous avons utilisées pour estimer les variations spatio-temporelles des taux de survie du renard dans notre système d'étude. Bien qu'elles lèvent un certain nombre de présupposés, leur application repose toujours sur une composition des prélèvements qui respecte la structure en âge de la population.

Dans les sites bretons du protocole de suivi que nous avons analysé, différentes méthodes et calendrier de prélèvements ont générer un biais dans la structure en âge des prélèvements (Figure 65.A). Par exemple, le déterrage, consistant à déterrer les renardeaux de leur terrier pendant le mois

d'Avril, induisait des prélèvements surreprésentés en juvénile d'âge 0. A l'inverse, la chasse et le piégeage qui sont beaucoup pratiquées l'automne et l'hiver sont sous représentées en juvéniles. En conséquence, pour respecter au mieux le présupposé 1, il a été décidé d'exclure les individus d'âge 0 du tableau de prélèvements, et avec cela, les échantillons issus du déterrage.

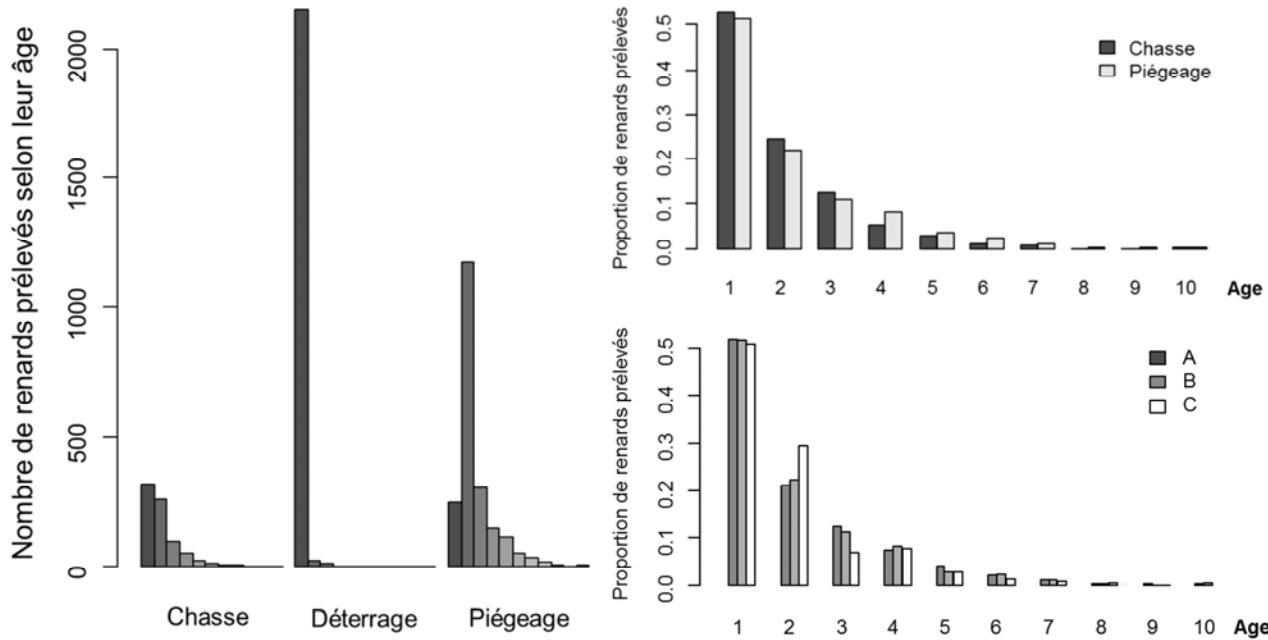


Figure 65 : Structure d'âge dans les prélèvements des sites bretons. En A, la structure en âge (de l'âge 0, barre la plus sombre à l'âge 10, barre la plus claire) est comparée entre les méthodes de prélèvements. En B, après avoir exclus le déterrage et les juvéniles, les structures d'âge de la chasse et du piégeage sont très similaires. En C, de même, la structure d'âge est équivalente entre les différents sites d'étude bretons.

Le tableau qui en résultait (Tableau 23) montrait des compositions très semblables que ce soit entre méthodes ($\chi^2=10.6$, $p=0.29$) ou entre sites ($\chi^2=17.7$, $p=0.42$, Figure 65.B&C), mais correspondant aussi aux structures d'âge connues dans la littérature puis observé ultérieurement dans nos modélisations matricielles (entre 50 et 60% de primo-reproducteurs).

Age	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
1	104	160	167	138	118	154	78
2	48	90	48	66	47	71	31
3	36	51	28	20	32	20	13
4	30	33	19	20	13	13	7
5	14	16	10	3	5	7	6
6	5	13	4	6	2	4	1
7	4	3	4	3	2	2	0
8	1	1	1	0	0	1	0
9	1	0	0	0	0	1	0
10	1	1	1	1	0	0	0
Total	244	368	282	257	219	273	136

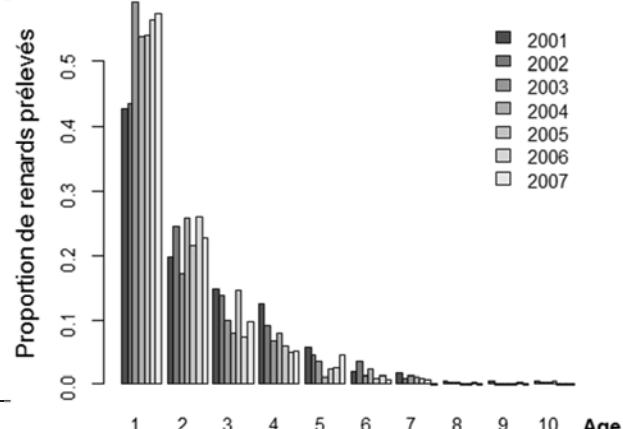


Tableau 23 et Figure 66: Variations temporelles de la structure d'âge dans les prélèvements des sites bretons. Les juvéniles d'âge 0 ont été exclus du tableau. La figure 65 représente graphiquement le Tableau 20 en proportion

Entre 2003 et 2007, lorsque les trois sites bretons étaient soumis au fort régime de prélèvements, la structure en âge de ceux-ci est restée constante [$\chi^2=21$, df=16, p=0.22]. Cependant, l'estimation des densités de renards par *Distance-Sampling* a montré que ces populations n'étaient pas restées stationnaires durant le suivi. Mais l'information alors acquise sur les taux de croissance annuel de chaque site nous a permis d'utilisé la méthode d'Udevitz et Gogan (2012).

Cette méthode permet déjà de sélectionner la catégorisation en âge la plus parcimonieuse pour étudier les variations de survies. Nous avons testé cette méthode sur l'ensemble du jeu de données des sites bretons, en mettant en compétition les catégorisations d'âge utilisées précédemment pour la reproduction ([1,2,3-5,6+ ; 1,2-5,6+ ; 1,2+,1+]) ainsi que celle souvent utilisée dans la littérature ([1,2,3+], Devenish-Nelson et al. 2012). Malgré la quantité de données disponibles, la sélection de modèle a indiqué qu'une seule classe d'âge adulte pouvait raisonnablement être estimée ainsi que ces variations au cours du suivi ($\Delta AIC > 5$ avec le modèle à deux classes d'âge). Ce résultat est cohérent avec le fait que le plus grand écart de survie est souvent observé entre la survie juvénile et la survie adulte et que les variations entre âges adultes dépendent fortement de la population étudiée (Tableau 11 et Devenish-Nelson et al. 2012 pour la revue exhaustive). En outre, cette catégorisation était *a priori* la plus pertinente pour l'application à la gestion car, autant les juvéniles peuvent être différemment ciblés que les adultes, autant il est impossible de contrôler une régulation différenciée des adultes entre eux. Nous avons donc retenu cette **unique classe adulte pour réaliser nos estimations de survie**. Pour finir, nous avons aussi vérifié que la série temporelle de survie adulte estimée à partir du jeu de données bretons n'était pas influencée par la nature de la méthode de prélèvement utilisée. A l'image des structures en âge relativement homogène, nous n'avons pas observé en moyenne de différences majeures, c'est-à-dire outrepasstant les barres d'écart type de la survie combinée (non représenté).

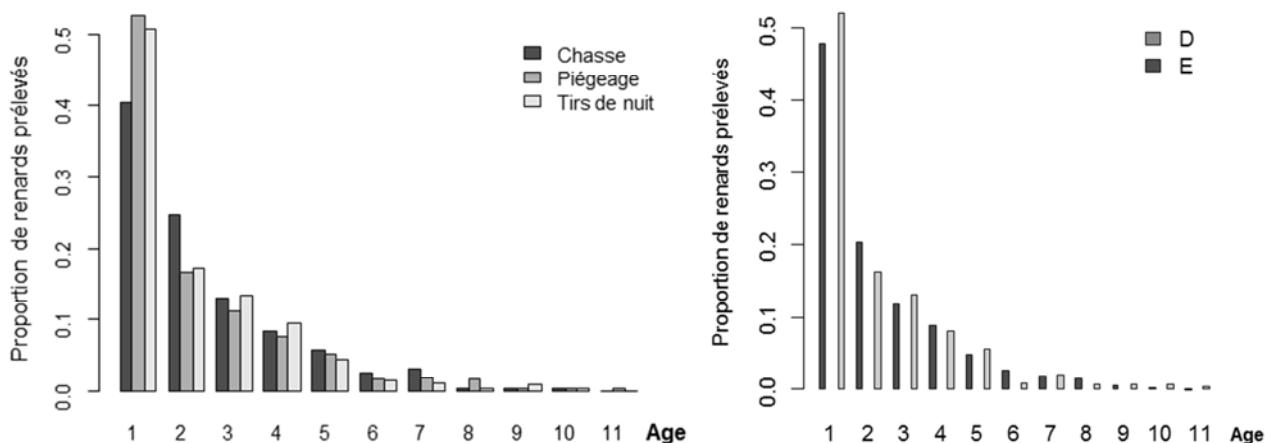
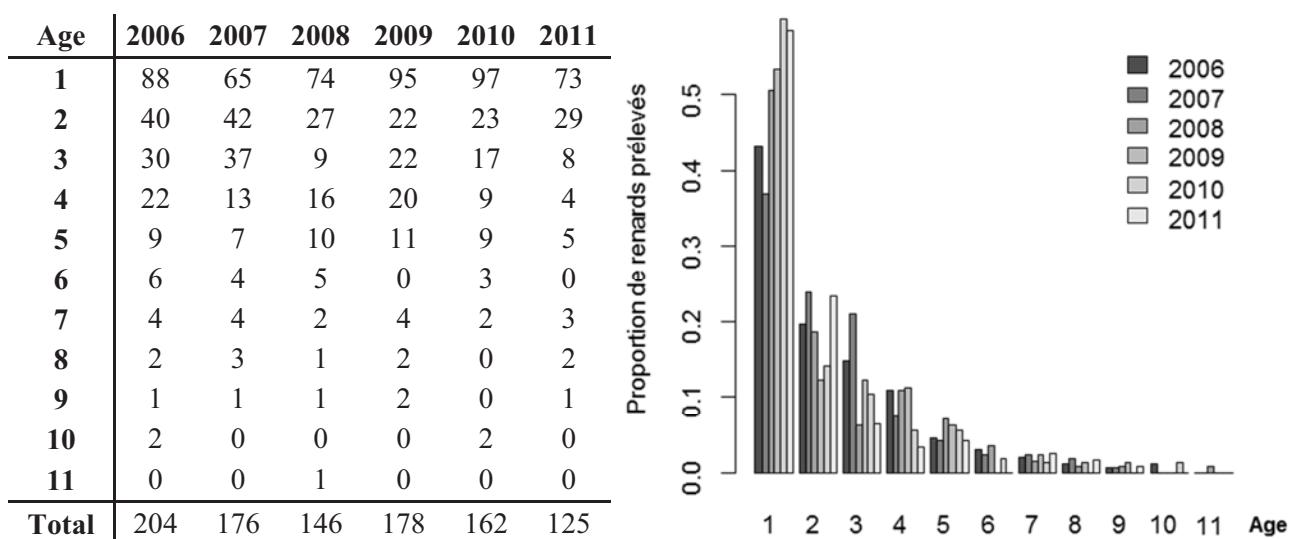


Figure 67 : Homogénéité de structure d'âge dans les prélèvements des sites champenois. A gauche, la structure en âge) est comparée entre les méthodes de prélèvements, après que le déterrage ait été exclu. A droite, la structure d'âge se trouve aussi équivalente entre les différents sites d'étude champenois.

Concernant les deux sites champenois, nous avons procédé de même en excluant les données de déterrage et la classe juvénile. Mais à la différence des sites bretons, les tirs de nuit se sont rajoutés à la chasse et au piégeage. Bien que la chasse ait sous-échantillonné les primo-reproducteurs, la structure en âge est restée similaire entre les méthodes ($\chi^2=20$, $p=0.43$; Figure 67). Les deux sites présentaient aussi la même structure d'âge ($\chi^2=1.41$, $p=0.49$).

Par contre, la structure en âge est modifiée cours du suivi ($\chi^2=77.7$, $p<0.001$; Figure 68 et Tableau 24), avec un rajeunissement progressif des populations échantillonnées, probablement due aux intenses efforts de prélèvements. Pour finir, nous avons utilisé la même catégorisation d'âge pour estimer la série temporelle de survie adulte à partir de cet autre jeu de donnée. La gamme d'incertitude dans l'estimation des survies comprenait les variations induites par les différentes méthodes de prélèvements.

Tableau 24 et Figure 68: Variations temporelles de la structure d'âge dans les prélèvements champenois. Les renardeaux nés en Avril sont juvéniles d'âge 0 jusqu'à leur 10^{ème} mois (1^{er} février de l'année n+1) lorsqu'ils deviennent mature sexuellement et passent dans la catégorie des adultes d'âge 1 entre leur 10^{ème} et 22^{ème} mois.



En conclusion pour l'ensemble des deux régions, nous n'avons pas d'éléments nous indiquant que les tableaux de prélèvements obtenues s'écarteraient de trop de la structure d'âge des populations échantillonnées, et ce malgré les différentes méthodes utilisées.

Estimation des séries temporelles de survie pour les différents sites suivis

Nous avons utilisé la méthode d'Udevitz et Godan (2012) pour estimer dans chacun des sites suivis les variations des taux de survie adulte et juvénile. Mais comment estimer ce dernier si nous avons exclus les individus d'âge 0 du tableau des prélèvements ? Nous avons utilisé les mesures de la fécondité précédemment présentées pour calculer le nombre de renardeaux qui a ou aurait été mis au monde par les femelles reproductrices de tout âge ayant intégré le tableau des prélèvements. Deux possibilités de calculs légèrement différentes étaient possibles :

$$\text{i) } x_0(t) = \sum_{i=1}^{\omega} x_i \text{femelles}(t) * LS_i(t) * PB_i(t) \quad \text{Equation 24,}$$

utilisant $x_i \text{femelles}(t)$, i.e. le nombre de femelles d'âge i tué durant l'année t

avec $LS_i(t)$, i.e. la taille de portée moyenne des femelles d'âge i à l'année t ,
et $PB_i(t)$, i.e. la proportion de femelles d'âge i reproductrices à l'année t ;
les catégories d'âge étant celles identifiées par les analyses de la reproduction.

$$\text{ii) } x_0(t) = \sum_{i=1}^{\omega} x_i(t) * 0.5 * LS_i(t) * PB_i(t) \quad \text{Equation 25,}$$

utilisant $x_i(t)$, i.e. le nombre de total de renards d'âge i tué durant l'année t , et présupposant un sexe-ratio équilibré pour en déduire le nombre de femelles présentes dans l'échantillon. Comme il était possible que de site en site et d'année en année, le sexe-ratio des prélèvements soit biaisé aléatoirement une fois dans un sens, un fois dans l'autre, nous avons choisi d'utiliser l'équation 25, après avoir pris soin de vérifier que cela ne changeait qu'à la marge les estimations de survie, de même que les prédictions démographiques qui en ont découlé.

Comme la méthode d'Udevitz et Gogan (2012) n'était pas directement implémentée dans un package R, mais seulement décrite dans un classeur Excel, je présente l'adaptation de cette feuille Excel en code R, dans le cas où de futurs utilisateurs sont intéressés par le reproduire :

```
#####
## Estimating survival rates with time series of standing age-structure data##
##### Udevitz and Gogan (2012) #####
#####

Xit # life table of standing age-structure data
nyear<- ncol(Xit)
nage<- nrow(Xit)
lambda # Independent data on growth rate variation
VarLam # Variance estimator of annual growth rate
        # See Udevitz and Gogan (2012) for more details
# Table of Cit: age structure of the data
Cit<- matrix(0, nage, nyear)
  for (t in 1:nyear) {
    for (i in 1:nage) {
      Cit[i,t]<- Xit[i,t]/sum(Xit[,t])    # Eq (2) from Udevitz 2012
    } # i } # t

### Model estimating equal survival rates for all adults: juveniles vs. adults

# Table of Sit: estimated survival rates
Sit <- matrix(0, nage, nyear-1)

for (t in 1:(nyear-1)) {
  Sit[1,t]<- Cit[2,t+1]*lambda[t]/Cit[1,t]    # Eq (6) from Udevitz 2012
  for (i in 2:(nage-1)) {
    Sit[i,t]<- sum(Cit[3:nage,t+1])*lambda[t]/sum(Cit[2:(nage-1),t])    # Eq (6)
  } # i }# t

Sit<- replace(Sit,which(is.nan(Sit)==TRUE),0) # replace impossible value by 0
Sit<- replace(Sit,which(is.infinite(Sit)==TRUE),0)

nbSit<- 2*(nyear-1) # number of survival parameters for AIC

# Matrix of variance of survival estimate
Var_Sit<- matrix(0, nage, nyear-1)
```

```

for (t in 1:(nyear-1)) { # Eq (7) from Udevitz 2012
  Var_Sit[1,t]<- (Sit[1,t]^2)*((1-Cit[1,t])/Xit[1,t]+
    (1-Cit[2,t+1])/Xit[2,t+1])+ VarLam[t]*(Cit[2,t+1]/Cit[1,t])^2
  for (i in 2:(nage-1)) {
    Var_Sit[i,t]<- (Sit[i,t]^2)*((1-sum(Cit[2:(nage-1),t]))/sum(Xit[2:(nage-1),t])
      +(1-sum(Cit[3:nage,t+1]))/sum(Xit[3:nage,t+1]))+
      VarLam[t]*(sum(Cit[3:nage,t+1])/sum(Cit[2:(nage-1),t]))^2
    } # i } # t
Var_Sit<- replace(Var_Sit,which(is.nan(Var_Sit)==TRUE),0) ##
Var_Sit<- replace(Var_Sit,which(is.infinite(Var_Sit)==TRUE),0)
SD_Sit <- sqrt(Var_Sit) # matrix of standard deviation of survival estimate

# Table of C*it for likelihood calculation Eq (15) from Udevitz 2012
Cit_exp<- matrix(0, nage, nyear-1)
for (t in 1:(nyear-1)) {
  for (i in 2:(nage-1)) {
    Cit_exp[i,t]<- ((Xit[i,t]+Xit[i+1,t+1])*sum(Xit[2:(nage-1),t]))/
      (sum(Xit[,t])*(sum(Xit[2:(nage-1),t])+sum(Xit[3:nage,t+1]))) }
  } # i } # t

Cit_exp[nage,]<-Cit[nage,1:(nyear-1)]
Cit_exp[1,]<-1-colSums(Cit_exp[2:nage,])

nbCit_exp<-length(Cit_exp) # number of C*it parameters for AIC

### Likelihood estimate for model selection from Eq (4) and (6) of Udevitz 1998
and Eq (1) and (5) from Udevitz 2012

# Derive log-likelihood(t)
p<- matrix(0, nage, nyear)
lik<- matrix(0, nage, nyear)
lik[,1]<- Xit[,1]*log(Cit_exp[,1])
for (t in 2:nyear) {
  for (i in 2:nage) {
    p4[i,t]<-Cit_exp[i-1,t-1]*Sit[i-1,t-1]/lambda[t-1]
  } # i
  p4[1,t]<-1-sum(p4[2:nage,t])
  for (i in 1:nage) {
    lik[i,t]<-Xit[i,t]*log(p4[i,t])
  } # i
} # t

lik<- replace(lik,which(is.nan(lik)==TRUE),0)
lik<- replace(lik,which(is.infinite(lik)==TRUE),0)
loglik<- colSums (lik)

# Derive factorial
fact_xit <- lfactorial(Xit)
fact_xit <- sum(fact_xit)
fact_sigma_xit <- sum(lfactorial(colSums(Xit)))

# Derive log-likelihood
loglikelihood <- fact_sigma_xit-fact_xit+sum(loglik)

# Derive AIC
AIC<- 2*(nbSit+nbCit_exp)-2*loglikelihood

## Model summary
Sit ; SD_Sit ## Survival estimate with SD
Lik ; loglik ; loglikelihood ## Likelihood of the model
nbsit ; nbCit_exp ## Number of parameters
AIC ## Akaike Information criterion of the model

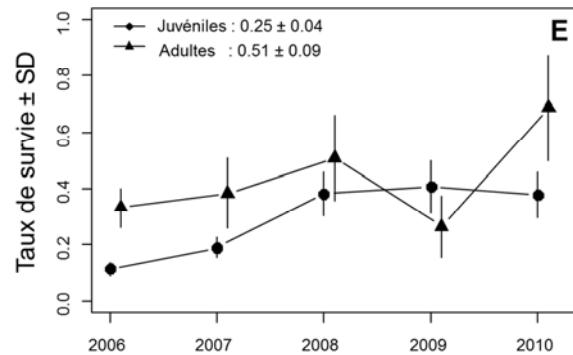
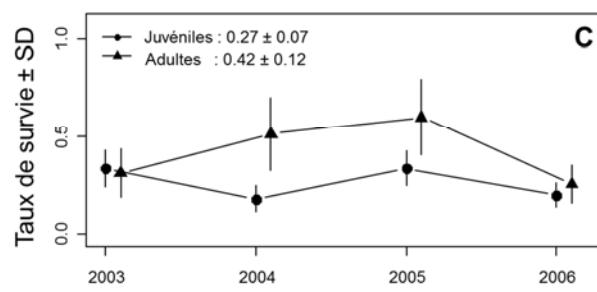
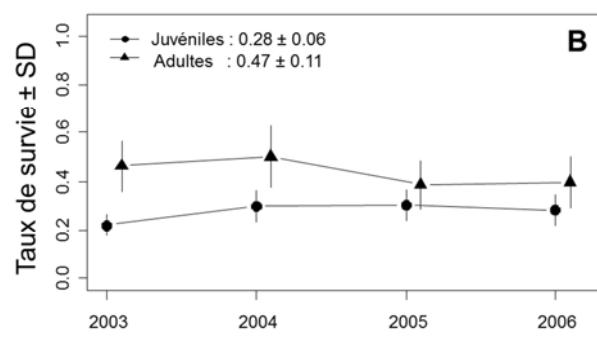
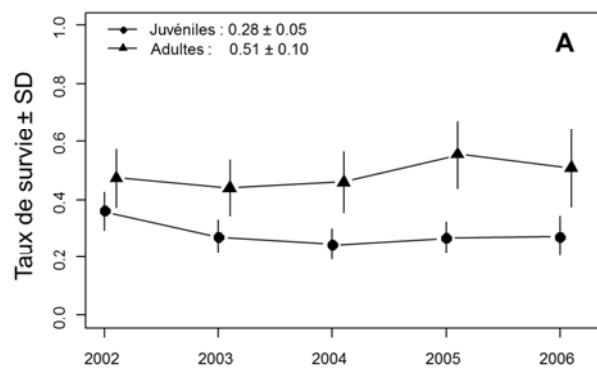
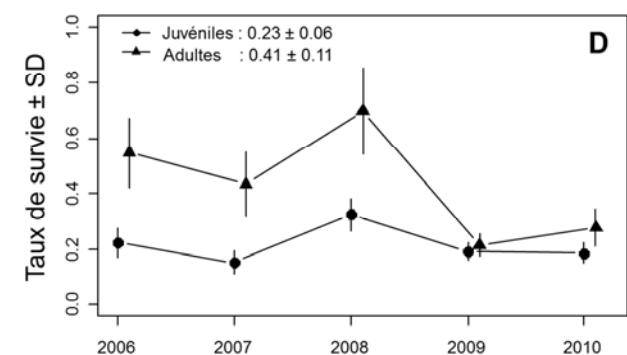
## Repeat for other models with different age classification and compare AIC

```

Les tableaux et figures suivantes présentent les variations annuelles des taux de survie du renard pour les cinq sites d'études, avec les barres d'écart-type associées.

Tableau 25 et Figure 69: Variations temporelles des taux de survie juvénile et adulte au cours du suivi des cinq sites d'étude, soumis à des efforts de prélèvements différents. Pour rappel, les juvéniles d'âge 0 sont définis comme les renardeaux nés en Avril de l'année n jusqu'à leur 10^{ème} mois (1^{er} février de l'année n+1) lorsqu'ils deviennent mature sexuellement et passent dans la catégorie des adultes. Les taux de survies moyens (modèle constant) sont aussi indiqués dans le tableau comme en haut à gauche des représentations graphiques.

Site	Année	D	$S_{(0)}$	$S_{(1+)}$
A	2002	0.85	0.36	0.47
A	2003	0.96	0.27	0.44
A	2004	1.00	0.25	0.46
A	2005	1.00	0.27	0.55
A	2006	1.09	0.27	0.51
A	Constant	1.33	0.28	0.51
B	2003	1.95	0.22	0.46
B	2004	1.92	0.30	0.50
B	2005	2.27	0.30	0.39
B	2006	2.32	0.28	0.40
B	Constant	2.62	0.28	0.47
C	2003	0.94	0.33	0.31
C	2004	0.94	0.18	0.51
C	2005	0.85	0.33	0.60
C	2006	1.07	0.20	0.25
C	Constant	0.81	0.27	0.42
D	2006	0.80	0.22	0.55
D	2007	0.90	0.15	0.43
D	2008	0.67	0.32	0.70
D	2009	0.74	0.19	0.22
D	2010	0.49	0.19	0.28
D	Constant	0.30	0.23	0.41
E	2006	0.69	0.12	0.33
E	2007	0.44	0.19	0.38
E	2008	0.34	0.38	0.51
E	2009	0.34	0.41	0.27
E	2010	0.38	0.38	0.69
E	Constant	0.50	0.25	0.51



L'effet des traitements de prélèvements intenses alternés entre D et E est visible sur les séries temporelles des taux de survie : la survie adulte chutait en 2009 quand le site D commençait à subir des prélèvements intenses, alors qu'à la même période, les survies adultes et juvéniles augmentaient avec la pression se relâchant sur le site E. A l'inverse, n'ayant pas été soumis à des variations brutales de gestion, les sites bretons montrent des taux de survie relativement peu variables. Notons néanmoins la plus faible survie adulte moyenne du site C correspondant à la seule dynamique stable sur les trois sites bretons. Enfin, les taux de survie moyens de ces populations de renards du paysage rural français ($S_0=0.262\pm0.04$; $S_1+=0.464\pm0.11$), sont largement inférieurs à la moyenne des taux de survie estimés dans les huit autres études précédemment citées ($S_0\sim0.4$; $S_1\sim0.55$; Devenish-Nelson et al. 2012). Là encore, les taux de survie relativement bas des renards de ces campagnes françaises seraient potentiellement à mettre en lien avec la faible gamme de densité que nous y avons estimée (Ruelle et al. 2003).

Au contraire des analyses statistiques qui ont été présentées sur les paramètres de la reproduction, je ne présenterai pas de résultats sur la compréhension des variations des taux de survie. En effet, il s'agissait d'une approche *ad hoc* sur les estimations de survies alors qu'une estimation de celles-ci en tenant compte de l'effet des prélèvements aurait été plus appropriée (lire Udevitz and Gogan 2012 pour les possibilités d'amélioration de sa méthode en intégrant des covariables influençant les taux de survie). Bien que la tendance générale fût à une réduction des taux de survie proportionnelle à l'effort de prélèvements, des variations importantes semblaient être générées fonction du contexte. Le chapitre suivant vise à étudier ces variations de manière plus complète que ne l'aurait fait une régression sur les taux de survies.

En conclusion, l'estimation des paramètres démographiques des populations de renards suivis laisse supposer que **les taux de survie ont été affectés par les variations de prélèvements mais qu'à l'inverse aucun effet compensatoire via l'augmentation de la reproduction suite aux réductions de densité n'a dû agir**. Afin d'aller plus loin dans notre analyse, nous avons utilisé ces paramètres démographiques estimés pour projeter rétrospectivement la dynamique de ces populations à l'aide de modèles matriciels et **quantifier les contributions effectives de ces différents paramètres dans la réponse de ces populations à la manipulation des prélèvements**.

Chapitre 2 — Application de la modélisation matricielle à la dynamique des populations de renards et à l'amélioration de leur gestion

i. Reconstruction d'une stratégie démographique intermédiaire

Le modèle matriciel adapté aux populations de renards

La construction du modèle matriciel adapté à la démographie du renard (Figure 70) est justifiée par deux contraintes bien différentes. La première est une contrainte de gestion : les comptages nocturnes de début février estimaient l'effectif de renards adultes disponibles aux prélèvements durant une année (*cf.* Figure 50). Comme ces comptages précédaient la reproduction de deux mois, ils imposaient la **construction d'un modèle dit en « pré-reproduction »** où, à la différence du modèle rapace, les jeunes de l'année ne sont pas comptabilisés dans l'effectif annuel. En conséquence, tous les renards adultes contribuent par leur reproduction à l'effectif des nouveaux adultes d'âge 1 (âgés de 10 mois en février), et le paramètre de fécondité contient non seulement les paramètres de la reproduction (proportion de femelles reproductrices PB et taille de portée LS) mais aussi le taux de survie des juvéniles d'âge 0, indiquant la probabilité que les renardeaux de l'année n survivent à leur 10 premier mois pour former l'effectif d'âge 1 à l'année n+1 (Figure 70). Il faut souligner ici, qu'en choisissant un modèle « pré-reproduction » calé pour sa pertinence en gestion, nous nous démarquions des modèles démographiques « post-reproduction » qui ont été réalisé jusqu'à maintenant sur le renard (McLeod and Saunders 2001, Devenish-Nelson et al. 2012). La différence est de taille puisque d'une part les taux de survie adultes n'intégraient pas dans notre modèle la contribution à l'effectif des jeunes d'adultes d'1 an, et que d'autre part, la survie juvénile que nous avons estimé est une survie sur les 10 premiers mois de vie des renardeaux au lieu de représenter une survie d'un an. C'est pourquoi, **les estimations de survie que nous venons de présenter ne sont en fait pas directement comparables aux estimations déjà publiées** : elles sont plus faibles, du fait du décalage de deux mois.

La deuxième contrainte de notre modèle était imposée par la **categorisation des âges** issue de notre analyse des paramètres de la reproduction. En souhaitant respecté celle-ci pour traduire les variations de la fécondité avec l'âge, nous avons dû construire un modèle à 6 classes d'âge d'un an, tout en sachant que le paramètre de probabilité de reproduction était identique pour les âges 2 à 5, que le paramètre de taille de portée était identique pour les âges 3 à 5, et que le paramètre de survie était le même pour tous ces âges adultes. Du fait de la faible représentation des individus âgés dans les prélèvements de renards, ce nombre élevé de classe d'âge paraît d'emblée superflu. Un modèle à 4 classes d'âge d'un an, comme celui des études précédentes, aurait été suffisant. Nous discuterons plus tard des raisons et implications de notre choix. Enfin, le modèle est basé uniquement sur les femelles, avec un sexe-ratio de 0.5.

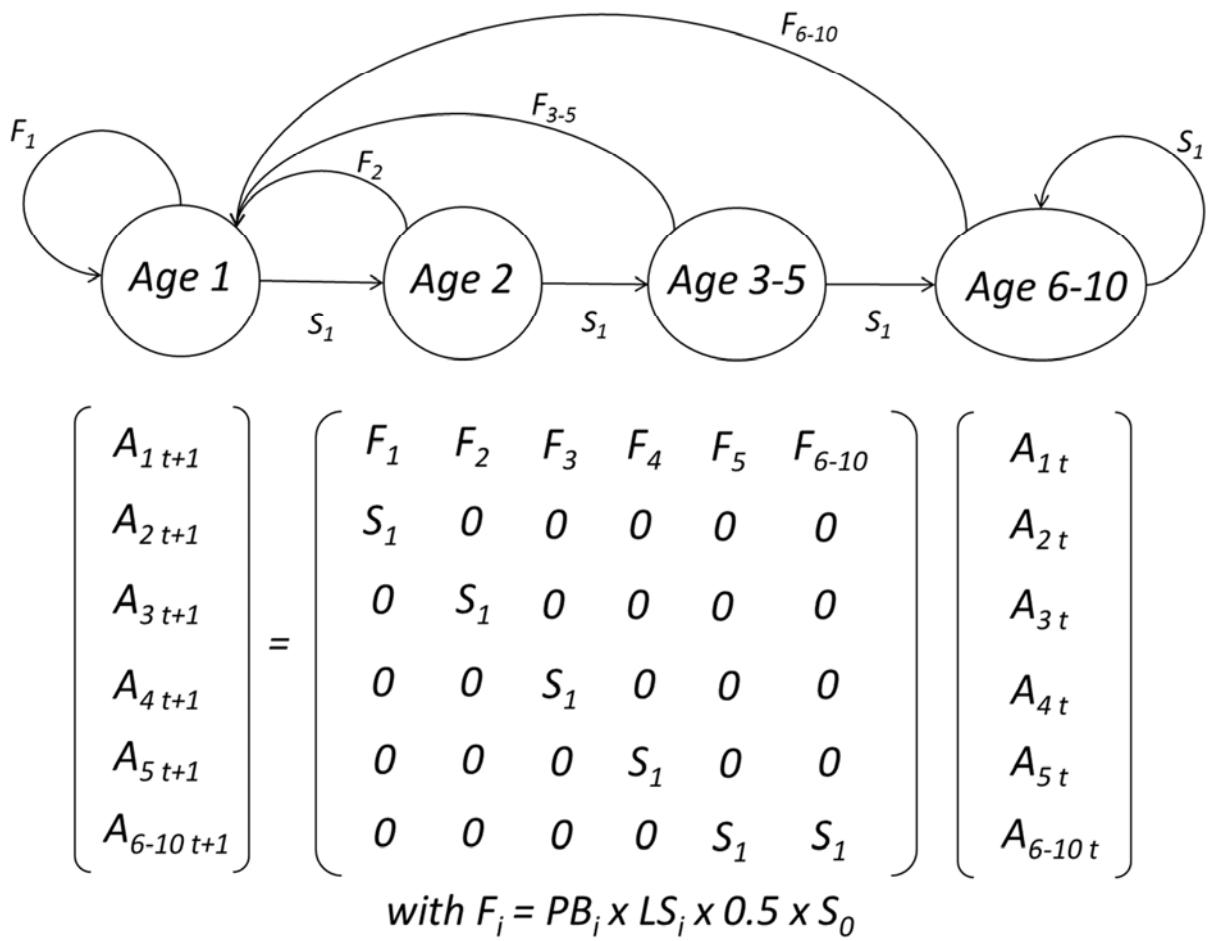


Figure 70: Cycle de vie déterminant le modèle matriciel femelle d'une population de renards roux.
 PB_i, proportion de femelles reproductrices d'âge i ; LS_i, taille de portée de ces femelles ; Si, taux de survie à l'âge i

Pour chaque site d'étude, nous avons réalisé une première projection utilisant les paramètres moyens estimés et une seconde projection utilisant les séries temporelles de ces paramètres démographiques, accompagnée de 500 projections tenant compte de l'incertitude existante autour de ces estimations annuelles en échantillonnant dans la distribution de chacune (Figure 71). Toutes ces projections consistaient en une reconstruction *a posteriori* de la dynamique des populations étudiées, observée par ailleurs grâce aux variations de densités estimées. Les projections démarraient suivant la structure stable en âge pour un effectif total initial correspondant à celui estimé par l'analyse *Distance Sampling*.

Quel que soit le site d'étude considéré, les projections démographiques réalisées à partir des paramètres estimés précédemment rendent bien compte, mais avec une incertitude importante, de la dynamique observée par les comptages nocturnes de Février (Figure 71). En vertu de ce constat, nous pouvions interpréter les analyses de sensibilités pour chacun des sites. Pour tenir compte de l'incertitude existante autour des estimations moyennes, nous avons répété le calcul des élasticités de chaque paramètre sur 1000 matrices issues d'un échantillonnage des paramètres démographiques dans leur gamme de distribution, et cela pour chaque site (Figure 72).

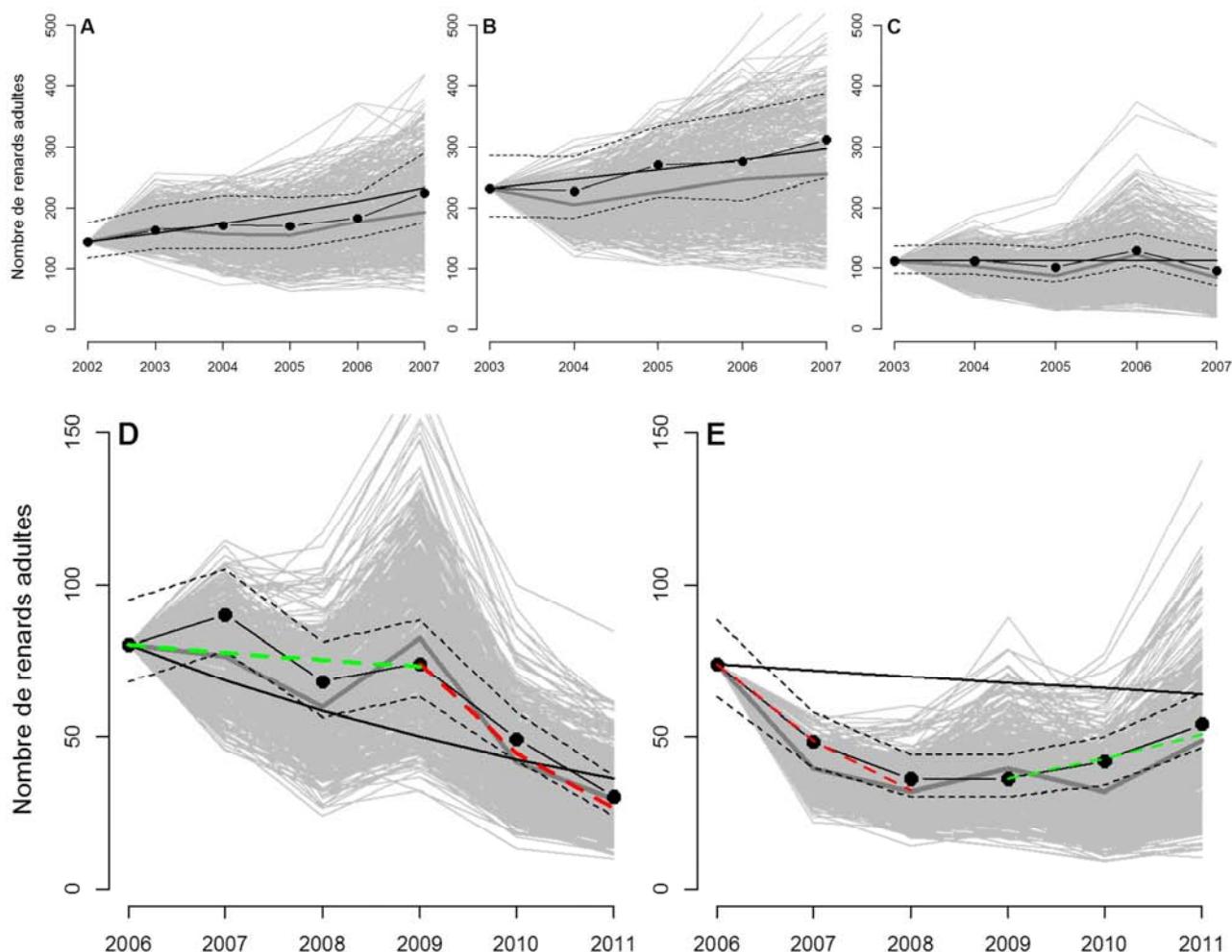


Figure 71 : Projections des dynamiques de populations de renards sur 5 sites d'étude en France. Les projections moyennes des modèles matriciels (ligne noire droite) et celles tenant compte de l'incertitude autour de l'estimation des paramètres démographiques en échantillonnant aléatoirement dans leur gamme de distribution (500 projections en ligne gris clair et leur moyenne en ligne épaisse gris foncé) sont comparées aux variations estimées par *Distance Sampling* du nombre de renards adultes. Pour les sites D et E, la ligne pointillée rouge (respectivement verte) correspond à la projection moyenne des paramètres estimés sous prélevements intenses (respectivement relâchés).

Les figures 72.A&B présentent les variations de l'élasticité, *i.e.* la contribution *a priori* des différents paramètres démographiques aux changements du taux de croissance, entre les différents sites afin d'avoir une vision global de la démographie de l'espèce. Elles montrent dans un premier temps que l'élasticité des survies adultes ou des fécondités diminuent avec le vieillissement de la classe d'âge. Seuls les renards d'1 an voir de 2 ans semblent ainsi pouvoir contribuer aux variations du taux de croissance. Comme nous l'avons dit au début de cette partie, ce résultat était attendu du fait de la structure d'âge des prélevements et avait déjà été montré par les études nous ayant précédé (McLeod and Saunders 2001, Devenish-Nelson et al. 2012). Ensuite, les profils d'élasticité apparaissent presque équivalents entre les paramètres de survie adulte et de fécondité, malgré de fortes variations pour le paramètre de fécondité des individus d'âge 1 (moyenne à 0.3 vs. 0.25 pour la survie adulte de ces mêmes individus; Figure 72.Avs.B). Ainsi, survie adulte et fécondité auraient même influence sur le taux de croissance des populations.

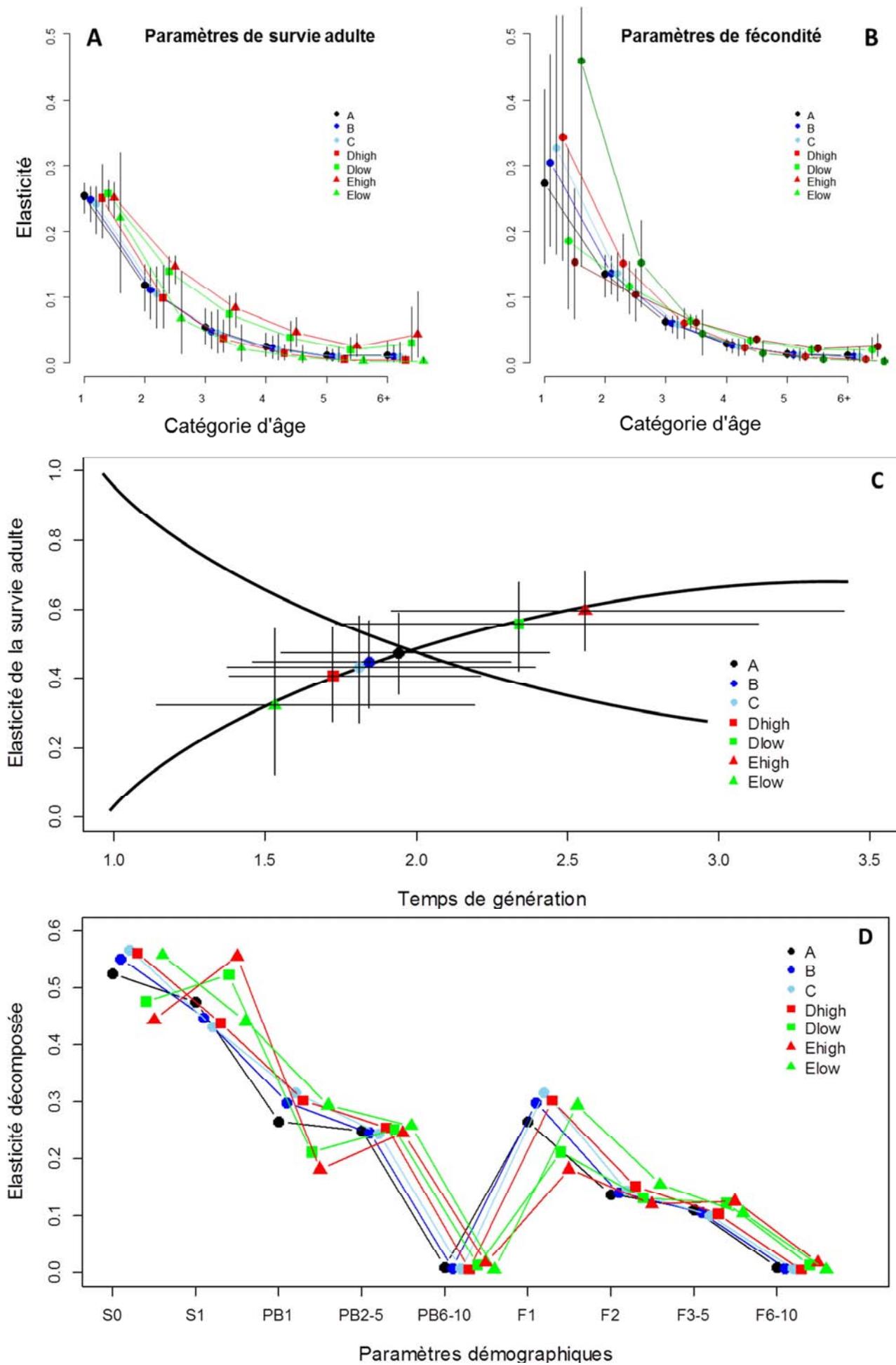


Figure 72 : Analyse de la contribution *a priori* des paramètres démographiques aux variations du taux de croissance des différentes populations de renards étudiées. En A, l'élasticité des paramètres de survie adultes (diagonale S_1 de la matrice figure 70) est représentée pour les différentes catégories d'âge du modèle matriciel. En B, il en est de même avec les paramètres de fécondité (première ligne F dans la matrice figure 70). En C, la somme des élasticités de survie adulte est représentée en fonction du temps de génération associé (calculé *sensu* Lebreton et Clobert 1991, Gaillard et al. 2005). De A à C, les barres d'erreur donnent l'intervalle de confiance à 95% des variations d'élasticités établies à partir de 1000 matrices rééchantillonnées pour chaque site. Enfin, en D, les mesures d'élasticité sont décomposées pour visualiser la contribution des différents paramètres démographiques, notamment la survie juvénile S_0 qui était inclue dans les paramètres F de fécondité de la matrice. La dynamique des sites D et E est divisée en dynamique sous prélevements intenses (high) et sous prélevements faibles (low). Le code couleur (rouge et vert) correspond à celui des graphiques 71.D&E.

En vertu de ces contributions similaires, **les populations de renards étudiées se placent en position intermédiaire dans le gradient des stratégies démographiques**, caractérisée par un temps de génération de 2 ans à la croisée de l'évolution des contributions de la survie adulte et de la fécondité (Figure 70.C ; cf. Figure 18 du tome I chapitre 3). De cette démographie intermédiaire, les études précédentes avaient conclu que, tant que l'effort était focalisé sur les jeunes adultes, survie et fécondité étaient autant à cibler en régulation, puisque les deux contribuaient à armes égales au taux de croissance (McLeod and Saunders 2001). Il était aussi connu, et la figure 72.C le montre à son tour, que cette stratégie démographique intermédiaire peut autoriser les populations de renards à réagir différemment selon les contextes, et à se positionner en conséquence de part et d'autres de la croisée des stratégies démographiques. C'est pourquoi, il fut recommandé de combiner les méthodes de gestion afin d'éviter la sélection de stratégies d'échappements.

Cependant, les précédentes études ont semble-t-il oublié que les paramètres de fécondité de la matrice (*i.e.* ceux de la première ligne ; cf. Figure 70) sont le produit des paramètres de la reproduction avec la survie juvénile. Or, lorsque les mesures de l'élasticité sont décomposées pour souligner la contribution respective des différentes composantes, il est frappant de constater la contribution majeure de la survie juvénile par rapport à celle des paramètres de reproduction que ce soit la proportion de femelles reproductrices ou la taille de portée (Figure 72.D), et ce pour toutes les populations étudiées. Ce dernier résultat change radicalement les recommandations de gestion. Dans tous les cas, c'est le taux de survie qui devrait être impacté, alors que des actions visant à réduire la fertilité des femelles reproductrices n'auraient que peu de chance d'induire de fort changement du taux de croissance (cohérent avec les conclusions de Saunders et al. 2010 sur la faible efficacité des méthodes d'immuno-contraception). Ainsi, **l'équilibre entre survie juvénile et adulte conditionnerait seul les variations démographiques entre les populations**. C'est donc apparemment uniquement à ce niveau-là qu'il serait important de balancer les efforts de gestion pour ne pas induire de stratégies d'échappement. Discutons maintenant de ce que montrent les variations inter- et intra-populationnelles sur la réponse des populations de renards aux prélevements.

ii. Une compréhension réduite de l'effet des prélèvements

Comme nous ne disposions pas d'information sur la dynamique des sites bretons avant l'augmentation de l'effort de prélèvement, c'est par l'inversion expérimentale de la période de prélèvements intenses entre les sites champenois D et E, que nous avons étudié l'effet de la régulation sur la dynamique des populations de renards. Le présupposé initial était que ces deux sites très proches devaient avoir une dynamique similaire en contexte de prélèvements classiques et devraient donc répondre de manière semblable au renforcement de l'effort de prélèvement. En particulier, nous nous attendions à observer un rajeunissement des populations, les prélèvements hivernaux d'adultes laissant plus de place aux jeunes de l'année.

Pourtant, en regardant de plus près les variations de l'élasticité des différents paramètres démographiques entre les sites D et E soumis aux prélèvements faibles ou intenses, les faits ne correspondaient pas au présupposé initial : alors que la dynamique du site E sous prélèvements intenses et du site D sous prélèvements classiques correspondaient à celles des sites bretons avec une plus forte contribution de la survie juvénile (Figure 72.D) et un temps de génération inférieur à 2 (Figure 72.C), les sites D et E en situation inversée se démarquaient du cas précédent par une plus forte contribution de la survie adulte et un temps de génération plus lent. Comment expliquer ce résultat contre-intuitif où les convergences de stratégies démographiques ne dépendent pas du traitement expérimental mais plutôt de la période de suivi (2006-2009 vs. 2009-2012), d'autant plus que les dynamiques observées étaient très contrastées entre les deux sites pour une même période ?

Etude de la contribution effective des paramètres démographiques au changement de taux de croissance influencé par le traitement expérimental : analyse LTRE

Pour répondre à cette question, tout l'avantage de la mise en place de ce protocole expérimental a été utilisé pour mesurer la contribution effective (*i.e. a posteriori*) des différents paramètres démographiques aux changements de taux de croissance, ayant été observés dans les deux sites champenois suite à l'effet du traitement de prélèvements intenses. Cette analyse, appelée **analyse de perturbation rétrospective ou « Life-table response experiment »** (LTRE ; Caswell 2001), consiste à comparer une (ou plusieurs) matrice démographique en situation de traitement expérimental avec une matrice de référence (ou contrôle). Au contraire des analyses de perturbation *a priori* (*i.e.* calcul des élasticités), il ne s'agit plus de comparer les modifications de taux de croissance imposée par de micro-variations de chaque paramètre, mais bien de calculer quels sont les changements réels de paramètres démographiques entre les deux matrices qui sont responsables du changement de taux de croissance observé. L'analyse LTRE a déjà été utilisée avec intérêt dans des contextes de gestion (e.g. Servany et al. 2011). Ici, elle constituait la principale valeur ajoutée de notre travail par rapport aux études précédentes sur la dynamique des populations de renards (cf. Introduction générale et Introduction du tome III).

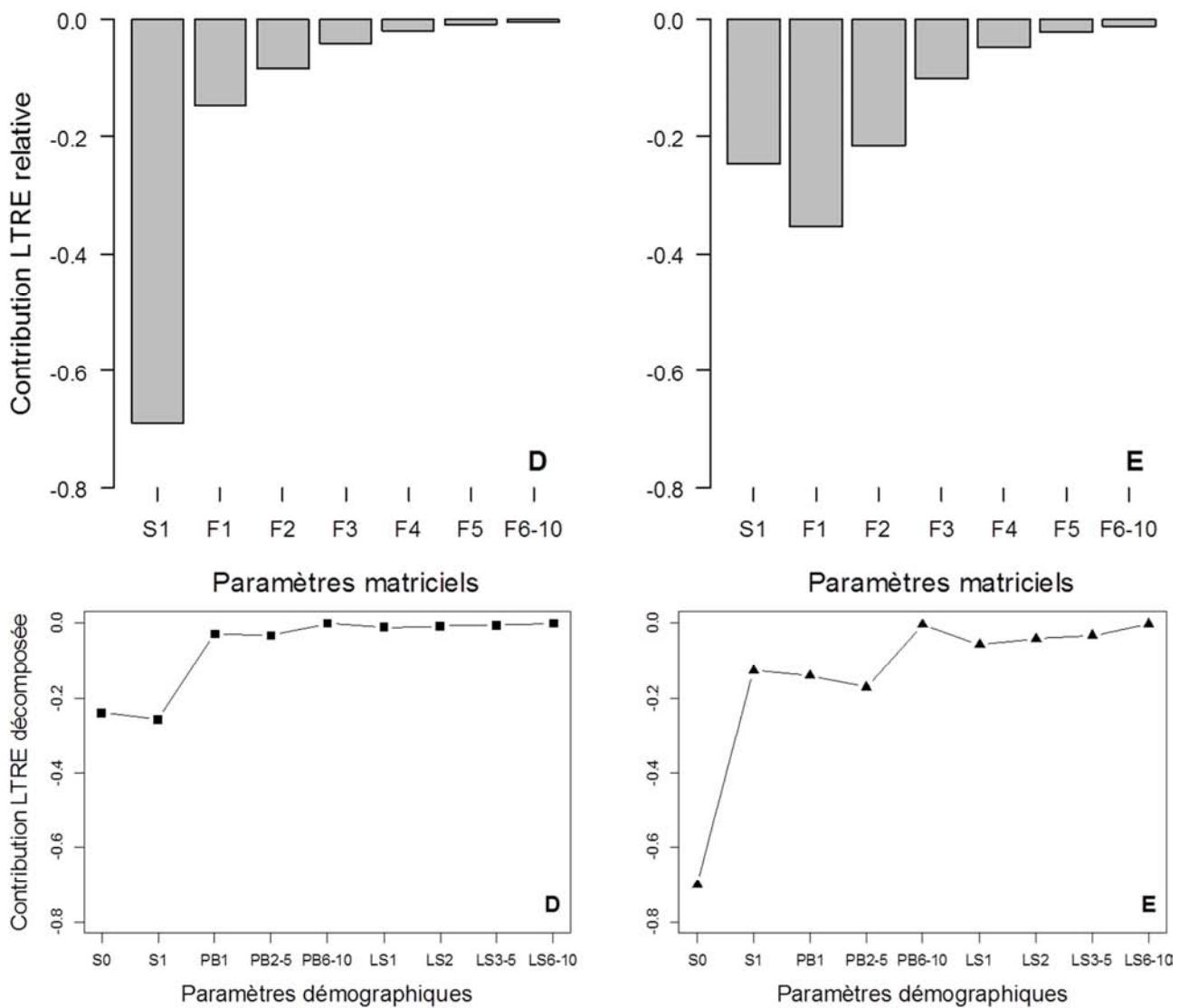


Figure 73 : Analyse de la contribution *a posteriori* (LTRE) des paramètres démographiques aux variations du taux de croissance causées par le traitement expérimental de renforcement des prélèvements sur les sites champenois D (à gauche) et E (à droite). Dans le panel du haut, la contribution est calculée pour chaque paramètres de la matrice (survie adulte S₁ et fécondité F, cf. Figure 68). Dans le panel du bas, la contribution est décomposée pour chaque paramètre démographique, permettant notamment de visualiser la contribution de la survie juvénile S₀ auparavant incluse dans les paramètres de fécondité.

La figure 73 confirme le contraste que nous sentions dans la réponse aux prélèvements des populations de renards entre les sites D et E. Alors que **le site E a été le lieu d'une contribution majoritaire de la survie juvénile** dans l'effet des prélèvements intenses, ceux-ci ont plus affecté le taux de croissance sur **le site D via la survie adulte** que la survie juvénile.

Une première explication de cette divergence de l'effet des prélèvements entre les deux sites pourrait simplement résider dans une différence de méthodes de prélèvement majoritairement appliquées dans le traitement de prélèvements intenses:

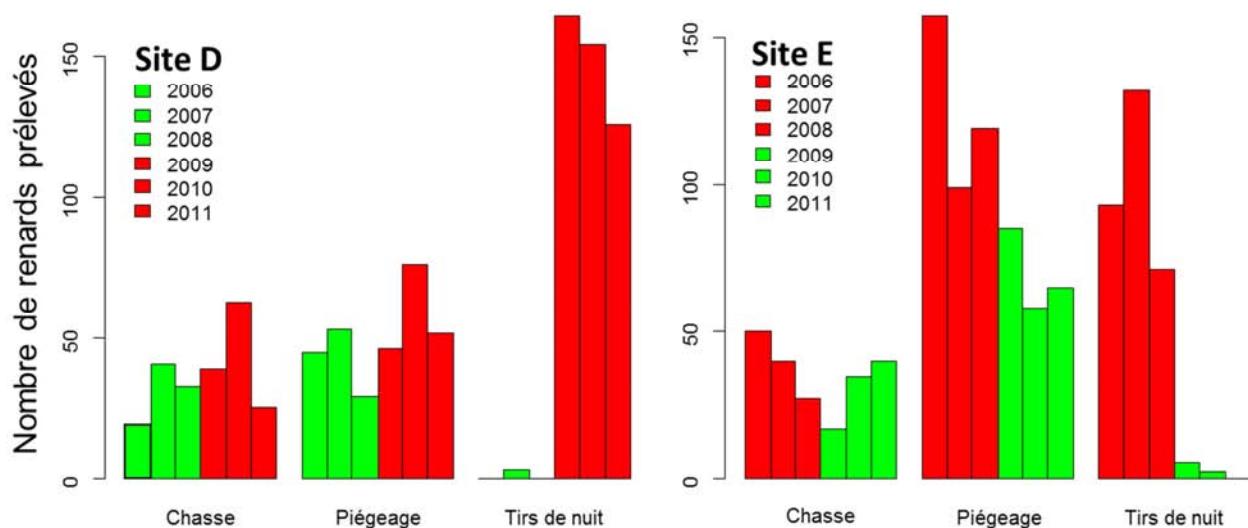


Figure 74 : Variations interannuelles de l'utilisation de différentes méthodes de prélèvements entre les sites champenois D et E. Est représenté le nombre de renards prélevés par la chasse, le piégeage et les tirs de nuit, entre 2006 et 2011, sur les sites D et E. Les années colorées en rouge correspondent au traitement de prélèvements intenses tandis que les années vertes sont caractérisées par des prélèvements classiques.

La figure 74 montre une différence significative entre les deux sites : le traitement de forts prélèvements entre 2009 et 2011 sur le site D consistait essentiellement en du tir de nuit, alors que les prélèvements intenses sur le site E étaient composés d'un tiers de piégeage supplémentaire et de deux tiers de tirs de nuit. Or la figure 75 suivante indique que les tirs de nuit prélevaient une proportion plus importante de juvénile par rapport au piégeage. Une différence de contribution entre les traitements sur les deux sites pourrait donc s'expliquer par une survie juvénile plus fortement impactée sur le site D que le site E. Malheureusement, c'est le contraire que nous venons de mettre en évidence (Figure 73). **Les prélèvements ne peuvent donc pas apporter d'explication claire.**

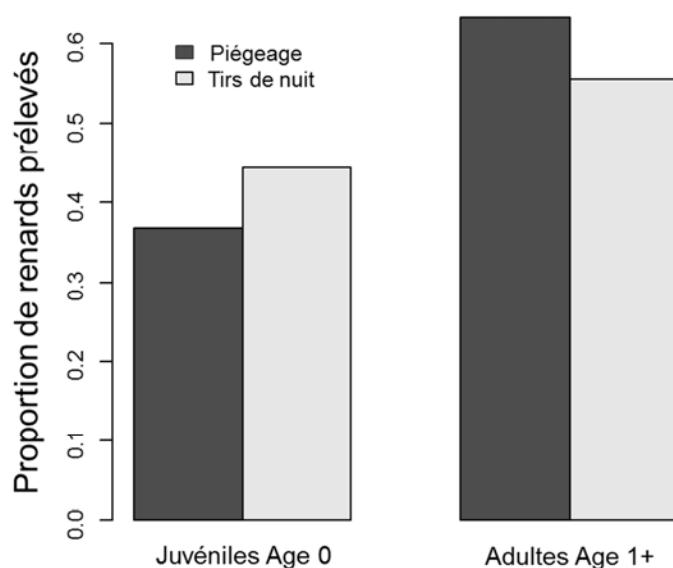


Figure 73 : Différences de structure d'âge prélevées entre la méthode du piégeage et celle des tirs de nuit. La proportion de renards juvéniles et adultes prélevés est comparée entre ces deux méthodes.

Même si cette deuxième hypothèse n'était pas attendue car les deux sites sont très proches et sensiblement équivalents, une explication de la divergence des contributions pourrait néanmoins s'expliquer par **des différences de dynamique intrinsèque** (*i.e.* en situation contrôle). Regardons pour cela les paramètres démographiques moyens estimés sur ces 2 sites :

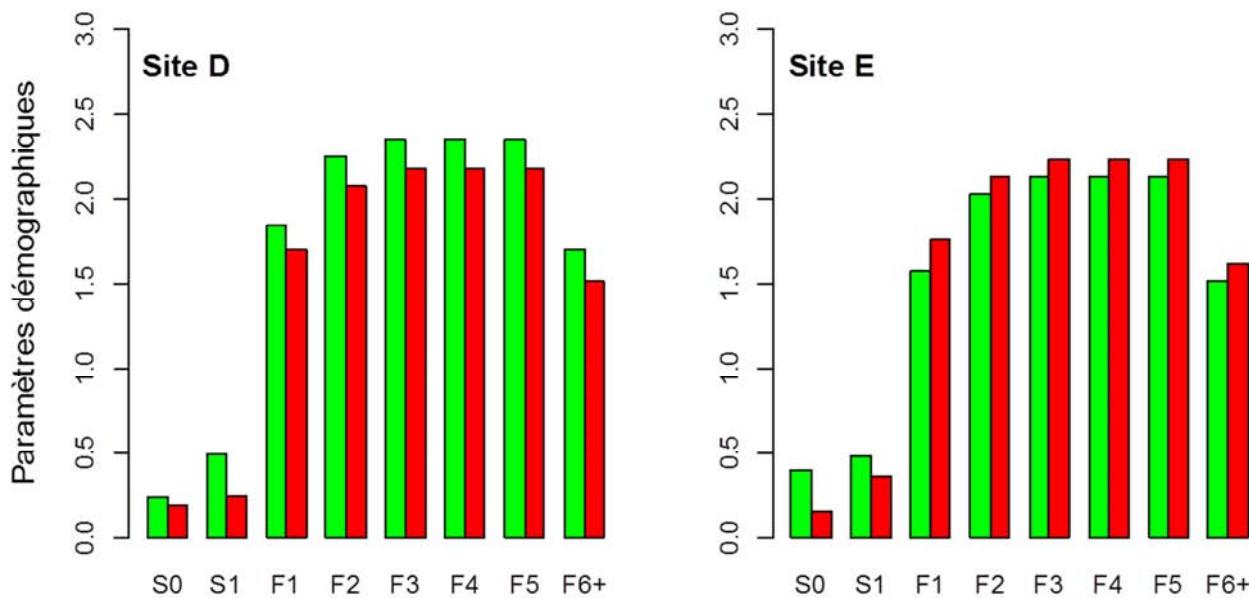


Figure 76: Paramètres démographiques moyens estimés pour chaque site champenois en période de forts prélèvements (rouge) ou en période de relâchement (vert). Pour cette figure, la survie juvénile S_0 est sortie des paramètres de fécondité de la matrice (F) qui ne comptent plus que le produit $PB*LS*0.5$

La figure 76 ci-dessus apporte un premier jalon d’explication : la différence de contribution majeure entre les sites D et E serait due à un **écart entre la survie juvénile moyenne en contexte de prélèvements faibles**, beaucoup plus élevée en E qu’en D, pour des survies adultes similaires. En conséquence, la chute des taux de survie en période de prélèvements intenses aurait été majoritairement liée aux adultes en D et liée aux juvéniles en E (Figure 77 ; cf. Figure 69).

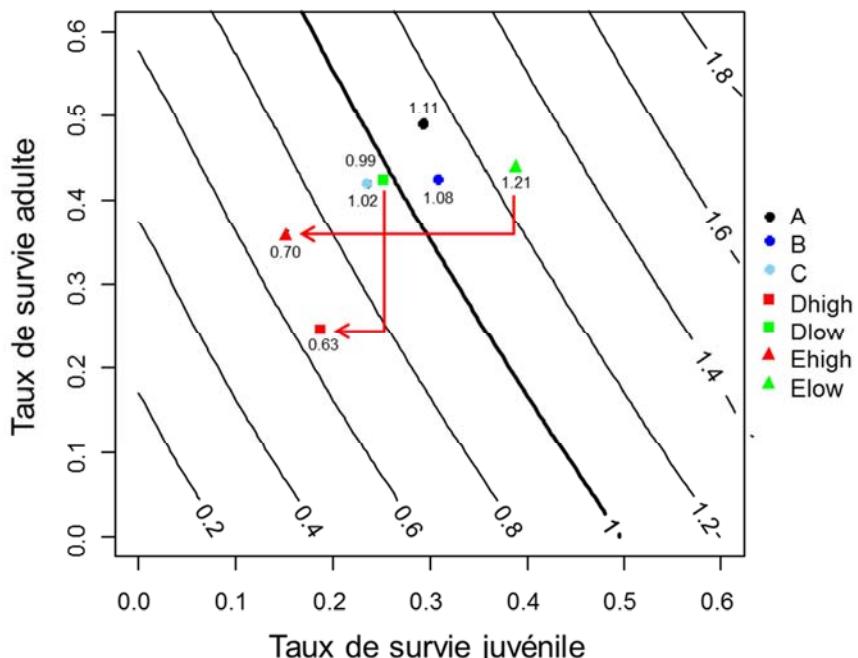


Figure 77 : Diagramme de projection du taux de croissance asymptotique en fonction de la combinaison des taux de survie des renards juvéniles et adultes, les paramètres de fécondité étant gardés constant à la moyenne des estimations sur les 5 sites d’études. Les prédictions du taux de croissance de chaque site sont déduites de la combinaison des taux de survie y étant estimé. Les valeurs à côté des symboles sont les taux de croissance moyens mesurés par *Distance-Sampling*. Elles montrent que l’estimation par site des taux de survie est suffisante pour expliquer l’essentiel de la dynamique d’une population. Enfin, les flèches soulignent la contribution majeure de la survie juvénile dans l’effet des prélèvements intenses sur la dynamique du site E, et à l’inverse la contribution plus importante de la survie adulte dans l’effet des prélèvements intenses sur la dynamique du site D.

Enfin, plus que les valeurs absolues, c'est l'écart entre survie juvénile et adulte qui aurait déterminé la structure en âge de la population : cet écart était important pour le site D en période contrôle et le site E en période traitement, il a induit une plus faible proportion de juvénile et un temps de génération plus lent (supérieur à 2 ans). A l'inverse, ce dernier était beaucoup plus rapide lorsque l'écart était faible entre survie juvénile et adulte dans les situations inverses (Figure 72.C).

Il manque malgré tout un deuxième jalon d'explication, nécessaire pour comprendre l'origine de ces différences notables de taux de survie, en particulier cette faible survie juvénile dans le site D avant que le traitement de fort prélèvement n'ait commencé. En effet, comme nous l'avons présenté, les sites champenois sont contigus et portent des habitats et des pratiques agricoles similaires. Il est donc **difficile d'expliquer ces différences de survie par des caractéristiques propres à l'habitat**. De plus, si l'analyse LTRE révèle que les prélèvements agissaient sur le taux de croissance via la réduction de la survie adulte dans un cas, et de la survie juvénile dans l'autre, nous ne sommes pas en mesure d'expliquer si des différences subtiles dans les méthodes ou le calendrier de prélèvements auraient pu générer cette divergence entre deux sites proches. En cela, le manque de contrôle dans la mise en œuvre du protocole, sur les méthodes utilisées et leur calendrier compliquent la **dissection des liens de cause à effets**. En conclusion, bien que l'ensemble de notre travail autour de la modélisation matricielle des populations de renards ait mis à jour de nouveaux éléments sur la gestion théorique de l'espèce (*i.e.* la survie juvénile est majoritairement à cibler alors qu'une réduction de la fécondité n'est pas attendue pour être efficace), il ne nous a permis d'aller plus loin ni d'établir, à l'instar du tome II, un lien clair entre une action de gestion et une variation des paramètres démographiques affectant *in fine* le taux de croissance des populations. En cela, de nouveaux protocoles expérimentaux où, en sus de l'intensité de prélèvements, la méthode utilisée (piègeage, chasse, tirs de nuit...) et leur calendrier d'application serait contrôlé sur différents sites, avec réplicas et contrôle, permettraient théoriquement d'apporter quelques réponses aux limites de notre travail. Toutefois, mon impression générale sur ce point, après avoir tritiqué des données de prélèvements en tous sens, est que **la réponse la plus pertinente aux enjeux de gestion de l'espèce ne devrait pas résider dans les méthodes utilisées**, tant leurs effets respectifs peuvent fortement varier selon les contextes (l'historique local, l'expérience de chaque acteurs, la topographie et l'environnement naturel de la zone de gestion). D'une part, il est peu probable qu'il existe une signature claire de chaque méthode, et d'autre part, il ne paraît pas correct d'imposer aux acteurs locaux une méthode de travail, et d'enrayer ainsi une démarche constructive sur l'efficacité d'une gestion par le développement de frustrations issus de contraintes externes cherchant à réguler des détails quotidiens.

iii. Les limites de l'approche mécaniste face au manque de données sur un processus démographique essentiel : l'immigration

Les processus de dispersion non pris en compte

C'est à ce moment de notre démarche d'investigation qu'il est réapparu clairement que les processus démographiques de dispersion, **émigration comme immigration**, avait été complémentairement été **mis de côté jusqu'à présent**, la faute à une modélisation matricielle qui sous-entend que les populations étudiées sont closes et que seuls survie et reproduction déterminent leur dynamique. Bien que la modélisation matricielle n'empêche en rien d'intégrer ces processus de dispersion, je discuterai plus tard des raisons potentielles qui sous-tendent leur écartement récurrent (cf. Tome IV Chapitre 1).

Pourtant, la faible efficacité des actions de régulation du renard est souvent justifiée, bien qu'avec peu de preuves empiriques, par une immigration renforcée issues des populations voisines suite aux prélèvements sur un territoire donné (*e.g.* Rushton et al. 2006, Saunders et al. 2010, Newsome et al. 2014). Les fortes capacités de dispersion de l'espèce sont souvent citées pour appuyer cet argument (Trehella et al. 1988, Gosselink et al. 2010). Dans notre système d'étude, les différents sites sont très proches au sein d'une même région, et l'intensification des prélèvements restreinte à ces sites d'études a pu générer de tels **apports d'immigrants venus des zones voisines non contrôlées**, voir même en sites. En particulier, on pourrait faire l'hypothèse que la plus faible dynamique observée dans le site C puisse s'expliquer par une immigration compensatoire affaiblie par le fait que le site C soit situé entre les sites A et B, eux aussi fortement contrôlés. De plus, et surtout, ces phénomènes de dispersion pourraient expliquer les écarts dans la réponse des sites D et E aux forts prélèvements. En effet, ces deux sites étant séparés que par la largeur de la Seine, la dynamique faiblement déclinante du site D entre 2006 et 2009 alors qu'il n'est pas sous prélèvements intenses pourrait s'expliquer par une émigration des renards présents vers le site E — et/ou une plus faible immigration en provenance du site E — subissant alors de lourdes pertes. De même, l'augmentation rapide des densités du site E entre 2009 et 2012 dès que les prélèvements se sont relâchés pourrait avoir été favorisée par un apport d'immigrants issu des zones voisines. **L'effet des processus de dispersion semble maintenant comme un nouvel élément qu'il aurait été nécessaire d'étudier.**

Un intérêt limité des estimations de survie issues des tableaux de prélèvements

S'ils n'ont pas été étudiés, c'est d'abord parce que les taux d'immigration et d'émigration sont difficiles à estimer à partir des données de suivis locales (cf. Tome I chapitre 4). Pourtant, le travail sur les rapaces montre que des alternatives sont possibles, dès que l'on repère une divergence

entre la dynamique observée et la dynamique projetée à partir des paramètres démographiques estimés localement. En fait, il est vraisemblable que la non-prise en compte systématique des taux de dispersion dans les études de dynamique des populations de renards (le travail mené jusqu'à présent, mais aussi: McLeod and Saunders 2001, Devenish-Nelson et al. 2012) s'explique par l'**utilisation des tableaux de prélèvements qui, en réalité, n'estime pas des taux de survie apparente**, comme dans les analyses de CMR (*i.e.* incluant le taux de survie réelle et le taux d'émigration permanente), **mais aussi le taux d'immigration**. En effet, puisque certains animaux prélevés peuvent être immigrants sans possibilité de les distinguer, alors les taux de survie estimés à partir des rapports d'effectif prélevé d'une classe d'âge à l'autre et d'une année à l'autre contiennent nécessairement le taux d'immigration.

Une première conséquence est que toute divergence entre la dynamique locale et la dynamique projetée ne peut être identifiée puisque les taux de survie ne contiennent pas uniquement une mesure de la démographie locale. Or, c'est souvent par la mise en évidence d'une telle divergence que le rôle de l'immigration peut être mis en évidence. Dans notre étude, le bon ajustement entre les projections démographiques et les estimations de densités nous a encouragé à continuer dans la voie d'une analyse classique de contributions *a priori* (élasticités) comme *a posteriori* (LTRE). Alors que l'immigration a pu jouer un grand rôle.

Le corollaire immédiat de ce constat est que la pertinence des recommandations de gestion qui sont issus des analyses démographiques de ce type est remise en cause. Est-ce que la suggestion de focaliser les actions de régulation sur la réduction des taux de survie via diverses méthodes de prélèvements ne serait plus valable si l'immigration avait un rôle essentiel dans la dynamique ? *A priori*, sur le terrain, il est impossible de faire la différence entre un renard local et un immigrant. De même, sur une zone géographique donnée (comme les GIC de notre étude), des mesures visant à limiter les événements de dispersion (clôtures, ceintures de piégeage...) ne paraissent pas pertinentes d'emblée. Au final, et la conclusion était similaire pour les rapaces, il est rarement possible d'influencer directement les processus de dispersion. C'est pourquoi les recommandations premières d'agir par prélèvements sont toujours les plus pertinentes. Malgré tout, il est possible que mieux étudier la réponse des populations aux prélèvements via la dispersion puisse améliorer ces recommandations de manière à ce que les pratiques de prélèvements limitent au minimum la compensation des efforts par l'immigration (cf. Chapitre 3). En attendant, n'ayant pas encore le recul suffisant pour apporter des réponses concrètes au problème que je soulève ici, un intérêt de la communauté scientifique spécialisée dans les méthodes de suivis et d'analyses des populations régulées (je pense notamment à Williams et al. 2002, Skalski et al. 2005, Sinclair et al. 2006, Udevitz and Gogan 2012) serait le bienvenu pour **remettre en perspective théorique et pratique l'utilisation des tableaux de prélèvements dans la compréhension de la dynamique de ces**

populations influencée par les processus de dispersion (en particulier, les populations de mammifères carnivores, cf. Chapitre 3). Ce questionnement nous paraît d'autant plus important que l'urgence en gestion des populations animales réside dans une utilisation optimale, c'est-à-dire à moindre cout des suivis démographiques. Or, les tableaux de prélèvements, données disponibles sans surcout majoritaire, semblent constituer la donnée idéale, dont il faudrait pouvoir extraire le maximum d'information pertinente (Udevitz and Gogan 2012).

En lien direct avec ce questionnement, je souhaiterai discuter la pertinence de la méthode proposée par les derniers auteurs choisies ici justement pour améliorer l'utilisation des tableaux de prélèvements. De ce que j'en ai compris, l'apport essentiel des tableaux de prélèvements est de pouvoir estimer les taux de survie dans la population gérée, afin de pouvoir en prédir les prochains effectifs et au final de proposer des quotas de prélèvements pour l'année à suivre, en fonction des objectifs de densités souhaités. Cet intérêt est renforcé chez le renard par notre travail de modélisation montrant que les paramètres de fécondité n'influencent que marginalement les dynamiques de populations de renards (Figure 77). En conséquence, les projections pourraient être assez précises en utilisant uniquement les tableaux de prélèvements accompagnés de paramètres de reproduction moyens issus de la littérature. Cependant, en souhaitant lever les présupposés inhérents à l'utilisation de ces tableaux de prélèvements, Udevitz et Ballachey en 1998, et Udevitz et Gogan en 2012, suggère d'utiliser une source indépendante d'estimation du taux de croissance des populations afin de réduire les biais sur les taux de survie (cf. Equation 22 et 23). Si cette idée paraissait avantageuse, elle requiert en fait un effort de suivi supplémentaire (via l'estimation de l'abondance, par exemple grâce à un protocole de *Distance-Sampling*), ce qui va à l'encontre de la volonté d'optimiser les suivis de populations. De plus, si une information est disponible directement sur les effectifs et le taux de croissance, alors il n'est plus forcément utile de vouloir analyser les tableaux de prélèvements. C'est pourquoi, en l'état actuel, l'utilisation quotidienne de cette méthode en gestion des populations me semble limitée, d'autant plus si l'on y ajoute la question de la dispersion. Et pourtant, à ma connaissance, toutes les alternatives méthodologiques existantes passent par cette utilisation similaire de différentes sources de données indépendantes, en sus des prélèvements, pour améliorer notre compréhension de la gestion.

Quelles alternatives à l'évaluation de la gestion des populations de renard ?

Avant de réfléchir sur la méthode d'analyse qui permettrait d'engranger le plus d'information à partir des prélèvements sans ajouter de travail supplémentaire, nous pouvions rechercher quelles améliorations pourraient-être apportées à la modélisation matricielle pour quantifier l'impact des variations du taux d'immigration dans la réponse des populations de renards à la gestion. Pour

rappel, nous disposions de données sur les quantités et les âges des prélèvements, mais aussi d'informations sur les performances reproductrices et enfin, l'estimation de variations d'abondance ces populations de renards au cours de la manipulation expérimentale.

En premier, nous avons évidemment pensé à adapter les **modèles intégrés de dynamique de populations dans ce contexte d'espèces régulées**. Une adaptation de ce que nous avons présenté jusqu'à présent peut être schématisée de la sorte :

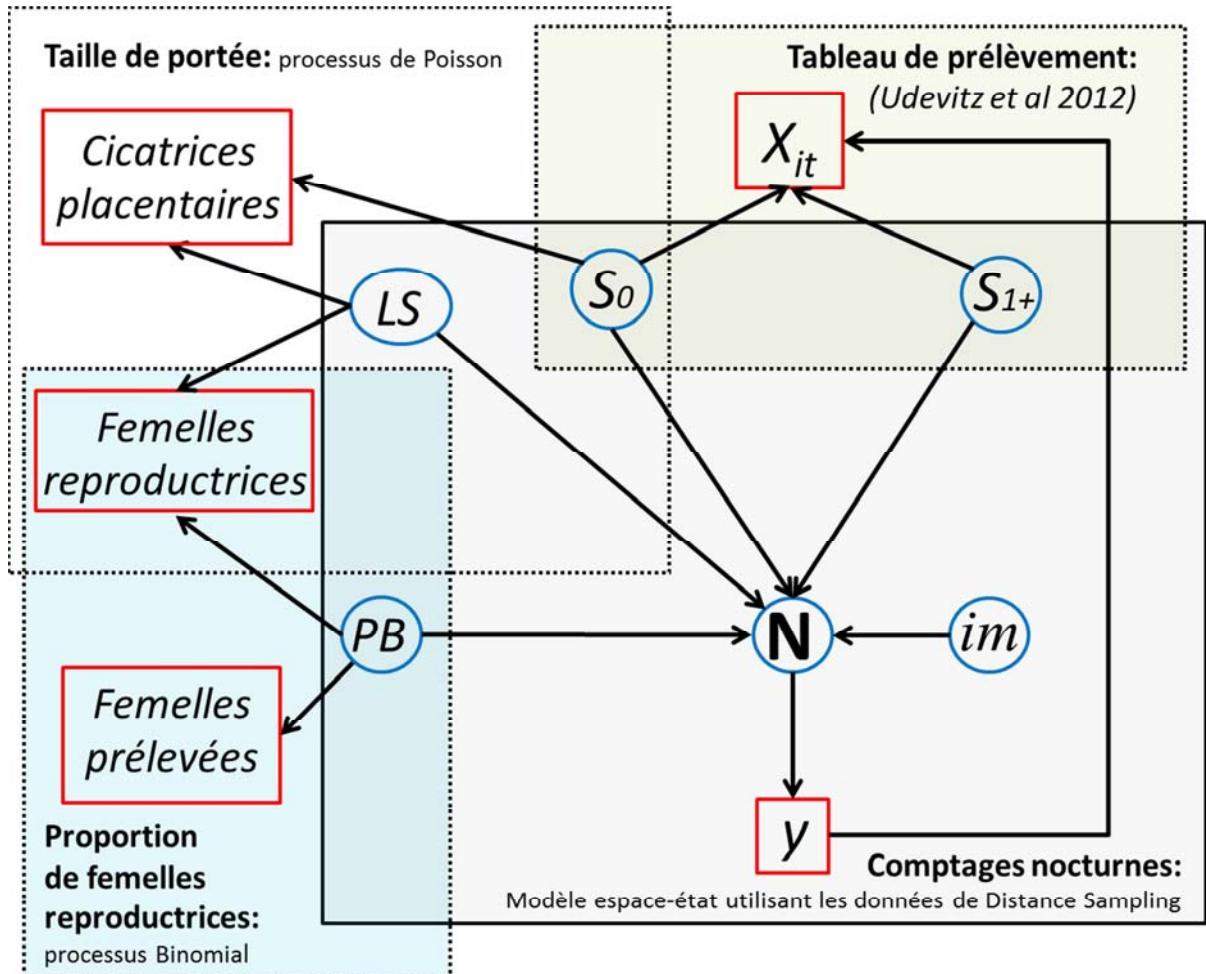


Figure 78 : Schéma d'un modèle intégré de dynamique de population de renards roux. On retrouve, central à ce schéma, la variation de l'abondance en renards adultes N , qui remplace ici, pour simplification, le modèle matriciel présenté en figure 70. Les transitions de ce modèle matriciel en termes de survie des individus sont estimées par la méthode d'Udevitz et Gogan (2012) utilisant le tableau X_{it} des prélèvements. La proportion de femelles reproductrices PB est estimée par un modèle Binomial reliant l'échantillon de femelles prélevées et la part d'entre elles ayant mis bas. La taille de portée moyenne LS de ces dernières est calculée par un modèle de Poisson reliant le nombre de portées analysées et le nombre totale de cicatrices placentaires dénombrées. Enfin, le taux d'immigrant recruté dans la population peut être estimé par la comparaison entre l'effectif estimé et l'abondance mesurée par les comptages nocturnes analyses par Distance-Sampling.

Bien qu'un tel modèle ait pu être réalisé, il n'apparaît pas pertinent en fin de compte puisque la méthode d'estimation des taux de survie ne différencie pas la survie apparente du taux d'immigration. En conséquence, toute estimation de l'immigration qui ne serait pas guidée par une décomposition rigoureuse des individus prélevés issus de la population gérée *versus* des populations voisines ne serait pas interprétable.

Pour potentiellement résoudre ce problème d'estimation du paramètre d'immigration, la seule solution que j'ai pu envisager requiert **l'estimation d'un paramètre supplémentaire**, à savoir la **survie naturelle** (*i.e.* sans prélevements) des renards juvéniles et adultes, comme référence nécessaire pour quantifier l'impact des prélevements. En effet, la figure 79 qui suit montre que s'il on fait l'hypothèse qu'il n'y a pas d'immigration pendant les périodes de gestation et de reproduction, il est possible d'estimer le taux de mortalité par prélevements sur ces périodes, connaissant le nombre de renards initialement présents grâce aux comptages, et supposant un taux de survie naturelle constant dans le temps et l'espace (car impossible d'être estimé en toute situation). Ensuite, en supposant ce taux de mortalité par prélevement comme étant similaire pendant la période de dispersion, le taux d'immigration pourrait être mesuré à partir des prélevements supplémentaires réalisés et de l'abondance finalement mesurées au comptage suivant (Figure 79). Le taux de survie naturelle par classe d'âge devrait être estimé par une méthode CMR adaptée (télémétrie, génétique après piège à poils...). Une alternative est d'utiliser des estimations de la littérature mais cela ajoute une dose supplémentaire de suppositions, pourtant déjà élevée.

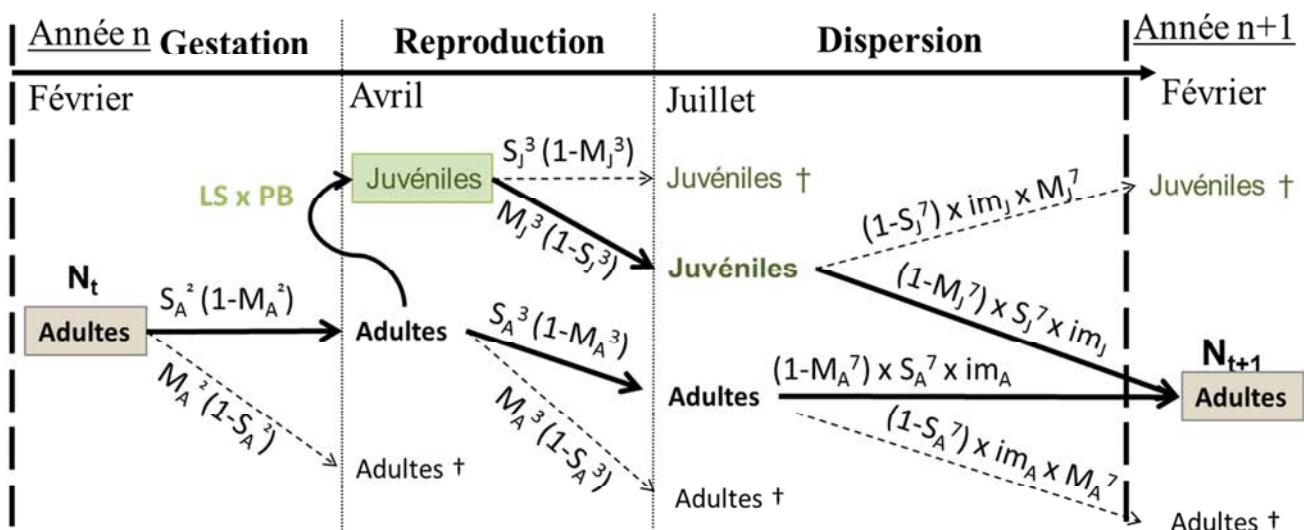


Figure 79 : Complément au modèle intégré de la figure 78 par un modèle démographique découpé en différentes périodes dans la dynamique du renard roux. L'idée générale du modèle est décrite dans le texte précédent. Seules les notations sont précisées : $S_{A/J}$: probabilité de survie naturelle mensuelle; $M_{A/J}$: taux de mortalité lié aux prélevements mensuels et $im_{A/J}$: taux d'immigration annuel. Pour simplifier, im_A pourrait être fixé à une certaine proportion de im_J (cf. Trewella et al. 1988). Comme dans l'IPM de la figure 78, les comptages nocturnes permettent d'estimer l'effectif de renards adultes à chaque début d'année (N_t et N_{t+1}), et les analyses de reproduction donnent les paramètres LS , la taille de portée et PB , la proportion de femelles reproductrices. Les croix indiquent le dénombrement des prélevements pour chaque classe d'âge.

Par exemple, nous aurions pu utiliser un suivi télémétrique réalisé pendant 3 ans à partir de 1989, sur 19 individus (13 femelles et 6 males, déjà adultes pour l'essentiel lors de la capture) au sein d'une zone sans prélevement, un arboretum de 230 ha situé dans les Yvelines, à une latitude et un climat relativement similaire à nos sites d'études (P. Stahl, ONCFS, données non publiées). L'analyse de ce suivi à l'aide d'un modèle CJS, tenant en compte de l'hétérogénéité temporelle

dans les contrôles mensuels, aboutit à une estimation moyenne de survie naturelle mensuelle à 0.971 ± 0.008 , soit d'environ 0.70 sur un an. Cette estimation pourrait être utilisée dans le modèle proposé figure 79, en faisait un certain nombre d'hypothèse. Cependant, ce modèle intégré décomposé en période de gestion n'a pas été encore été testé, faute d'une réelle réflexion sur son apport par rapport aux forts présupposés qu'il nécessite.

Toujours est-il qu'il semble qu'une amélioration de l'approche mécaniste via l'estimation des paramètres démographiques et une modélisation multidimensionnelle (*i.e.* matricielle) ne saurait que nécessiter des données supplémentaires, que ce soit sur la survie naturelle ou l'immigration. Dans la même idée, et même si je n'ai pas étudié ces approches alternatives, les méthodes de reconstruction de population à partir des tableaux de prélèvements, qui se sont largement améliorées ces derniers années en lien avec le développement de l'intégration des sources de données, semblent elle aussi nécessiter des informations supplémentaires comme les suivis télémétriques, les comptages d'effectifs, et le recensement de la pression de prélèvements (Gove et al. 2002, Skalski et al. 2007, Broms et al. 2010). Or, du fait de la plasticité démographique de l'espèce, de la difficulté d'avoir des données précises et suffisantes, et de l'urgence qu'il y a à améliorer l'efficacité de gestion dans un contexte de ressources limitées, je pense que la priorité n'est pas à la recherche des mécanismes démographiques, qu'il serait difficile d'appréhender sans suivis beaucoup plus lourds. Au contraire, des messages simples et généraux et des recommandations pratiques issues d'une évaluation même grossière de l'impact des prélèvements sur le taux de croissance sont attendus par les acteurs de la gestion de l'espèce.

Vers une approche phénoménologique ?

L'approche phénoménologique est apparue comme la réponse la plus évidente à cette attente. En effet, en étudiant directement l'effet des prélèvements sur le taux de croissance observés des populations gérées, cette approche semblait à même de remplir les objectifs initiaux de la mise en œuvre du protocole de suivi, rappelés ci-dessous :

- Les prélèvements sont-ils en mesure de contrôler réellement les densités de renards ?
- Si oui, dans quels contextes ?
- Existe-t-il des possibilités d'améliorer l'effet des prélèvements dans les contextes où ils fonctionnent déjà puis d'étendre ces pratiques aux situations dans lesquelles ils sont inopérants ?

En conclusion, toutes les limites que nous avons énumérées quant à l'utilisation d'une approche mécaniste pour expliquer l'effet des prélèvements sur les populations de renards nous ont incités à **changer d'approche** et à tenter de répondre à ces enjeux de gestion par une **analyse phénoménologique s'intéressant directement aux variations des taux de croissances**, sans passer, ou presque, par la compréhension des mécanismes démographiques...

Chapitre 3 — Evaluation des stratégies de régulation du renard roux confrontées à une forte immigration compensatoire

Ce chapitre apporte quelques réponses aux questions venant d'être posées. Il est constitué d'un article que nous avons publié dans la revue *Journal of Wildlife Management* du mois de février (Lieury et al. 2015). Pour ne pas gâcher l'effort de synthèse et de clarté qui a été fait au cours de la rédaction et du processus de relecture de cet article, je le transpose directement dans ce manuscrit, en anglais. Je tiens néanmoins à m'excuser de cette transposition directe puisqu'une réécriture en français aurait été l'occasion d'un travail de clarification auprès d'un public plus large, notamment gestionnaire, travail qu'il est prévu de réaliser prochainement pour une publication dans la revue *Faune Sauvage* de l'ONCFS. Quelques réaménagements par rapport à la version originale (disponible en Annexe 4) ont néanmoins été réalisés pour éliminer des redondances avec les parties précédentes, ou pour préciser certains éléments pas assez développé dans l'article.

Compensatory Immigration Challenges Predator Control: an Experimental Evidence-Based Approach Improves Management by N. Lieury, S. Ruette, S. Devillard, M. Albaret, F. Drouyer, B. Baudoux, and A. Millon.

Abstract Attempts to control predator numbers through spatially restricted culling typically faces a compensation process via immigration from surrounding source populations. To extend control effort to avoid this issue is in most instances impractical, both logistically and financially. Evidence-based strategy is therefore required to improve management practices. In close collaboration with local managers and hunters, we manipulated culling effort on red fox (*Vulpes vulpes*) over 5–6 years in 5 areas measuring $246 \pm 53 \text{ km}^2$. We estimated fox density in late February each year by spotlight counts with distance sampling and estimated reproductive performance by post-mortem examination of culled foxes. We then used mixed modeling to assess how culling rate (defined as foxes killed/foxes available) affected fox population growth from year to year, accounting for compensatory feedbacks. We found a strong compensatory density feedback acting through immigration, allowing red fox populations to resist high culling rates. Culling appeared ineffective at reducing late winter densities to below 25–32% of the estimated carrying capacity. On average, an annual culling rate equivalent to about 45% of the pre-breeding population was required to maintain density at 1 fox/km², given a carrying capacity of 1.5 foxes/km², although there was considerable variation among sites. The required culling rate dropped to 25% if the culling could be performed during winter, after the fox dispersal period. In contrast, culling during the pre-dispersal breeding period was totally compensated for through immigration by the following February. Concentrating culling during the winter could improve the ability of practitioners to

control year-to-year trends in fox numbers, taking into account site-specific carrying capacity. A winter strategy would also reduce the number of animals killed and hence the ethical and logistical costs of fox control, given limited financial and human resources. Our study illustrates how collaboration between local practitioners and scientists can make large-scale replicated management experiments achievable, leading to mutually approved guidelines.

i. Introduction : Les mécanismes de compensation démographiques

Compensatory density feedback is the positive response of population growth to density reduction (*cf.* Introduction). This process is a cornerstone in both theoretical and applied population ecology (Herrando-Pérez et al. 2012a). In a management context, it renders the harvest of wildlife resources sustainable (Skalski et al. 2005). However, it also challenges the management of species considered as over-abundant, impairing the reduction of their impact on human activity (e.g., livestock farming, game hunting; Baker et al. 2007). The control of predators, alien or native, has recently become a popular tool for favoring species of conservation concern (Goodrich and Buskirk 1995). In the field however, practitioners often fail to reduce density, and the culling of a large number of individuals raises animal welfare concern (Baker et al. 2007).

The aggregated response of population growth rate to variation in density (ensemble density feedback; *sensu* Herrando-Pérez et al. 2012) is achieved through demographic rates such as survival and recruitment (*i.e.*, component density feedbacks). However, compensatory survival has not been generally supported by evidence (e.g., Schaub & Lebreton 2004, Cooley et al. 2009 and Servany et al. 2010, but revealed in Burnham & Anderson 1984, Bartmann et al. 1992; see Lebreton 2005 for theoretical perspectives). Likewise, enhanced recruitment has been demonstrated under long-term selective pressures (e.g., Servany et al. 2011) but rarely for annual compensation (example in Byrom 2002). Moreover, the strength of component density feedbacks is only weakly related to the strength of the ensemble density feedbacks measured in bird and mammal populations (Herrando-Pérez et al. 2012a). This mismatch might partially originate from the failure to account for the open nature of wild populations that practitioners often face.

Indeed, there is growing empirical evidence on the crucial role of immigration from surrounding areas in compensating for local culling (hereafter compensatory immigration, Beasley et al. 2013), especially in mammalian carnivores (Novaro et al. 2005, Loveridge et al. 2007, Cooley et al. 2009, Andreasen et al. 2012, Reynolds et al. 2013). This spatial process may impair management actions because the geographic scale may exceed that of management areas (Bryce et al. 2011; *e.g.*, fox dispersal distances in Illinois: 45 km in average; range: 1–478 km; Gosselink et al. 2010). In this context, the management solution usually requires extension of the spatial scale of actions. Whereas this might be feasible for range-restricted populations, country-scale management

of widely distributed species is typically intractable, both logistically and financially (Saunders et al. 2010). Therefore, there is an urgent need to find a feasible alternative solution to this issue by merging current scientific knowledge with field experiments, in an analogous way to evidence-based conservation (Sutherland et al. 2004).

A crucial knowledge gap for improving red fox management

We developed such an approach in the context of red fox (*Vulpes vulpes*) culling. For many managers, the aim of fox culling is to maintain reduced densities over the years so as to reduce predation impact on farmed poultry, game species (e.g., lagomorphs and grouse; Baker et al. 2006) and species of conservation concern (ground-nesting birds, e.g., lapwing and plover; Fletcher et al. 2010). The effectiveness of culling in reducing fox densities at a regional scale has been much debated over the last decades (Hewson 1986, Heydon and Reynolds 2000, Aebischer et al. 2003, Baker and Harris 2005). In Australia, where the red fox is an invasive species, long-term and large-scale poisoning programs did not necessarily benefit endemic endangered species (Saunders et al. 2010, Walsh et al. 2012). As for many mammalian carnivores, compensatory immigration is thought to underpin the resistance of fox populations to control (Hewson 1986, Harding et al. 2001, Rushton et al. 2006, Gentle et al. 2007, Saunders et al. 2010, Newsome et al. 2014). To date, evidence-based fox management is still lacking, precluding the spread of relevant guidelines.

To bridge this gap, we designed, together with local practitioners, a field experiment to measure at a regional scale (100–1,000 km²) the effect on fox densities of manipulated culling effort in 5 sites over 5–6 years. We calculated realized culling rates based on an exhaustive collection of carcasses from hunters and trappers. We estimated fox densities from spotlight counts using distance sampling methods allowing valid among-site comparisons by correcting for imperfect detectability (Ruelle et al. 2003). We derived population growth rates from these estimations. Our objectives were threefold. First, we wanted to quantify the required culling rate for maintaining stable fox densities at the observed average density (1 fox/km²). Second, we measured site-specific culling impacts to investigate whether the population response to culling varied according to the demographic context (*i.e.*, how close the population density was from the carrying capacity). Finally, we aimed at identifying a culling strategy that minimizes the compensatory response of foxes for the same effectiveness, and therefore reduces the number of animals killed and the effort of local practitioners, in a context of limited financial and human resources. To achieve this, we compared the impact of culling between distinct periods along the species life cycle, specifically contrasting breeding versus dispersal periods. Indeed, if immigration is the main compensatory process in red fox dynamics, we expected post-dispersal culling to be less compensated for than culling during the breeding period.

ii. Méthodes : Une approche phénoménologique intégrée de la dynamique des populations de renard soumis aux prélèvements.

An integrated phenomenological approach: what does it mean?

We already introduce the difference between a phenomenological approach studying directly the variation of the population growth rate against environmental or management covariables, and a mechanistic approach looking the influence of these variable on the demographic parameters driving the population growth rate. Having shown in chapter 2 that the traditional mechanistic approach using matrix population model did not really help in improving red fox management, it remained to directly understand the variation of populations' growth rate we knew from Distance sampling density estimations against a measure of the culling effort manipulated in the field experiment we studied. However, this phenomenological approach we used can be considered as integrated as i) the measure of the culling effort required the estimation of the annual site-specific reproductive performance previously presented, and ii) disentangling component compensatory feedback by studying period-specific growth response produced a similar knowledge on the mechanisms underlying population dynamics than a mechanistic approach could have brought.

Let see...

Culling survey

All details concerning the study area and the design of the field experiment have already been presented in the introduction of Tome III. Here, we only precise how did we split a management year in relevant periods for studying the influence of compensatory density feedback. As we said, the date of death was recorded for the analyzed carcasses. Thus we could split the annual culling bag into three periods. A management year started on 1 February when we performed spotlight counts. We delineated periods (Figure 80 and Table 26) as follows: the gestation period (K_G) was when only adult residents were present (Feb–Mar), the breeding period (K_B) started at cub birth and lasted as long as cubs stayed in the den (Apr–Jun; Ruette and Albaret 2011), and the dispersal period (K_D) lasted from late spring to mid-winter when both adults and juveniles might have dispersed and found territories (Jul–Jan). Thus, bags included adult and cubs for K_B and K_D . The known number of non-analyzed carcasses was annually distributed among K_G , K_B , and K_D , according to the temporal distribution of analyzed carcasses among the different methods used.

Table 26: Summary of the Demographic Parameters and Culling Rates estimated in each Study Sites. Annotations correspond to those in Figure 1: D corresponds to fox density, N_t to adult population size in February and associated coefficient of variation CV; λ is the annual population growth rate; K_i measures culling bags, PB and LS the age-specific breeding probability and Litter size. N_{ad} is the number of remaining adults $N_t - K_G$; n_j , the estimated number of cubs and $N'_t = N_{ad} + n_j$. CR_i are culling rates described in the text.

Site	Area	Year	D	N _t	CV	λ	K _G	K _B	K _D	sum(K)	N _{ad}	PB ₍₁₎	PB ₍₂₋₅₎	PB ₍₆₋₁₀₎	LS ₍₁₎	LS ₍₂₎	LS ₍₃₋₅₎	LS ₍₆₋₁₀₎	n _J	N' _t	CR	CR _G	CR _B	CR _D
A	337	2002	0.85	285	10.3	1.14	95	77	342	514	190	0.89	0.95	1.00	4.65	5.06	5.17	3.71	421	611	0.73	0.3	0.13	0.56
A	337	2003	0.96	325	10.9	1.04	102	103	270	475	223	0.77	0.88	1.00	4.48	4.89	5.00	3.54	429	652	0.63	0.26	0.16	0.41
A	337	2004	1.00	339	13.0	1.00	106	242	271	619	233	0.82	0.91	1.00	4.84	5.25	5.36	3.90	505	738	0.73	0.24	0.33	0.37
A	337	2005	1.00	338	12.6	1.08	89	208	348	645	249	0.88	0.94	1.00	4.63	5.03	5.15	3.69	542	791	0.73	0.18	0.26	0.44
A	337	2006	1.09	366	9.9	1.23	99	157	206	462	267	0.87	0.94	1.00	4.31	4.71	4.83	3.37	539	806	0.51	0.22	0.19	0.26
A	337	2007	1.33	450	12.8	0.79	121	224	304	649	329	0.98	0.99	1.00	4.90	5.31	5.42	3.96	820	1149	0.51	0.11	0.19	0.26
B	238	2003	1.95	463	10.7	0.98	197	118	275	590	266	0.92	0.85	1.00	4.48	4.89	5.00	3.54	549	815	0.58	0.16	0.14	0.34
B	238	2004	1.92	456	11.0	1.18	106	152	709	967	350	0.94	0.88	1.00	4.84	5.25	5.36	3.90	801	1151	0.77	0.11	0.13	0.62
B	238	2005	2.27	540	10.7	1.02	147	170	340	657	393	0.96	0.92	1.00	4.63	5.03	5.15	3.69	888	1281	0.46	0.11	0.13	0.27
B	238	2006	2.32	551	13.0	1.13	283	94	171	548	268	0.96	0.92	1.00	4.31	4.71	4.83	3.37	563	831	0.49	0.15	0.11	0.21
B	238	2007	2.62	623	11.0	1.07	150	253	144	547	473	0.99	0.99	1.00	4.90	5.31	5.42	3.96	1186	1659	0.3	0.11	0.15	0.09
C	238	2003	0.94	223	9.9	1.01	86	179	118	383	137	0.74	0.87	1.00	4.48	4.89	5.00	3.54	258	395	0.8	0.17	0.45	0.3
C	238	2004	0.94	225	11.2	0.90	40	154	93	287	185	0.79	0.90	1.00	4.84	5.25	5.36	3.90	394	579	0.46	0.07	0.27	0.16
C	239	2005	0.85	203	13.2	1.26	46	134	84	264	157	0.86	0.93	1.00	4.63	5.03	5.15	3.69	337	494	0.49	0.05	0.27	0.17
C	239	2006	1.07	255	10.1	0.75	66	129	192	387	189	0.85	0.93	1.00	4.31	4.71	4.83	3.37	376	565	0.61	0.11	0.23	0.34
C	239	2007	0.81	192	14.4	1.19	51	275	75	401	141	0.98	0.99	1.00	4.90	5.31	5.42	3.96	351	492	0.74	0.14	0.56	0.15
D	201	2006	0.80	161	8.3	1.12	23	18	34	75	138	0.73	0.91	1.00	3.83	4.23	4.35	2.89	226	364	0.19	0.14	0.05	0.09
D	201	2007	0.90	181	7.6	0.75	23	20	59	102	158	0.95	0.99	1.00	4.42	4.83	4.94	3.48	351	509	0.19	0.13	0.04	0.12
D	201	2008	0.67	135	9.4	1.10	15	20	34	69	120	0.83	0.94	1.00	4.65	5.06	5.17	3.71	256	376	0.18	0.11	0.05	0.09
D	201	2009	0.74	148	8.5	0.66	44	38	180	262	104	0.76	0.92	1.00	3.39	3.80	3.91	2.45	155	259	0.86	0.3	0.15	0.69
D	201	2010	0.49	98	8.1	0.61	34	90	208	332	64	0.98	0.99	1.00	4.52	4.93	5.04	3.58	148	212	1.35	0.35	0.42	0.98
D	201	2011	0.30	60	11.2	0.82	29	35	146	210	31	0.86	0.96	1.00	4.00	4.40	4.52	3.06	59	90	1.76	0.48	0.39	1.62
E	218	2006	0.69	149	8.7	0.64	76	73	165	314	73	0.64	0.88	1.00	3.83	4.23	4.35	2.89	111	184	1.21	0.51	0.4	0.9
E	218	2007	0.44	96	9.3	0.76	61	51	172	284	35	0.93	0.98	1.00	4.42	4.83	4.94	3.48	77	112	1.64	0.64	0.46	1.54
E	218	2008	0.34	73	9.2	1.00	42	88	103	233	31	0.76	0.93	1.00	4.65	5.06	5.17	3.71	63	94	1.71	0.58	0.94	1.1
E	218	2009	0.34	73	9.1	1.14	24	41	57	122	49	0.67	0.89	1.00	3.39	3.80	3.91	2.45	68	117	0.87	0.33	0.35	0.49
E	218	2010	0.38	83	9.1	1.31	23	12	69	104	60	0.97	0.99	1.00	4.52	4.93	5.04	3.58	138	198	0.47	0.28	0.06	0.35
E	218	2011	0.50	109	8.9	0.99	25	28	54	107	84	0.80	0.95	1.00	4.00	4.40	4.52	3.06	153	237	0.41	0.23	0.12	0.23

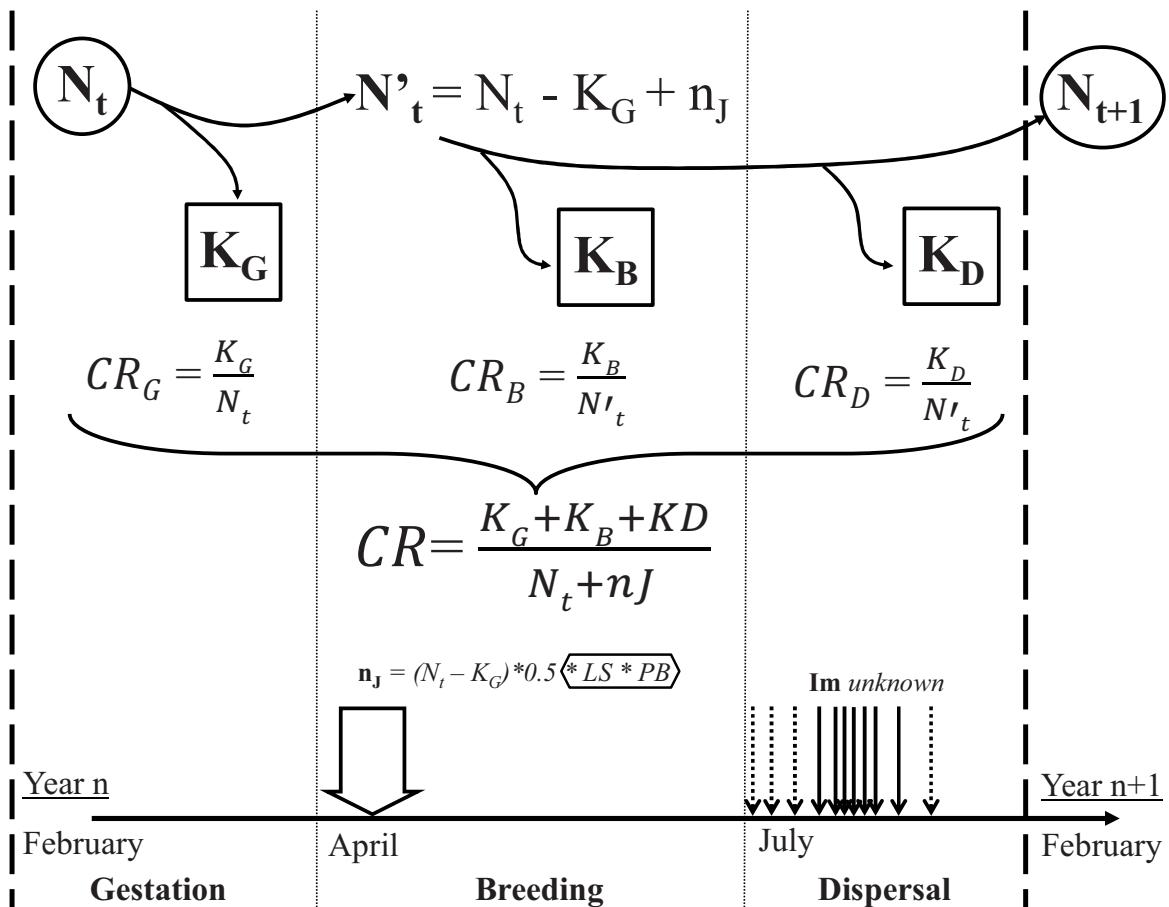


Figure 80: Culling rate projected on the red fox life cycle for foxes in northern France. A year is divided into 3 life periods: gestation (G ; Feb–Mar), breeding (B ; Apr–Jun), and dispersal (D ; Jul–Jan). Information sources are spotlight counts (circle; adult abundance estimation N_t in Feb), uterus examination (hexagon; proportion of breeding females PB and litter size LS), and culling bags of the 3 periods: K_G , K_B , and K_D (squares). This information enabled the calculation of an annual culling rate CR and its distribution among the 3 periods (CR_G , CR_B , and CR_D). Each culling rate corresponds to the ratio of the number of killed foxes by the potential number of foxes that could have been killed during the same period. Arrows indicate the birth period given n_J , estimated from uterus examination and the period of immigration (Im), characterized according to the literature, by a peak around September (solid arrows) and possible arrivals from early July to late winter (dotted arrows).

Quantification of period-specific culling rates

For each site, we knew the annual population density of adult foxes in early February (N_t ; Table 26 and Chapter 1.i) but also the annual and age-specific reproductive performance as average litter size (LS) and proportion of breeding females (PB ; Table 26 and Chapter 1.ii). From these data, we calculated the annual number of cubs n_J born in April (Figure 80) retrospectively given the estimated age-specific reproductive parameters (LS and PB), the female culling bag in April ($N_t \times 0.5 - K_G \times 0.5$, where 0.5 is the proportion of females in the adult population), and C_i , the proportion of adult females of age i in this bag:

$$n_J = \sum_{i=1}^{10} LS_i \times PB_i \times (N_t - KG) \times 0.5 \times C_i \quad \text{Equation 26}$$

We defined a **culling rate** as the period-specific cull divided by the estimated number of foxes available at the start of each period (culling potential hereafter; Figure 80). To estimate the culling rate during gestation (CR_G), the culling potential was the adult population size estimated in

February, N_t . We assumed that in April, $N_t - K_G$ remaining adults gave birth to n_J cubs. The culling potential N' was thus the remaining adults ($N_t - K_G + n_J$). N' allowed us to estimate culling rates during both the breeding and dispersal periods (CR_B and CR_D , respectively). We could not directly calculate CR_D because, during this period, an unknown number of immigrant foxes enters the focal population, therefore preventing a proper estimate of foxes available for culling. To circumvent this issue, we chose to calculate CR_D relative to N' (*i.e.*, not accounting for K_B). By so doing, CR_D remained interpretable as a proportion of the initial population that have been killed and remained meaningful for setting quotas. Finally, the annual culling potential referred to $N_t + n_J$, so that we estimated an annual culling rate (CR).

Population modelling

We aimed at explaining the response of annual population growth rate ($\lambda_t = N_{t+1}/N_t$) to variation in culling rates. Additional explanatory variables included density (D) measured in the different sites to account for density feedback. Given the maximum population growth rate (λ_{\max}) of the species and the site-specific carrying capacity (κ), we assumed that any fox populations followed a logistic growth of the form (Skalski et al. 2005):

$$N_{t+1} = N_t + N_t(\lambda_{\max} - 1)(1 - N_t/\kappa) \quad \text{Equation 27}$$

Then, investigating ensemble density feedback requires transforming equation x11 in:

$$\lambda_t = \beta_0 + \beta_1 D_t \text{ with } \beta_0 = \lambda_{\max} \text{ and } \beta_1 = (1 - \lambda_{\max})/\kappa \quad \text{Equation 28}$$

We used linear mixed models (LMM) because our limited data set ($n = 28$ site×year) precluded the investigation of non-linear models, and because we were interested in making predictions for an average population and not for each specific site (Zuur et al. 2009). We built 2 sets of models: 1 considering the impact of annual culling and another investigating the influence of a period-specific management. For both sets of models, we followed the model selection procedure recommended by Zuur et al. (2009). Our starting model contained culling rate and density in interaction as fixed effects. Variation in natural mortality or reproduction could not specifically be accounted for in the model, because longitudinal data on individuals was lacking. The equation concerning annual culling impact was:

$$\lambda_t = \beta_0 + \beta_1 D_t + \beta_2 CR_t + \beta_3 D_t CR_t \quad \text{Equation 29}$$

In a first step, we looked for potential autocorrelation within the measurement time-series at each site and we found that an autoregressive structure of first order improved the model ($\phi = -0.75$; Likelihood ratio: 6.46; $P = 0.011$). In a second step, we tested a variety of random effects that take site specificity into account (Table 28) keeping the initial fixed effect and autoregressive structures. We expected site specificity to act on the strength of density feedback (β_1) because of difference in κ , and on the interaction between density and culling rate (β_3), if the magnitude of

compensation changed with κ (Péron 2013). We also expected λ_{\max} to be constant among sites. We tested first the relevance of a random effect of the site on the slope β_1 of the density feedback and/or on the intercept β_0 . Then, we added a random effect of the site on the slope β_3 of culling impact only if a random effect on density feedback was selected.

We selected models (Table 28) according to Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AIC_c ; Burnham and Anderson 2002). If a random effect on the strength of density feedback was selected, we were able to derive site-specific κ from β_1 , given an estimation of λ_{\max} using β_0 (Chamaillé-Jammes et al. 2008). For each site, κ corresponded to the predicted density when $\lambda = 1$ and the D/κ ratio measured how close average observed density was below κ . These estimations assumed that site-specific κ was constant over the years. Concerning the second set of models with period-specific culling rates (CR_i), we encountered a convergence issue that prevented us from using the full random structure. So, we limited the complexity of the model by adding only a random effect on the density feedback β_1 . We investigated the influence of the D/κ ratio on culling impact only by the fixed interaction between CR_i and D , ignoring site specificity.

We built a set of candidate models containing CR and D with and without their interactions. We selected the best fixed effects based on AIC_c and assessed model fit on a visual inspection of residuals. We predicted the strength of the density feedback along the range of observed densities given zero culling. Then, we predicted culling impact along the range of observed culling rates for 2 levels of density: the observed average (1 fox/km²) and a lower level (0.5 fox/km²) to represent a situation of lower D/κ ratio. Because we estimated densities with uncertainty, we performed a bootstrap procedure with a random sampling of densities ($n_b = 1,000$) in their estimated range before culling rate estimation, model selection, and predictions:

Indeed, we have been confronted with the issue of performing model selection and trend prediction under the fate of uncertainty around the covariate of interest. Indeed, fox densities are estimated with appropriate uncertainty (expressed in 95% confidence interval or standard deviation). A usual method of model selection and prediction from the average of this covariable would have induced a strong bias. Despite the expected increase of imprecision, we chose to apply a bootstrap method on our model selection to avoid a possible misinterpretation of our prediction. This method assuming a normal distribution of uncertainty around the Distance Sampling estimate is explained in “The Ecological Detective” (Hilborn and Mangel 1997, p168-171)

1. The explanatory variable of fox density (D) was derived from DISTANCE software with its associated Coefficient of Variation (CV) linked to Variance by $\text{Var} = \text{CV} * \text{Mean}$. We sampled the explanatory variable D, following a normal distribution of $N[D, \text{Var}(D)]$. We derived population growth and culling rate from the sampled values.

2. We performed the same LMM selection used for the averaged variable. Selected models were averaged to extract the coefficient estimate of each effect and its confidence interval. Finally, we extracted the prediction of growth rate variation under variation of densities and culling rates, with the associated standard errors. All results were stored at each step. Bootstrap estimates are given by the mean of estimates from each loop, and the variance of the bootstrap estimate is the sum of the square distance between the mean and each loop's estimates, times 1/(nb-1).

3. The procedure was repeated 1000 times (nb) and we checked the significance of effects by visualizing the 95% distribution of coefficient estimates given by the loop (Figure 83). The distributions were compared to the average coefficient and its confidence interval.

This bootstrap allowed us to propagate the uncertainty over our predictions. Lastly, when looking at CR_i , we identified an issue of collinearity between CR_G and CR_D (variance inflation factors of CR_G and $CR_D > 2.5$; Zuur et al. 2009). As a consequence, we avoided interpretation based on a single best model and we used a model-averaging procedure after the bootstrap between 3 competing models containing every CR_i as additive fixed effects and each interaction between CR_i and D , compared to the model without interactions. We ran all analyses with R.2.15.1 (R Development Core Team 2012, r-project.org, accessed 10 Dec 2012), using packages nlme (Pinheiro et al. 2013; cran.r-project.org/web/packages/nlme, accessed 25 Feb 2013) and AICcmodavg (Mazerolle 2012; cran.r-project.org/web/packages/AICcmodavg, accessed 15 Dec 2012). R codes are proposed in Annexe 4.

iii. Résultats : L'immigration tamponne l'impact des prélèvements

Density variations under contrasting culling effort

Annual culling rates (CR) varied across sites from 30–176%. In sites A, B, and C, CR fluctuated around 60% of the estimated population size (Figure 81 and Table 26). The observed decrease in CR and increased density after February 2005 for sites A and B highlight the difficulty for managers to sustain an intense effort over more than 2–3 years. In sites D and E, the experimental design met the target, with CR during periods of low culling intensity being on average 40%, whereas periods of intense effort achieved an average CR of 140%.

Overall, density estimates varied from 0.3–2.5 foxes/km² across sites (Figure 81 and Table 26): around 1 in A and C, 2.25 in B, and 0.5 in D and E. In sites A and B, fox densities increased by 56% and 34% over 5 years, respectively, despite an applied CR of 60%. The same pattern was observed during the period of low culling intensity at site E (47% increase between February 2009 and 2012). In contrast, densities did not increase in sites C and D during periods with similarly low culling intensity. Finally, intense culling in sites D and E induced a decrease in density of 51% and 59%, respectively.

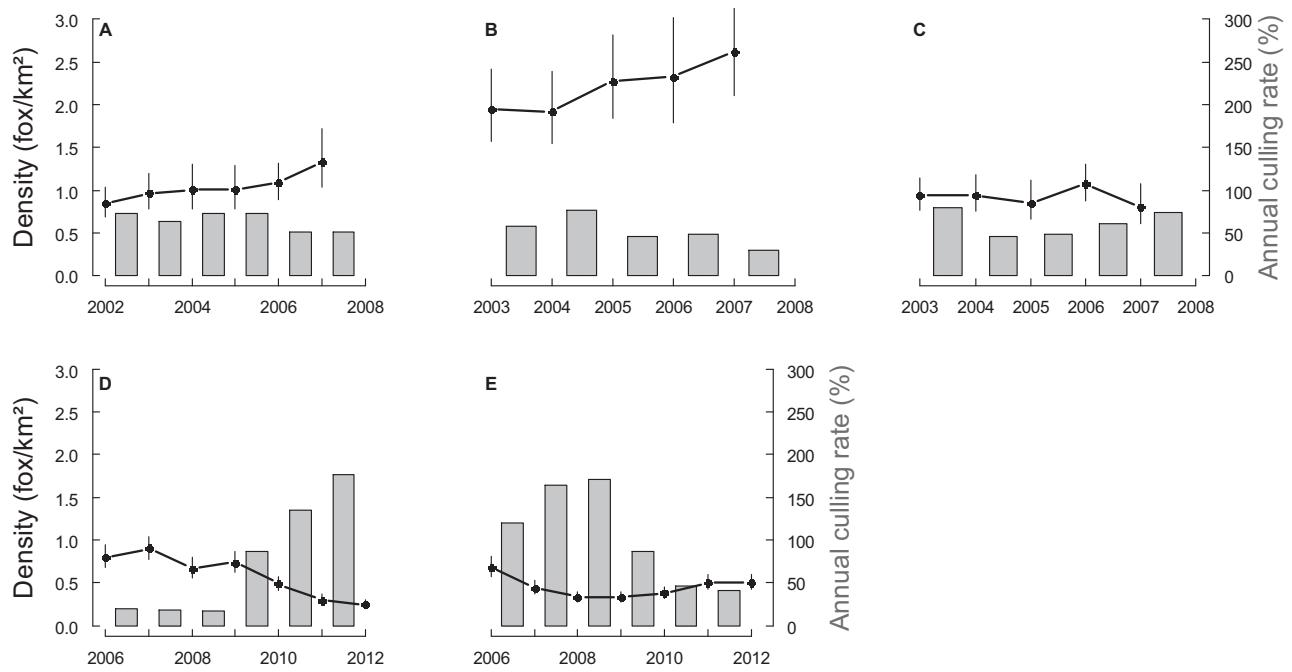


Figure 81: Simultaneous variations of annual fox density and culling rate in sites A to E in northern France. Densities in fox/km² are presented with 95% confidence intervals (black dots with error bars) derived from a bootstrap procedure. Associated annual culling rates (CR) correspond to the proportion of available individuals in the area that have been killed (grey bars).

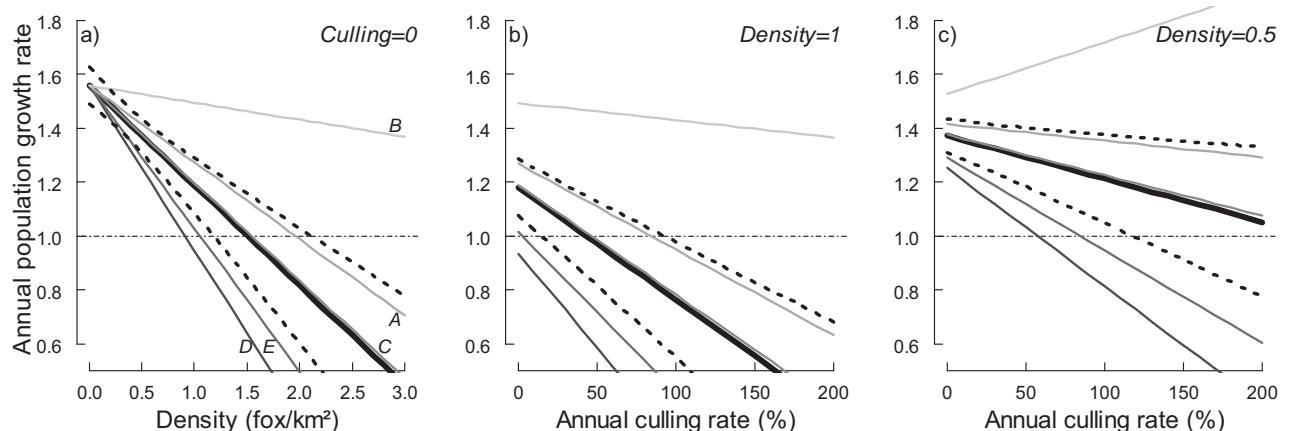


Figure 82: Model predictions of annual growth rate according to fox density and annual culling rate in northern France, 2002–2012. The thicker line corresponds to the site-averaged estimates ($\kappa \sim 1.5$) with associated standard errors (dotted lines). Thinner lines correspond to the site-specific random slopes of our 5 study sites (A–E), as indicated in the left graph. The darker the shade of grey, the smaller κ , the carrying capacity of the site and the closer the site-average density to κ . Predictions are drawn a) according to density given a null annual culling rate; the common intercept identifies the maximum population growth rate λ_{\max} of the species and the intersections of slopes with $\lambda = 1$ correspond to κ ; b) according to annual culling rate given densities of 1 (i.e., the site-average), or c) given densities of 0.5 (a situation at a lower density/ κ ratio).

Influence of compensatory density feedback on culling impact

Red fox population growth experienced ensemble compensatory density feedback (Table 27, Figure 82.A; $\Delta\text{AIC}_c = 7.67$ when compared to the model without density feedback). The site-averaged estimates corresponded to a population with $D = 1.02 \pm 0.63$ fox/km² and $\kappa = 1.5 \pm 0.6$. The strength of density feedback depended on the site-specific carrying capacity (κ). Observed

densities never exceeded estimated κ . The closer the density was to κ , the stronger the compensatory density feedback (Table 27, Figure 82.A). The selected random structure included a site effect affecting density feedback strength (Table 28). Site-specific κ was estimated between 0.9 foxes/km² and 8.3 foxes/km² (Figure 82.A) and sites differed in their D/ κ ratio (decreasing from 98% to 26% with a sequence of sites D, E, C, A, and B; Table 27). Thus, κ was estimated to be higher in the bocage region of Brittany than in the intensive agricultural landscape of Champagne. The maximum population growth rate was estimated at 1.56 ± 0.07 across sites (Figure 82.A).

Table 27: Model outputs (fixed and random effects, average and site-specific coefficients) of annual growth rate variations according to fox density (Density), culling rate (CR), and random site-specific carrying capacity (κ) for populations of red foxes at 5 sites (A–E) in northern France, 2002–2012. Study sites are sorted by values of κ .

				Coefficients		SE	P-value	
Fixed effects	<i>Intercept</i>			1.56		0.07	< 1.10 ⁻⁴	
	<i>CR</i>			0.09		0.13	0.509	
	<i>Density</i>			−0.37		0.12	0.006	
	<i>CR</i> × <i>Density</i>			−0.49		0.11	< 0.001	
Random effects^a		CR: 0.249		Density: 0.217		Residual: 0.112		
Coefficients	<i>Site</i>	<i>D</i> ^b	<i>Density</i>	κ	<i>D</i> / κ	<i>CR</i> (<i>D</i> =1)	<i>D</i> (=1)/ κ	<i>CR</i> (<i>D</i> =0.5)
	<i>Average</i>	1	−0.37	1.5	0.67	−0.41	0.67	−0.16
	<i>D</i>	0.9	−0.65	0.91	0.98	−0.69	1.11	−0.44
	<i>E</i>	0.68	−0.45	1.05	0.65	−0.60	0.95	−0.34
	<i>C</i>	0.92	−0.37	1.53	0.60	−0.41	0.65	−0.15
	<i>A</i>	1.04	−0.29	1.95	0.53	−0.31	0.51	−0.06
	<i>B</i>	2.22	−0.07	8.33	0.26	−0.06	0.12	0.19

^a Standard deviation associated with the random effect of site on the slope of culling rate and density feedback.

^b Average density (foxes/km²) of each site during the study period.

Table 28: Model Selection of the Random Structure used for Predictions. The best random structure (in bold) is selected among a panel of intercept and slope random effects added to the full fixed model $\lambda \sim CR + Density + CR * Density$, and taking regressive autocorrelation and heterogeneous variance structure into account. The best model maximizes the log(Likelihood) (LogLik) while limiting the degree of freedom (df). We compared multiple criteria to help selection: the Akaike's information criterion (AIC) corrected or not for small sample size (AICc; n=28), the Bayesian information criterion (BIC) and a Likelihood Ratio Test in comparison to the null model (Likelihood Ratio and p-value). ~ 0 indicates the absence of a random effect on the intercept (~1 elsewhere). + Density | Site indicates a random effect of Site on the slope of density-dependence while + CR | Site indicates a random effect of Site on the slope of culling impact.

Model	df	logLik	AIC	AICc	BIC	LRT	P-value
~ 0	6	1.47	9.06	13.06	16.13	-	-
~ 0 + Density Site	7	5.45	3.09	8.69	11.34	7.97	0.0048
~ 1 + Density Site	9	8.43	1.13	11.13	11.73	13.93	0.1100
~ 0 + CR Site + Density Site	9	10.41	-2.83	7.17	7.77	17.89	0.0005
~ 1 + CR Site + Density Site	12	10.70	2.61	23.41	16.74	18.45	0.0052

Culling impact increased as density approached κ , *i.e.*, for higher D/ κ ratio (Figure 82.A&B, Table 27). For the site-averaged situation (Figure 82.B), we predicted a significant impact of annual culling with CR of 45% (visual range of confidence 20–80%) to maintain the population growth at 1. However, below an approximate D/ κ ratio of 25–32%, we predicted a decrease of culling impact, which was then unable to prevent population growth (Figure 82.A&B, Table 27). This variation of culling impact according to the D/ κ ratio was revealed by a significant interaction between culling rate and density (Table 25; $\Delta\text{AIC}_c = 2.76$ when compared to the model without interaction). Site-specificity was highlighted by a random effect of site affecting culling impact (Table 28). The identification of density feedback and average culling impact was robust after bootstrap (Figure 83).

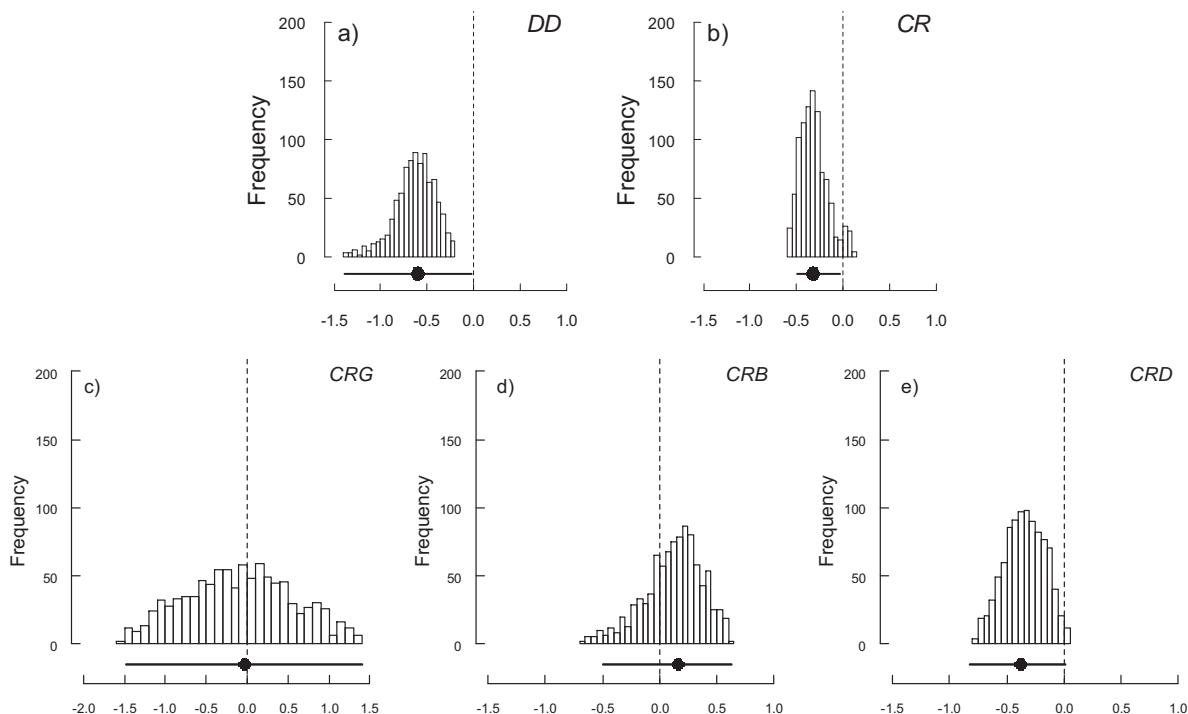


Figure 83: Culling impact on red fox population growth rate. Model averaged slope estimates after bootstrap (nb=1000) of annual growth rate trends under continuous variation of a) density (DD), b) annual culling rate (CR), c) culling rate during gestation (CR_G), d) culling rate during breeding (CR_B) and e) culling rate during dispersal (CR_D). Estimates of culling impact are calculated at Density = 1, the site-averaged situation. We compared the observed distribution of bootstrap estimates with those predicted for Density = 0.5, represented by a black point and 95% intervals in segment. Mean and Standard deviation of slope c) to e) are drawn in Figure 83 of the article.

Period-specific culling impact and compensatory immigration

If culling effort had been restricted to a specific period along the red fox life cycle, only culling during dispersal would have significantly affected population growth (Figure 84; Table 29). In contrast, culling during gestation or breeding would have had no impact on density in the following February, *i.e.*, it would have been compensated for (Figure 84.A&B). Moreover, in the site-averaged situation, concentrating culling during dispersal would have required only 25% of animals killed to maintain stability (Figure 84.C) instead of 45% for culling all year round (Figure 82.B).

Table 29: Model output after bootstrap of annual growth rate variations according to density (Density) and culling rate of red foxes in northern France, 2002–2012, during gestation (CR_G ; Feb–Mar), breeding (CR_B ; Apr–Jun), and dispersal (CR_D ; Jul–Jan). For each model, we provide Akaike's Information Criterion weights (AICw) and coefficient estimates ($\pm SD$). We also provide model-averaged predictions of period-specific culling impact for 2 levels of density. The distributions of coefficients of the best model are drawn in Figure 82.C to E.

Model	AICw	Density	CR_G	CR_B	CR_D	Interaction
$CR_G \times \text{Density} + CR_B + CR_D$	0.11	-0.31 ± 0.35	0.15 ± 1.04	0.11 ± 0.29	-0.37 ± 0.21^a	-0.36 ± 0.86
$CR_G + CR_B \times \text{Density} + CR_D$	0.13	-0.31 ± 0.32	-0.16 ± 0.76	0.27 ± 0.44	-0.34 ± 0.20^a	-0.31 ± 0.70
$CR_G + CR_B + CR_D \times \text{Density}$	0.16	-0.38 ± 0.31	0.07 ± 0.78	0.17 ± 0.28	-0.48 ± 0.29^a	0.14 ± 0.25
$CR_G + CR_B + CR_D$	0.60	-0.36 ± 0.32	-0.12 ± 0.74	0.15 ± 0.26	-0.35 ± 0.20^a	
Model-averaged predictions (Density = 1)				-0.10	0.11	-0.35
Model-averaged predictions (Density = 0.5)				-0.03	0.16	-0.38

^a Significant effect with a standard deviation lower than the associated estimate.

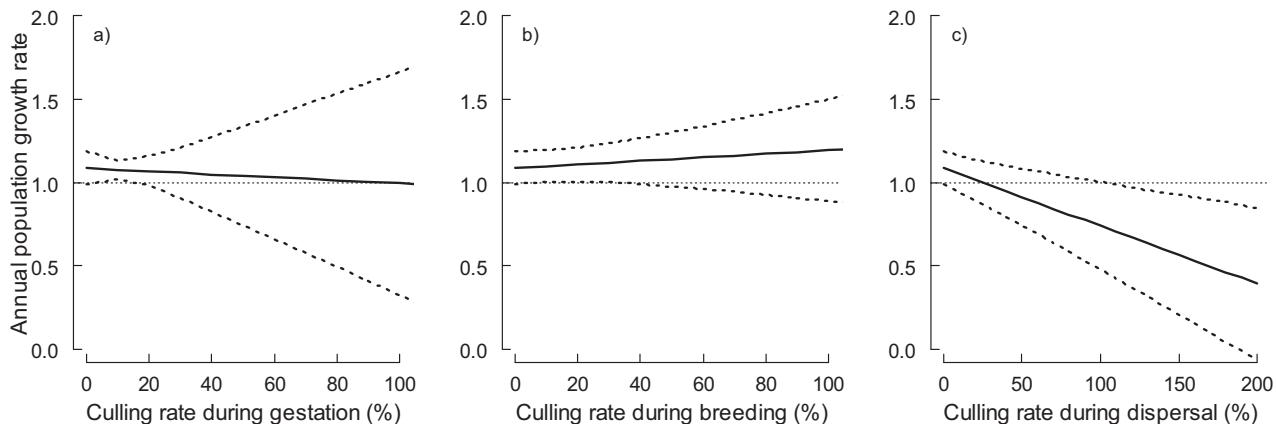


Figure 84: Model-averaged predictions after bootstrap of annual growth rate according to period-specific culling rates (CR) of red foxes in northern France, 2002–2012: a) CR_G during gestation, b) CR_B during breeding, and c) CR_D during dispersal. The solid line corresponds to the site-average situation ($\kappa \sim 1.5$), dashed lines are associated standard deviation, and predictions are given holding all other culling rates at 0 and with a density of 1 (i.e., the site-average; dotted line).

Finally, interpreting the influence of density feedback on period-specific culling impact was more difficult with our data (Table 29). The model without an interaction between density and period-specific culling had greater AIC weight and the coefficients of the models with an interaction had large confidence intervals. This indicated that none of these interactions were significant (Table 29).

iv. Discussion : La compensation démographique des populations de renards

The analysis of our experiment suggests that a **strong compensation by immigration negated the effect of red fox culling conducted in farming landscapes of France**. We quantified the culling impact on red fox population dynamics in different ecological conditions (site-specific carrying capacity κ) and management actions (varying culling effort). We showed that because of strong compensatory density feedback, **culling was more likely to reduce late winter density** when density was close to κ and when applied during the dispersal period.

The compensatory response of red fox populations by immigration

Low culling rates did not succeed in reducing late winter fox density. The recommended intense culling effort was difficult to maintain over 5 years in relatively high-density sites ($1\text{--}3$ fox/km 2), and fox densities did not decrease there. In contrast, density halved on low-density sites (<1 fox/km 2) as a result of an intense effort; each year more individuals were killed than were estimated to be present before reproduction. In site E, densities recovered following the relaxation of effort. Overall, our results highlight the ability of red fox populations to compensate for culling.

Compensation in a controlled or harvested population occurs when the remaining individuals show enhanced demographic parameters (Baker et al. 2007). Because our analysis split annual culling into 3 distinct phases of the biological cycle, we were able to infer which parameters (survival, reproduction, or immigration) drove compensation. Culling during the gestation period was compensated for. This compensation could have arisen because of higher survival, reproduction in spring, and/or immigration in autumn. Culling during reproduction had little impact on next-year density, suggesting that recruitment was not involved in compensation. Finally, culling strongly affected population growth when applied intensively during the dispersal period. We hypothesize that **the reduction in immigration due to culling during the dispersal phase prevented the recolonization of vacant territories** prior to the next breeding season and thus dispersal could no longer compensate for culling. Moreover, the number of foxes killed exceeded the total estimated population size (including adults counted in February and estimated cub numbers), suggesting that immigrants were also killed. Thus, culling might have more impact when applied after most dispersal takes place (late summer and early autumn) up to the beginning of parturition so as to avoid creating vacancies by limiting immigration. This strategy could also take advantage of the natural mortality of juveniles in winter (Byrom 2002). Nevertheless, the collinearity between the culling rate of gestation and dispersal periods may imply that culling during gestation could have a higher impact than predicted in our analyses and that compensatory survival may have a non-negligible influence. Gathering new data to quantify immigration (telemetry, capture-recapture data) are required to confirm our results while relaxing our assumptions.

When the objective is to reduce predation on other species (e.g., breeding game birds), an alternative strategy commonly suggested involves targeting lactating females in spring. In our experiment, the culling bag during the breeding period was more female-biased, yet it appears to be totally compensated for by next February (Figure 82.B). This suggests that dispersal outweighed the benefit of sex- or age-specific management because the density of adults rearing cubs in spring is very similar to the estimated density in the previous February (very little dispersal takes place at this period). It is likely that shifting culling effort from the breeding period to winter would be equivalent (or perhaps better) in terms of density reduction, and would involve fewer kills.

Nonetheless, it remains to be tested by proper field experiments contrasting spring culling (what is usually suggested) and post-dispersal culling.

Our experimental results overall reveal that **immigration is likely to be the main process by which compensation operates in the red fox**. This has been already hypothesized (Hewson 1986, Heydon and Reynolds 2000, Harding et al. 2001, Rushton et al. 2006, Newsome et al. 2014) but demonstrated only in a different fox species, *Pseudalopex culpaeus* (Novaro et al. 2005). Such demographic response can be explained by the high proportion of juveniles (73% for males and 32% for females) and adults (around 33% for both sex; Trehella et al. 1988) having the potential to disperse over long distances (e.g., in Illinois, USA: 45 km in average; range: 1–478 km; Gosselink et al. 2010). Because this range exceeds the gap between our study sites within a region (approx. 10 km apart in Brittany, the width of the Seine river in Champagne), abutting sites cannot be considered as fully independent demographically. However, much of the area surrounding our study sites was non-manipulated and therefore represented a substantial source of immigrants (cf. Map of study sites presented in the introduction of Tome III). Further work is needed to understand potential mechanisms underlying compensatory immigration in terms of dispersal behavior. Our results suggest that the probability of a fox settling in a particular site is likely to be density-dependent, with foxes transiting through a heavily culled site (therefore with low density) having a higher probability to settle there.

Field-Derived Estimates of Culling Impact on Red Fox Population Dynamics

Besides the characterization of the compensatory response, we quantified the culling impact on population growth to predict the culling rate needed for stabilizing density around 1 fox/km² (*i.e.*, the average density in this study). We predicted that around 45% of the estimated numbers of individuals based on February counts had to be killed, although estimates strongly differed among sites (from 0% in site D to 650% in site A; Figure 81.B). How reliable is this culling rate and how relevant is it for management actions?

The accuracy of a culling rate may suffer from uncertainty in both the culling bag and population density estimates. Concerned by the reliability of data collected by a network of volunteers (Macdonald and Johnson 1996), we systematically and directly collected carcasses of hunted foxes so as to obtain a precise annual culling bag. We estimated densities using distance sampling methods to account for imperfect detection of animals (Buckland et al. 1993). Yet, our estimates may be slightly underestimated because of a lower detection rate at the shortest distances, possibly stemming from individuals fleeing the approaching vehicle hiding in surrounding hedges, woods, or topographic depression. These foxes, not accounted in the curved detection function (see Chapter 1.i), could have induced a slight violation of the assumption of complete detection on the

transect and led to over-estimated culling rates (max. 160–180%). There was, however, no reason for this bias to vary over time, and population growth rates were therefore properly estimated. Furthermore, derived guidelines remain practically valid as long as densities are estimated with the same protocol each year. For the above reasons, we are confident that our estimates of culling rate reached a high level of accuracy.

Notably, our predictions of the required proportion of kill for the site-averaged model fall in the lower range of those from modeling studies: 60% of individuals (Macdonald and Johnson 1996), 50% of adults and 25% of juveniles (Harding et al. 2001), 65% of individuals (Hone 1999), and 60–80% of individuals (Rushton et al. 2006). However, the uncertainty of our estimates remained large (visual range 20–80%; Figure 81). Besides sampling variance due to the limited number of replicates (inherent to the spatial scale of this study), a substantial amount of variance arose from the ecological context of each site (e.g., carrying capacity, past culling regimes).

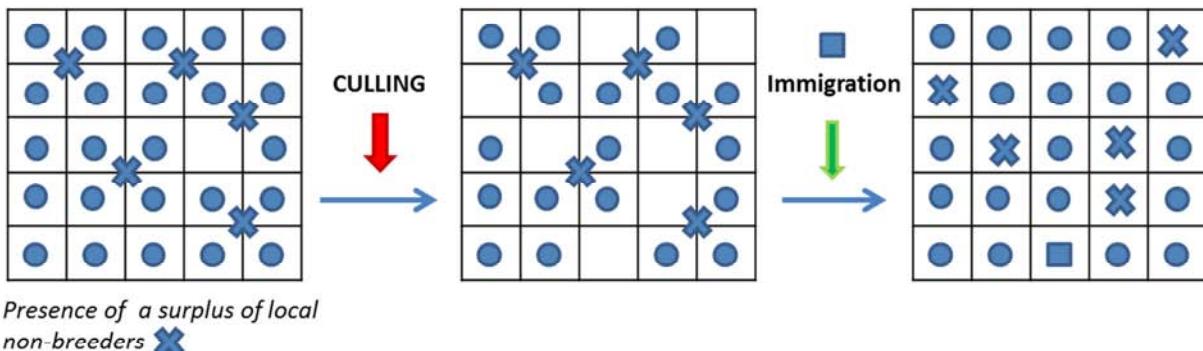
Site-Specific Culling Impact According to Variation in Carrying Capacity

Fox populations experienced compensatory ensemble density feedback, even in the absence of culling. Their intrinsic growth was limited by the carrying capacity of the habitat. Except for extreme variations of food availability in the arctic environment or suburban areas (Bino et al. 2010), this generalist predator is known to be weakly influenced by annual variations in food supply (e.g., vole cycles) over its temperate distribution (Baker et al. 2006). Thus, we assumed that κ did not vary between years but among sites (O'Mahony et al. 1999). We estimated greater κ in the bocage region of Brittany than in the intensive agricultural landscape of Champagne, probably because of the lower food abundance and diversity associated with intensive crops. In particular, the availability of human wastes in a town of 20,000 inhabitants in site B might explain a high estimated value of κ (Bino et al. 2010).

Our analysis revealed that this **variation of κ among sites influenced the compensatory response of fox populations through immigration**. We found that the magnitude of culling compensation increased the further the density was from κ . Intrinsically (*i.e.*, without culling), the compensatory density feedback was stronger when D was close to κ . In this situation, there may be a large number of resident non-breeding individuals that will immediately fill territories vacated by natural death or culling. Assuming that non-breeders have lower survival (e.g., Harding et al. 2001), compensatory survival is therefore expected to be stronger in this situation and immigration is limited by the precedence of resident animals. In contrast, we found that compensatory immigration after culling increased significantly when D was far below κ . In this case, individuals that fill vacant territories are expected to be mostly immigrants, as there is virtually no local surplus (Figure 83). In some cases, immigration may drive post-culling densities to exceed pre-culling ones (Figure 81.C).

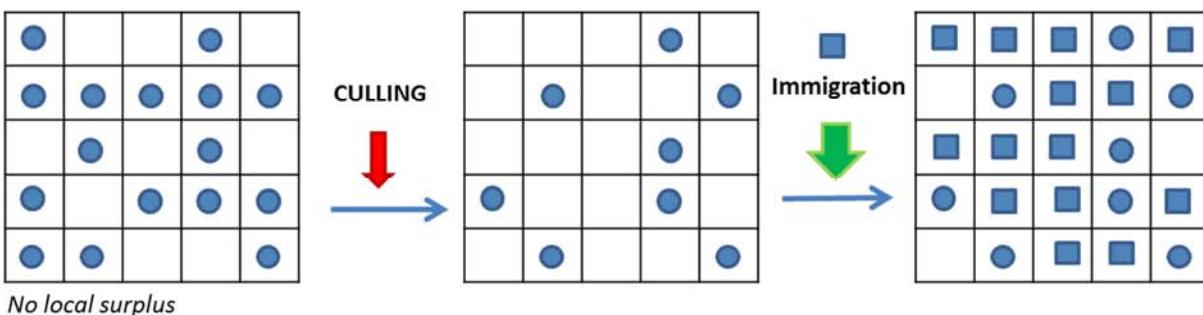
Overall, because the compensation of culling effects was the weakest in the situation where compensatory survival seemed the strongest, we hypothesized that variation in non-culling mortality should be negligible relative to the importance of immigration.

Population density close to carrying capacity:



Local surplus > immigrants : high compensatory survival, weak compensatory immigration

Population density far from carrying capacity:



No local surplus: weak compensatory survival, high compensatory immigration

Figure 85: Schematic explanation of a potential mechanism of the density-dependent compensatory feedback buffering the impact of culling on red fox populations. Our results suggest that the nature of the compensatory feedback depend on the situation of the population density relative to the carrying capacity κ of the habitat.

Compensatory processes affected by site-specific carrying capacity: immigration vs. survival

Our empirical results concerning the ability of fox dynamics to compensate for culling tackle underappreciated issue for fundamental ecology dedicated to the response of population to perturbations. Indeed, it is well understood that a relevant population management require an accurate understanding of compensation processes after harvest/culling/sterilizing but also after conservation action (Skalski et al. 2005). However, although the scientific literature seems to concentrate on whether compensation occurs or not (*e.g.* Burnham and Anderson 1984, Schaub and Lebreton 2004, Servanty et al. 2010, Péron 2013), few authors are interested in the variation of the magnitude of compensation between extremes. Yet, one should expect that the magnitude of compensation also varies since the strength of the density feedback is known to depend on how far population density is far below or above the site-specific carrying capacity (Péron 2013). I believe there is an important knowledge gap to fill here since it appears crucial for improving management to be able to predict in which context a particular species would response to perturbation by

demographic compensation but also the magnitude of such compensation (see also Turgeon and Kramer 2012). Moreover, this fundamental issue appears indivisible from a further interest in the mechanism of compensation, *i.e.* whether it occurs through improved survival, reproduction or immigration (even through reduced emigration). Indeed, my impression reading the literature is that demographic compensation is implicitly associated with compensatory mortality (or sometimes reproduction) whereas compensatory immigration is treated separately as a rescue or a vacuum effect in specific cases of pest regulation or isolated endangered populations, as if it does not belong the wide family of compensation processes (Williams et al. 2002, Skalski et al. 2005, Sinclair et al. 2006, but see Robinson et al. 2008, Turgeon and Kramer 2012). This is in line with the widely underappreciated influence of dispersal-related traits in population dynamics and management (see Tome IV Chapter 1). However, the way in which animal populations respond to harvest/culling/conservation can vary greatly depending on their social structure, reproductive and life-history strategies in general, dispersal patterns, behavioral and physiologic plasticity... For example, in our study case and probably in many carnivorous mammals, red foxes seem to mainly compensate for culling by immigration from uncontrolled areas whereas their reproductive performances are highly constrained. On the contrary, the wild boar, which presents approximately the same demographic plasticity than the red fox, has already shown earlier reproduction and decreased generation time selected by high hunting pressures (Gamelon et al. 2011, Servanty et al. 2011). A similar response have been shown in the Tasmanian devil after a violent outbreak having threatened the species (Jones et al. 2008a).

Therefore, I call theoretical ecologists to **better investigate this issue of species- and context-dependent compensatory processes and magnitude**. Our work shows that a key element to better understand the problem is the difference between the population density and the habitat carrying capacity κ . Indeed, a previous theoretical study quickly predicts that the level of compensatory survival should increase as the population density is closer to κ (Péron 2013). On the opposite, we empirically showed that compensation by immigration might have increased when population density was far below κ . I also propose a schematic explanation of these two contrary observations (Figure 85). Now, experimental works and theoretical formalization are required. Our study of the red fox highlights how management issues can raise fundamental questions. It is time for fundamental answers to show how they are able to solve management issues and proposing relevant guidelines in different field contexts.

Chapitre 4 — Applications pratiques de l'évaluation des actions de régulation pour améliorer la gestion des populations de renards

i. Vers une gestion efficiente et contextuelle des populations de renards

Réduire l'attention portée à la reproduction du renard...

Tout d'abord, de nombreux arguments amènent à conclure que **la reproduction ne serait pas la composante démographique clé dans la gestion du renard**. Si le message semble fort, c'est que différents éléments convergent vers cette conclusion. Historiquement, l'intérêt porté sur la reproduction du renard avait pour source l'étude de son comportement social, plastique selon la densité de population, et pouvant générer des phénomènes de production compensatoire de jeunes à la suite d'actions de régulation (Baker et al. 2000, Marlow et al. 2000, Iossa et al. 2009). Par la suite, les premières analyses matricielles avaient suggéré de cibler autant la fécondité que la survie des jeunes classes d'âge afin de ne pas favoriser de processus d'échappement par modification de la stratégie d'histoire de vie, attendu chez le renard du fait de sa démographie intermédiaire (McLeod and Saunders 2001). En conséquence, alors que les prélèvements étaient plus facilement réalisés dans le courant de l'automne, un renforcement des méthodes printanières comme le déterrage a pu être demandé, notamment pour favoriser l'objectif principal qui est de limiter les densités au printemps en éliminant (ou stérilisant) un maximum de femelles reproductrices. L'ensemble de notre analyse de la réponse démographique des populations de renards aux prélèvements a montré que ces interprétations et recommandations pouvaient paraître erronées :

1. Premièrement, nous avons montré que c'est la survie juvénile et non les paramètres de reproduction *per se* (proportion de femelles reproductrices et taille de portée de celles-ci) qui pouvait théoriquement influencer le taux de croissance. Ce résultat changeait radicalement les recommandations de gestion par rapport aux prédecesseurs, puisque, par rapport à l'élimination de jeunes renards, les actions visant à réduire la fertilité des femelles reproductrices n'auraient que peu de chance d'induire de fort changement du taux de croissance. Ce premier point est confirmé par les conclusions australiennes sur l'utilisation de l'immuno-contraception, initialement prometteuse, mais qui a pour l'heure été abandonné pour son manque d'efficacité à large échelle par rapport au cout de sa mise en place (Saunders et al. 2010).

2. Ensuite, concernant l'éventualité de réponse compensatoire aux prélèvements via une augmentation de la reproduction, nos analyses des variations des composantes de la reproduction ont aboutie à la conclusion qu'aucun phénomène de ce type n'est attendu pour les faibles densités de renards en paysage rural, que ce soit au niveau de la proportion de femelle reproductrice, et au moins au niveau de la taille de portée. Si une rupture des groupes sociaux pourrait renforcer la reproduction des femelles dominées à la suite de prélèvements intenses ou d'une épidémie sévère

dans un paysage urbain à très fortes densités, ces phénomènes ne sont pas compatibles pour la faible gamme de densité observée dans les paysages ruraux français, voire européens. Ces conclusions sont en outre cohérentes avec les faibles variations des performances reproductrices observées en différents habitats ainsi qu'avec la forte corrélation reliant la fécondité et la survie des renards les plus âgées, qui suggèrent que les conditions locales déterminent davantage la stratégie démographique locale que le compromis évolutif entre survie et reproduction (Devenish-Nelson et al. 2012). Subséquemment, dans les contextes où la survie est réduite par des actions de régulations, il est peu probable que la fécondité y soit favorisée. Aucune étude n'a d'ailleurs clairement démontré le contraire.

3. Par contre, notre travail montre que si compensation il y a lieu, c'est l'immigration en provenance de zones non contrôlées qui compenserait en majorité les prélèvements réalisé au printemps pour limiter la reproduction. En effet, tout déficit créer à cette période constitue une place libre qui peut être comblée dès l'automne suivant. Cette conclusion n'est pas en faveur des prélèvements pendant la période de reproduction, d'autant plus que le printemps n'est pas le moment de l'année où les chasseurs/piégeurs de ces territoires ruraux, agriculteurs/éleveurs notamment, sont les plus disponibles.

4. Enfin, les projections matricielles que nous avons réalisées montrent que disposer d'estimation fiable du couple survie juvénile / survie adulte suffisait pour prédire de manière satisfaisante le taux de croissance de la population. Autrement dit, les estimations de fécondité n'apportent que peu d'information en termes de dynamique. Et pourtant, le suivi de la reproduction est particulièrement couteux (collecte des carcasses, dissection, analyses histologiques...). A l'avenir, une aide à la gestion par le suivi et l'analyse démographique pourrait se dispenser de l'étude de la reproduction, en utilisant des estimations moyennes issues de la littérature.

En vertu de ces différents points, nous suggérons que la recherche comme la gestion de la reproduction du renard soient reconstruites pour être mis au second plan des priorités. Par rapport à la compréhension des variations de l'intensité de compensation (cf. Chapitre 3), de nouvelles études sur la reproduction ne semblent vraiment pas constituer d'intéressantes perspectives. De même, les pratiques de régulation spécifique, comme le déterrage n'apparaissent pas comme efficientes, vu leur maigre efficacité contrastant avec la quantité de renardeaux tués par cette méthode.

...pour étudier et focaliser la gestion sur sa dispersion

Notre étude met en avant l'immigration comme le mécanisme principal de la réponse compensatoire des populations de renards aux prélèvements. A une échelle spatiale très localisée (~10 km²: communes, réserves), l'impact des prélèvements seraient très rapidement annulé par l'apport d'immigrants venant des zones voisines et la régulation devrait ainsi être continue et de

forte intensité pour réussir à contrer les densités locales sur le long-terme. Etendre l'échelle spatiale de la gestion est la mesure communément proposée pour résoudre le problème de l'immigration (Saunders et al. 2010). Cependant, mettre en place sur tout un pays un plan de gestion d'une espèce à répartition continentale comme le renard ne paraît pas réalisable techniquement (lire néanmoins Bryce et al. 2011, Reynolds et al. 2013 pour d'intéressants contre-exemples). Nous avons déjà montré dans notre propre système qu'une régulation à une échelle régionale intermédiaire (*i.e.*, 100–1,000 km²) subissait les mêmes enjeux de compensation. C'est pourquoi nous proposons de **ne plus se focaliser sur la question de l'échelle spatiale pour favoriser la réflexion autour du calendrier de gestion**. Nos résultats suggèrent en effet que la régulation serait plus efficace si envisagée au moment adéquate. Plus précisément, une stratégie qui consisterait à **concentrer l'effort de prélèvement en hiver (Décembre-Janvier-Février) serait plus efficace à contrôler les densités de renards qu'un effort similaire réparti tout le long de l'année**. De plus, elle aurait comme fort avantage de réduire significativement (de moitié dans la situation que nous avons étudiée) le nombre de renard à éliminer pour le même résultat en termes d'effectif final. En effet, nous avons montré que la quasi-totalité des renards tués au printemps et en été ont été remplacés par la quantité équivalente en immigrants issues des populations voisines. Ainsi, ne commencer les prélèvements qu'une fois que la phase de dispersion s'est tarie (fin d'automne) **limiterait un effort double et réduirait les enjeux éthiques** de l'élimination d'un grand nombre d'animaux chaque années. Enfin, ce resserrage du calendrier de prélèvements serait confortable pour les chasseurs et les piégeurs, qui rarement professionnels, sont des acteurs du territoire (agriculteur, éleveurs...) souvent plus disponibles en cette période hivernal qu'au printemps à la reprise de l'activité. De même, cela faciliterait le suivi de la gestion avec des prélèvements uniquement constitués d'adultes, et une estimation des densités pouvant être réalisée dans la foulée (Devenish-Nelson et al. 2012). En conclusion, notre proposition est directement applicable sur le terrain et à de fortes chances **d'améliorer autant l'efficacité que l'efficience des prélèvements de renards**. C'est pourquoi nous pensons que ce travail illustre de quelle façon des protocoles d'évaluation, si possible expérimentaux, construits en collaboration étroite entre gestionnaires et chercheurs, peuvent apporter des améliorations concrètes, en réduisant l'effort des acteurs de la gestion, alors même que le contexte générale est à la réduction des ressources humaines et financières.

Identifier les contextes où il serait vraisemblable de réguler les populations

Les applications pratiques de l'identification de variations dans l'intensité de compensation sont liées à la potentialité d'**identifier des contextes pour lequel il est pertinent d'envisager une stratégie de régulation, et d'autres où il serait vain d'essayer**. Dans notre système d'étude, un effet réel des prélèvements aurait pu être atteint pour des densités de population initiales au-dessus

de 25-32% de la capacité d'accueil de la zone gérée. A l'inverse, une réduction efficace des densités inférieures à ce seuil n'aurait pas été envisageable. En plus de cet enjeu de l'écart entre la densité initiale et la capacité d'accueil du milieu, le seul niveau de densité peut demeurer une barrière à la gestion car le contrôle à long-terme des densités de renards nécessite toujours un effort intense et continu. Or, aux fortes densités observées parmi nos sites d'études (>1 fox/km²), l'effort requis (en nombre de renards à tuer) pour diminuer effectivement le taux de croissance a pu dépasser les capacités locales en moyens humains. C'est pourquoi la spécificité de chaque site (en terme de densité actuelle et de capacité de charge du milieu) et plus généralement de chaque contexte de gestion nous semble un élément clé pour une gestion pertinente des populations de renards, qui devrait être mieux pris en compte par les gestionnaires (lire aussi Heydon and Reynolds 2000). Sur ce point, nos recommandations pratiques sont encore inexistantes car l'estimation de la capacité d'accueil sur une zone géographique précise reste un enjeu réel. Toutefois, nous pensons que l'analyse des données disponibles via les indices d'abondance IKA réalisés sur de multiples territoires (e.g., 166 territoires suivis par IKA en France ; Ruette et al. 2015) pourrait permettre de caractériser plus ou moins précisément les niveaux de densités attendus pour différents types d'habitats. Ensuite, ces estimations de capacité d'accueil comparées aux densités actuelles permettrait d'identifier les régions pour lesquelles une gestion efficace des populations de renards serait envisageable et d'autres où tout effort vain pourrait être évité. Ce point nous paraît un axe pratique de recherche intéressant à court terme. D'ici là, passer des indices d'abondance classiques (IKA, comptages de fèces) à des estimations de densités prenant en compte les problèmes de détectabilité serait un premier pas majeur permettant des comparaisons valables entre sites différents (*cf.* Chapitre 4).

Envisager des solutions de gestion alternatives à des prélèvements couteux et peu efficace.

Pour finir, notre analyse permet, en identifiant certains éléments clés à la gestion du renard, de proposer quelques pistes de stratégies alternatives pour limiter à moindre frais les dégâts de l'espèce sur les activités humaines. Principalement, un accent a été mis sur l'importance de l'écart entre le niveau de densités souhaité et la capacité d'accueil du milieu. Si celle-ci est trop élevée, il n'est pas envisageable de pouvoir contrôler sur le long terme les densités de renards à un faible niveau. Une solution serait théoriquement de **pouvoir réduire cette capacité d'accueil** afin que la gestion soit plus efficace. Or, une capacité d'accueil élevée peut être une connaissance des activités humaines, desquelles le renard sait profiter au mieux. On peut déjà citer le gaspillage alimentaire, les décharges à ciel ouvert, les poubelles accessibles et le nourrissage direct, autant de ressources qui ont été tenues pour responsable des densités exceptionnelles de renards dans la banlieue des grandes villes d'Europe (Harris and Smith 1987, Cavallini and Santini 1996, Baker et al. 2000, Bino et al.

2010). Une étude appliquée a démontré expérimentalement l'intérêt de réduire la disponibilité en ressources de ce type pour réduire les fortes densités de renards problématiques en voisinage des habitations et des activités humaines (Bino et al. 2010). Les auteurs montrent qu'une réduction semblable de la capacité d'accueil a un effet direct et rapide sur les survies des individus installés. En conséquence, cette stratégie peut représenter une alternative *a priori* efficace aux prélèvements inefficaces lors de densités trop élevées. Elle pourrait aussi être testée aux alentours des élevages de volaille en plein air, qui subissent des pertes importantes du fait d'une trop grande perméabilité des clôtures (ONCFS, données non publiées).

Dans ce dernier exemple, où le renard est un compétiteur direct de l'activité humaine et de la subsistance de certains, notre travail montre que les prélèvements généralisés visant à réduire les densités de renards sur toute une zone d'étude avicole peuvent s'avérer inefficace dans certains cas en particulier si la présence d'élevages avicoles augmente la capacité d'accueil de la zone. De plus, ce type de contrôle non spécifique ne pourrait pas forcément éliminer des individus s'étant spécialisés dans la prédateur de volaille (ONCFS, données non publiées). Au contraire, une stratégie de **contrôle visant spécifiquement des individus identifiés comme spécialistes** pourrait s'avérer plus efficace à réduire les taux de prédatation (relire Sanz-Aguilar et al. 2009 pour un bon exemple sur le contrôle des goelands). Une option intermédiaire qui concentrerait l'effort de prélèvements aux alentours directs des élevages pour aussi être testée sur le terrain.

Quoiqu'il en soit, nous l'avons répété, le propre d'une gestion éclairée qui souhaite améliorer son efficience au quotidien passe par un balayage de toutes les solutions alternatives pouvant répondre à un problème (Sutherland et al. 2014) puis d'évaluer la pertinence par des protocoles expérimentaux sur le terrain (Kleiman et al. 2000). Ainsi, toutes les propositions que nous avons pu faire, et en particulier les plus concrètes directement issues de nos résultats doivent impérativement être validées par une répétition de tests réalisés dans différents contextes.

ii. Vers une gestion éclairée et modulable des populations de renard ?

Tester nos résultats dans des contextes différents

Notre travail a consisté en une évaluation des pratiques de régulation des populations de renards dans le paysage rural français. En améliorant certains points de connaissances, et surtout en proposant des aménagements afin que la gestion soit plus efficace pour un cout humain, financier et éthique moindre, ce travail participe au développement de la gestion éclairée des espèces considérées nuisibles au sein des territoires agricoles. Il conviendrait maintenant de travailler à la mise en place d'une gestion modulable de ces espèces.

Bien que la stratégie de régulation que nous avons proposé ait été suggérée par une étude réalisée sur 5 sites caractérisés par un certain type de milieu agricole utilisant des combinaisons de

méthodes de prélèvements particulières, nous pensons que nos résultats peuvent offrir un certain cadre sur lequel de nombreux protocoles de gestion pourraient être testés en différents paysages, avec d'autres combinaisons de méthodes, et potentiellement ciblant d'autres espèces de petits carnivores (mustélidés par exemple). **Une réPLICATION semblable de notre travail pourraient en faciliter la généralisation mais l'aussi l'adaptation à de multiples contextes.** Plus précisément, nous demandons à ce que les gestionnaires potentiellement intéressés mettent sans plus tarder en place des protocoles expérimentaux testant dans leur contexte spécifique, l'efficacité respective i) de prélèvements multiples et répartis toute l'années (ce qui était le cas dans nos sites d'études), ii) de prélèvements focalisés sur une courte période hivernale après que la dispersion ait cessée (ce que nous proposons suite à notre analyse), et iii) d'une absence totale de prélèvements pour que la mise en évidence d'un effet des actions ne soit que davantage établie.

En outre, la mesure de l'efficacité devra à la fois portée sur la capacité à réduire les densités de renards, mais aussi et surtout sur la **capacité à favoriser la dynamique d'espèces de petits gibiers et des espèces menacés** par les niveaux de prédatation trop élevés, effet qui reste l'objectif principal de la régulation des espèces considérés nuisibles. A ce propos, si notre travail s'est malheureusement arrêté à l'étape de l'effet sur le prédateur, la manipulation expérimentale des prélèvements sur les sites champenois avait initialement pour objectif de quantifier l'effet de la gestion du renard sur les populations de lièvre, qui ont été suivies en parallèle. La suite de ce travail est donc très attendue, car, rares sont les études qui ont démontré expérimentalement que les populations de renard impactait significativement les densités de petits gibiers (Trout and Tittensor 1989, Banks 2000, Norbury and Jones 2015). Selon ces dernières revues, la régulation des renards pourrait être bénéfique aux populations de lagomorphes, mais uniquement quand ces derniers sont en faible densité, affectés par des maladies ou un manque de ressources. Néanmoins, les expériences de gestion doivent se multiplier pour aboutir à des méta-analyses suffisamment puissantes pour éclairer la mise en place de protocole de régulation (à l'image de Smith et al. 2010 par rapport aux espèces menacées).

Enjeux et potentialités d'une gestion modulable des espèces considérées nuisibles.

Comme le présentait l'introduction de ce tome III, les enjeux à la gestion des espèces considérées nuisibles sont considérables. Régulièrement, des réunions tendues et des débats de société houleux ont lieux, notamment en France, au sujet de la décision de classer telle ou telle espèce comme nuisible à l'échelle d'un territoire donnée. Malgré que l'ONCFS, en tant qu'organisme public, fasse tout son possible pour apporter un maximum d'éléments rationnels à la prise de décision, la majorité des décisions sont prises à l'avantage du groupe de pressions qui a sur le moment, ou sur ce territoire, la plus forte influence (cf. Tome IV Chapitre 3). La raison de ces

tensions ? Des milliers à des centaines de milliers d'animaux tués légalement selon les espèces (Albaret et al. 2014) car ils sont/seraient nuisibles aux activités voire à la santé humaine. De plus, dans une majorité de situation, les prélèvements réalisés seraient sans effet sur la dynamique de ces espèces régulées comme sur la métrique qui pousse à leur régulation (présence de petit gibier, taux de prédatation sur les volailles...). Ainsi, en plus d'un cout sociétal en termes de rapport de forces et de conflits, les pratiques de régulation gaspilleraient une importante quantité de ressources humaines et financières. Et pourtant, les arguments s'accumulent en faveur d'un nécessaire contrôle de certaines espèces prédatrices, qui voient leur impact sur certaines espèces déjà menacées grandir du fait de l'anthropisation croissante des milieux agricoles. En résumé, tout porte à croire qu'il s'agit là d'un **problème socio-économico-écologique d'importance auquel il est urgent d'apporter une aide scientifique et pratique.**

Face à l'absence totale de gestion de ces espèces considérés nuisibles, et du renard tout particulièrement, un besoins de plus en plus prégnant se fait sentir pour instiller des petites touches de gestion éclairée et modulable dans ce problème d'ordre sociétal. C'est typiquement le but du protocole qui a été analysé dans ce tome. Pour aller plus loin, un projet européen de collaboration avait été proposé à l'initiative du hollandais J.L Mulder pour aboutir à la mise en place d'une réelle gestion modulable de l'espèce, à l'image de celle que nous avons présenté dans le tome I sur les canards d'Amérique du Nord (Nichols et al. 2007). Le but de ce projet était de poser les fondations d'une évaluation et d'une optimisation de tous les programmes de régulation touchant le renard afin d'en améliorer l'impact, pour simultanément en réduire le cout effectif en vie animale et en effort humain et financier. Ce projet était centré sur la construction d'un modèle démographique, perfectible au fil des années qui, en résumant notre connaissance de la dynamique de l'espèce, pourrait répondre à des objectifs de régulation précis dans différents contextes. Les implications de la démographie intermédiaire en terme de gestion est fondamentale puisqu'on ne peut pas s'attendre à ce qu'une seule stratégie de régulation soit optimale dans toutes les contextes locaux, de même que les populations de renards répondent toutes de la même manière à une stratégie de régulation.

A quoi ressemblerait une gestion modulable du renard ?

Si l'on reprend les caractéristiques ayant été détaillées dans le chapitre 2 du tome I, une gestion modulable du renard devrait présenter les points suivants :

- Chaque année, un objectif de densité de renards serait défini à l'échelle d'un territoire homogène (en terme d'habitat, de pratiques agricoles et de populations) par les différents acteurs de ce territoire (chasseurs, piégeurs, agriculteurs, pouvoirs publics et autres riverains)

- Le quota de prélèvements requis pour atteindre cet objectif serait estimé par un modèle démographique utilisant les prélèvements de l'année passée pour estimer la densité de renards au début de la saison. Les prélèvements pourraient être concentrés entre Décembre et Février
- Les prélèvements réalisés seraient rigoureusement enregistrés pour permettre la mise à jour du modèle démographique de référence, établis grâce à la mise en commun des données de tous les territoires réalisée par l'organisme publique (ONCFS).
- A la fin de la saison, l'effectif de renard sur le territoire serait estimé début Février pour évaluer si l'objectif initial a été atteint et pour définir l'objectif de l'année suivante...

Ce schéma théorique soulève néanmoins deux principales questions :

- **Une telle gestion était envisageable ?**

Elle n'est en tout cas pas à l'ordre du jour tant il reste encore des enjeux de connaissances à approfondir parmi ceux que nous avons déjà soulevés. Du plus, l'écart entre la régulation telle qu'elle est aujourd'hui pratiquée et ce schéma de gestion modulable paraît trop important pour être vraisemblable. Après, je n'ai pas le recul ni une connaissance suffisante des enjeux locaux de cette gestion pour présager d'un intérêt ou d'une volonté des acteurs de la régulation du renard à mettre en place ce type de fonctionnement. Selon Sandrine Ruette, la priorité est d'abord de comprendre l'effet des pratiques actuellement réalisées dans les diversités de contextes pour apporter des éléments quantitatifs lors des décisions de classement d'espèces nuisibles.

- **Quelles données utilisées pour définir les objectifs et les quotas de prélèvements ?**

L'objectif serait de limiter au minimum les données supplémentaires à récolter pour ne pas dépenser des ressources humaines et financières dans un contexte de restriction. Tirer le maximum d'information des tableaux de prélèvements constituerait la meilleure option. Or, si le modèle phénoménologique présenté est pris comme base pour le calcul des quotas de prélèvements, seule l'information sur l'effectif initial de renards adultes en Février est requise, à partir du moment où les variations de la reproduction sont négligées en utilisant des données moyennes. En conséquence, une perspective importante de ce travail serait d'appliquer à la régulation du renard les méthodes existantes d'estimation de l'abondance à partir des tableaux de prélèvements (Williams et al. 2002, Skalski et al. 2005). Des informations supplémentaires comme la pression de piégeage ou l'effort de chasse pourrait être récoltées en parallèle de l'enregistrement des prélèvements (donc à moindre cout) pour ajuster des modèles d'estimations de l'abondance de type « Catch-Per-Unit-Effort (CPUE) », utilisés notamment en analyse des pêcheries (e.g. Rochette et al. 2013). Dans le cas où ces recherches n'aboutiraient pas à des estimations de qualités, il pourrait être envisagé de conserver le recours aux comptages aux phares réalisés en Février. Seulement, ceux-ci devront tenir compte des problèmes de détectabilité, tout en limitant les coûts supplémentaires.

iii. Un retour sur le terrain après l'analyse des données récoltées

De la même manière que le tome II, nous concluons notre travail d'écologie appliquée sur la gestion du renard par un retour sur le terrain visant à améliorer l'efficience des protocoles de suivis de populations, que nous avons jusqu'à présent analysé pour en retirer des savoirs fondamentaux comme appliqués. Après avoir déjà discuté du suivi de la reproduction dans les paragraphes précédents, cette dernière partie s'intéresse à **l'optimisation des protocoles d'estimations de densités de renards**. En effet, nous avons insisté sur les bénéfices de l'application de la méthode *Distance-sampling* aux comptages nocturnes de renard. Or, si cette méthode permet de tenir compte de manière efficace des variations de la détectabilité des renards, elle requiert un investissement supplémentaire, d'abord financier avec l'achat de télémètre, mais surtout humain à cause du temps que nécessite la mesure des distances d'observations puis leur analyse. Une intéressante perspective de recherche serait de comparer l'efficience du protocole *Distance-sampling* à détecter des tendances dans les variations de densités par rapport à des méthodes alternatives comme la méthode « N-mixture » (Besnard 2013). En effet, cette dernière ne modifierait qu'à la marge les protocoles de comptages déjà réalisés pour les indices d'abondances (IKA) pour estimer la détectabilité et la densité des renards grâce aux multiples passages réalisés (Royle 2004). La méthode *Distance sampling* serait plus puissante pour les espèces assez abondantes et facilement détectables (Besnard 2013), mais ces conclusions doivent être validées pour les comptages renards et surtout être pondérées par rapport au coût de mise en œuvre.

Dans l'attente d'un tel travail, nous nous sommes pour l'heure intéressé à **tirer le maximum d'information de tous les IKA qui ont été réalisés sur de multiples territoires en France**. En effet, la discussion de l'article paru dans *Journal of Wildlife Management* insiste sur le besoin de pouvoir estimer les capacités d'accueil de différents types d'habitats afin d'en inférer les potentialités de régulation (cf. Chapitre 3). Or, le modèle phénoménologique que nous avons utilisé sur 5 sites d'études pourrait être généralisé à de nombreux territoires **si les indices d'abondances pouvaient être convertis en densités** de renards. Dans un autre domaine, l'analyse combinée des IKA pouvait **informer la tendance d'évolution des populations de renards à l'échelle du pays**. Cette tendance informerait sur l'effet des prélèvements à une échelle nationale en gommant les particularités régionales, et en répondant aux inquiétudes sur une possible exposition, ou au contraire un possible déclin global des densités de renards. L'article qui suit, rédigé par Sandrine Ruelle et publié dans la revue *Faune Sauvage* au premier trimestre 2015, s'est intéressé à ces deux aspects d'une meilleure utilisation des données de comptages aux phares.

Évolution des populations de renards en France: Analyse des suivis réalisés par comptages nocturnes (2004-2013) par S. Ruette, N. Lieury, M. Albaret, J. P. Arnauduc, & S. Devillard.

Résumé : Les suivis répétés de populations de renards par comptages nocturnes aux phares peuvent-ils constituer des indicateurs fiables des tendances des effectifs des populations ? Une enquête nationale a été réalisée en 2013 auprès des Fédérations Départementales de Chasseurs (FDC), qui mettent souvent en place ce type de suivi. Grâce à une bonne participation, l'analyse des suivis réalisés pendant 10 ans sur 166 territoires met en évidence une pente très légèrement positive des indices kilométriques d'abondance (IKA). Ayant montré par ailleurs qu'il est pertinent d'utiliser ces indices pour identifier des tendances et possible de les convertir sous certaines conditions en densité de renards, les suivis réalisés ces dernières années indiquent une stabilité moyenne des densités de renards sur les territoires suivis.

Une bonne participation à l'enquête

Les suivis des populations de renards par comptages nocturnes à l'aide de phares sont souvent utilisés comme des indicateurs de l'évolution des populations à l'échelle d'un territoire d'étude (Stahl 1990). Cependant, les difficultés à réaliser localement des protocoles de suivis précis et non biaisés impliquent que les informations issues de ces suivis ne sont interprétables en terme de tendance que moyennées sur un ensemble de territoires, puisque des biais opposés ont plus de chance de s'annuler. En collaboration avec la Fédération Nationale des Chasseurs, une enquête nationale a été lancée en juillet 2013 auprès des FDC. Cette enquête avait pour objectif de rassembler des données de comptages nocturnes de renards sur un ensemble de territoires en France afin d'estimer leurs tendances d'évolution. Au total **54 FDC ont répondu** à cette enquête (Figure 86) et fourni des suivis sur **185 territoires différents**.

Pour estimer une tendance d'évolution moyenne sur un ensemble de territoires et assurer une meilleure précision autour de cette estimation par la bonne répétabilité des mesures sur un territoire donné, nous avons sélectionné des territoires :

- i) clairement délimités géographiquement et/ou identifiés par leurs caractéristiques de gestion,
- ii) suivis pendant au moins 5 ans, et à la même saison (de décembre à Mars généralement, et quelquefois jusqu'en avril-mai pour quelques zones d'altitude,
- iii) sur lesquels au moins 2 répétitions (nuits) avaient été effectuées tous les ans,
- iv) sur lesquels les distances parcourues et éclairées étaient connues avec précision.

Au final, nous avons gardé un **ensemble de 166 territoires, répartis dans 38 départements** (Figure 86) et présentant les conditions requises sur la méthode IKA¹⁴ (Indice Kilométrique d'Abondance), pour laquelle les comptages sont réalisés le long de tronçons. Cinquante-six d'entre eux ne présentaient que 2 répétitions par année. Le nombre de territoires suivis a été suffisamment important pour caractériser la tendance d'évolution moyenne des populations sur ces territoires au cours des dix dernières années, soit **entre 2004 et 2013** (en moyenne 125.5 ± 37.6 SD [56-163]).

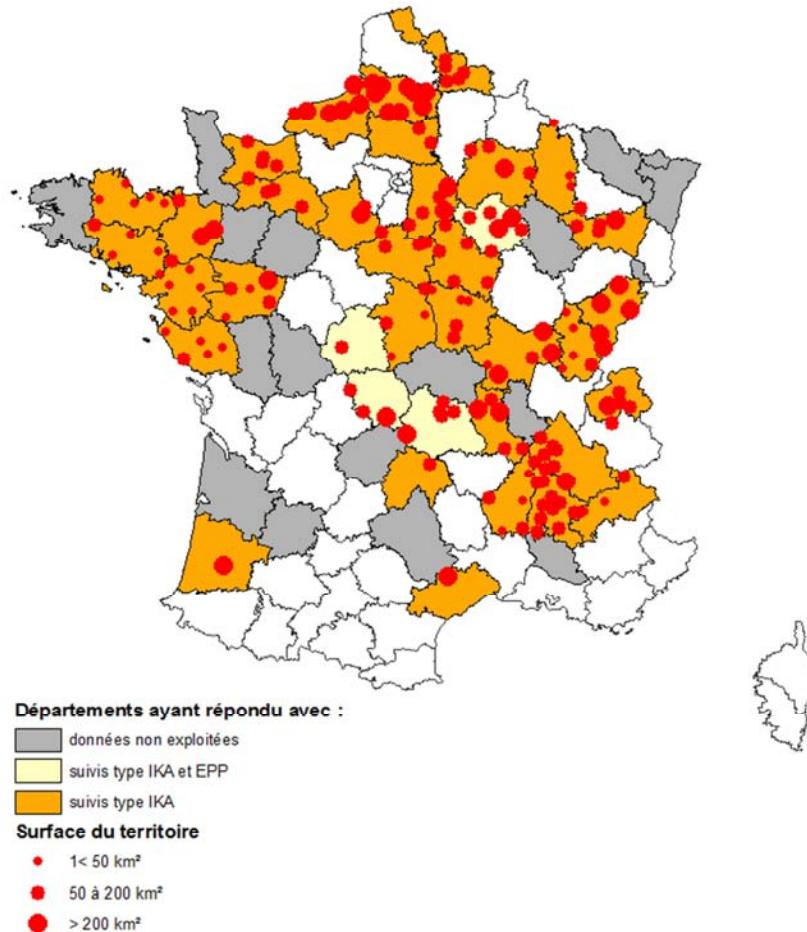


Figure 86 : Répartition des territoires retenus et des FDC ayant répondu à l'enquête

Des territoires et des efforts de comptage variés

Les territoires retenus sont très peu représentés dans le quart sud-ouest et dans le sud-est de la France (Figure 86) et correspondent à des types de milieux très variés qui peuvent être regroupés en quatre grandes catégories : les territoires à dominante de plaines cultivées ($n=69$), les zones de polyculture-élevage ($n= 29$), les zones à dominante bocagère, comprenant les vignobles, les zones de maraîchage et des coteaux ($n=41$), et les prairies et zones d'herbage, parfois en altitude ($n=27$). La proportion de milieu boisé est très variable, allant de moins de 1 % à 81 % (en moyenne 28 ± 21 %). Ces territoires sont situés dans 121 régions agricoles différentes.

¹⁴ L'article original présente aussi les données de 9 territoires suivis par la méthode de l'échantillonnage par points.

La surface moyenne des territoires est de $206 \pm 371 \text{ km}^2$ ($n=166$) et plus de la moitié des territoires ont une surface comprise entre 50 et 200 km^2 ($n=85$), taille habituellement recommandée pour le suivi des populations de renards (Ruelle et al. 2003). Trente-neuf territoires ont une surface plus petite (minimum 11 km^2) et 42 une surface plus grande (maximum 3910 km^2). Le nombre de kilomètres parcourus par comptage a été de $73 \pm 86 \text{ km}$ [5.34-594]. Globalement, la distance parcourue est corrélée positivement à la surface du territoire. Le nombre de kilomètres prospecté par unité de surface est cependant plus élevé sur les territoires restreints (moins de 50 km^2 : $0.72 \pm 0.45 \text{ km/km}^2$), et plus faible sur les vastes territoires (plus de 200 km^2 : $0.32 \pm 0.30 \text{ km/km}^2$) par rapport aux territoires d'une surface de 50 à 200 km^2 ($0.59 \pm 0.48 \text{ km/km}^2$). Ces éléments traduisent une **grande variabilité des territoires** aussi bien dans leurs caractéristiques paysagères que concernant les surfaces et distances prospectées.

Des indices kilométriques stables depuis 10 ans

L'IKA était en moyenne de **0.43 ± 0.39 renards/km** parcouru sur les 166 territoires, avec de grandes variations d'un territoire à l'autre et d'une année à l'autre (Figure 87.a). Un modèle linéaire généralisé mixte a permis de tester l'évolution moyenne de l'IKA au cours des 10 années en prenant en compte la diversité des territoires suivis en terme de superficie (<50 km^2 , 50-200 km^2 , >200 km^2). Malgré de fortes variations d'un territoire à l'autre, ce modèle montre une **tendance positive** à l'augmentation de l'IKA entre 2004 et 2013, significative sur les territoires de plus de 50 km^2 (< 0.001) mais pas sur les territoires de moins de 50 km^2 (Figure 87.b). L'augmentation estimée sur les territoires de plus de 50 km^2 reste néanmoins **très faible sur 10 ans**.

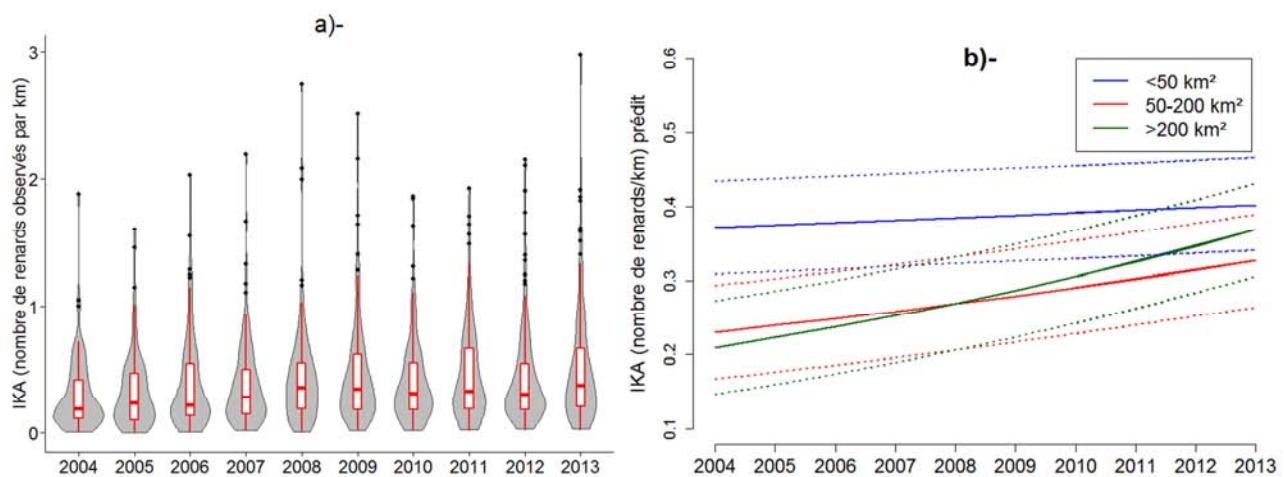


Figure 87 : a)- Boîte de dispersion en violon (barre rouge : médiane, boîte rouge : distribution comprenant 50 % des valeurs s'étendant du quartile 0.25 au quartile 0.75, et boîte en violon en gris représentant la répartition des données) de l'IKA par année sur les 166 territoires suivis et b)- Evolution moyenne de l'IKA prédict par le modèle linéaire généralisé mixte retenu pour un parcours de 41 km (valeur médiane sur les 166 territoires) en fonction de la superficie du territoire.

Peut-on passer de l'IKA à des estimations de densités pour suivre l'évolution de populations?

La tendance précédemment estimée à partir de l'IKA ne peut pas être extrapolée directement en termes de densité de renards car cet indice ne prend pas en compte la détectabilité des individus et il n'est pas forcément proportionnel à la densité. Pour conclure à une tendance en termes de densités, il fallait donc **vérifier que la détectabilité n'avait pas varié au cours du temps**. En effet, des modifications des milieux, des améliorations liées au matériel (phares plus puissants) ou des changements d'observateurs pourraient avoir rendu les observations de renards plus faciles au cours du temps. De même, il fallait **vérifier que la proportionnalité de la relation entre l'indice et la densité** car la détection de renards peut être plus facile à forte densité.

Une étude menée dans les années 2000 avait permis d'estimer les densités en renards par la méthode *distance sampling* sur 12 territoires en France (Ruelle *et al.* 2003). Cette méthode permet en effet d'estimer une densité D à partir de données de comptages nocturnes. Le principe est d'estimer la largeur effective de la bande éclairée (*ESW*) à partir des distances entre observateurs et renards, mesurées précisément à l'aide d'un télémètre. La densité D est directement reliée à l'IKA, selon la formule : $D = IKA/2*ESW$, soit au facteur $1/2*ESW$ près. *ESW* traduit la détectabilité des renards sur un territoire. La méthode *distance sampling* nécessite un travail important sur le terrain et l'acquisition de matériel spécifique assez coûteux mais intègre explicitement la probabilité de détection des individus au calcul de densité.

A partir des données des années 2000 et en ajoutant les données plus récentes de territoires d'Ille-et-Vilaine (Lieury *et al.* 2015, Figure 89.a), nous avons utilisé une méthode récente de *Multiple Covariates Distance Sampling* (MCDS) associant des covariables afin d'étudier la variabilité temporelle et spatiale de *ESW* sur les différents territoires. Ainsi, nous voulions vérifier que les variations des *ESW* entre territoires pouvaient être négligées ou expliquées par des facteurs paysagers mesurables et que les variations temporelles ne biaisaient la tendance estimée (Cadre 1).

Pour caractériser les territoires, nous avons étudié des variables du paysage qui auraient pu influencer la valeur de la largeur effective de la bande éclairée. Deux groupes d'indices ont été construits par territoire : des indices de fragmentation forestière à partir des données « végétation » de la BD Topo (IGN) en prenant en compte les surfaces boisées supérieures à 500 m² et des indices de relief à partir de données de BD Alti 75 m (IGN). Les 15 territoires étudiés présentent de grandes variations de la proportion de surfaces boisées (8.2 à 55.9 %), mais également de la répartition de ces patchs boisés (nombre, taille moyenne), de la disponibilité en lisières (densité, longueur moyenne par patch), et de la distance moyenne au patch voisin le plus proche. En termes de relief, la pente moyenne varie entre 2 et 17.7 %, et les indices de relief, mesure vectorielle de la rugosité du paysage et indice de rugosité du paysage varient respectivement de 0.1 à 5 et de 27 à 200.

Encadré 1 : Analyse *Distance sampling* de 15 territoires

En utilisant l'approche MCDS (cf. Chapitre 1), nous avons testé quatre hypothèses :

- La largeur effective de bande, ESW , est propre à chaque territoire et elle varie entre années. En conséquence, la variabilité spatio-temporelle dans la détection empêcherait toute identification d'une tendance comme une extrapolation des IKA à des valeurs de densité ;
- ESW est différent pour chaque territoire mais varie peu d'une année à l'autre. En conséquence, les IKA réalisés pourraient être extrapolés à des densités si ESW est estimée par un protocole *Distance sampling* au moins une année ;
- ESW dépend de facteurs paysagers relativement simples (relief, couvert forestier, indice de fragmentation). Les IKA pourraient être extrapolés après un inventaire des caractéristiques des territoires, et s'ils rentrent dans les gammes des territoires étudiés avec *Distance sampling* ;
- ESW est similaire dans tous les territoires. En conséquence, les IKA peuvent être extrapolés à partir d'une estimation commune unique de ESW .

La sélection de modèle a conduit à retenir comme meilleur modèle celui qui retient le **territoire en covariable modifiant la fonction de détection** (Figure 88). L'ordonnée à l'origine est la même, *i.e.* la probabilité d'observer les renards proches de la route est modélisé identique entre les territoires. Seule la forme de la courbe varient du fait des conditions plus ou moins difficiles pour réaliser des observations lointaines sont selon les territoires. La variation dans la probabilité de détection à longue distance est visiblement assez forte selon les groupes.

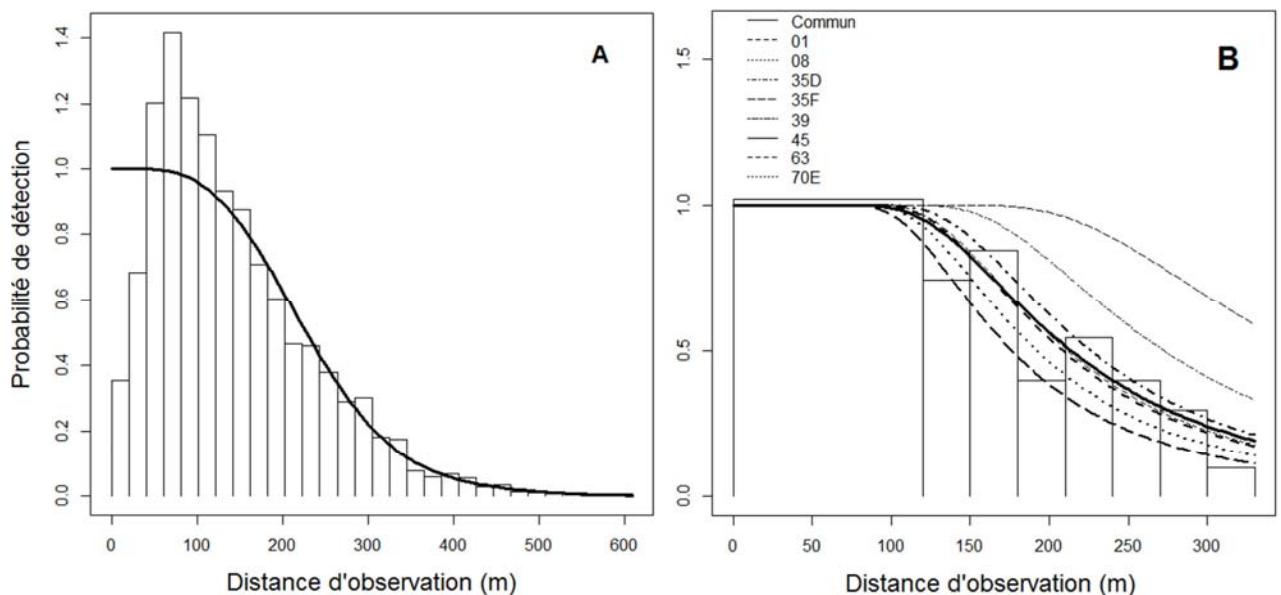


Figure 88 : Représentation graphique du modèle MCDS par territoire. En A, l'histogramme de toutes les données cumulées est représentée avec une fonction de détection commune. En B, les fonctions de détections pour quelques territoires sont comparées à la fonction de détection commune.

Les analyses *Distance sampling* permettent de retenir les points suivants :

- **Au sein d'un territoire**, il n'y a pas eu de tendance mais des variations non significatives de la détectabilité au cours du temps, justifiant l'identification d'une tendance d'évolution sur les IKA.
- **Entre les différents territoires**, la probabilité de détecter des renards à longue distance a varié significativement. Elle ne peut donc pas être considérée comme équivalente entre tous les territoires. De plus, aucune des variables environnementales testées n'a permis de rendre compte des variations de *ESW* entre les territoires. Ces différences sont donc à relier à d'autres facteurs qui influent sur la « visibilité » lors des comptages : des différences entre observateurs, des variations liées aux conditions climatiques, des différences de comportement des renards d'un territoire à l'autre ou une combinaison plus complexe de variables environnementales.

La meilleure solution pour estimer les densités serait d'estimer sur chaque territoire la largeur effective de la bande éclairée par la **mise en place d'un protocole *distance sampling* pour une année**. Les IKA réalisés les années suivantes pourraient alors être extrapolés, s'il n'y a pas de modification importante du paysage. Néanmoins, les variations de l'*ESW* entre territoires sont faibles en valeur par rapport aux variations des IKA. Un examen précis des gammes de variation des *ESW* sur les 15 territoires montrent que plus **de 80 % de la variance de l'estimation de la densité est expliqué par l'IKA**, celui-ci jouant donc un rôle prépondérant dans l'estimation des densités. La comparaison des estimations de densités calculées d'une part à partir d'une *ESW* commune et d'autre part à partir d'une *ESW* propre à chaque territoire permet de juger de l'erreur commise en ignorant les différences de détectabilité entre territoires (Figure 89.b). Elle montre que les écarts sont le plus souvent faibles, en moyenne $13\% \pm 11\%$, avec toutefois des écarts allant jusqu'à 20 à 38 % sur quatre territoires mais restent toujours dans l'intervalle de confiance des estimations de densités. **La relation entre l'IKA et la densité est donc quasi-proportionnelle**.

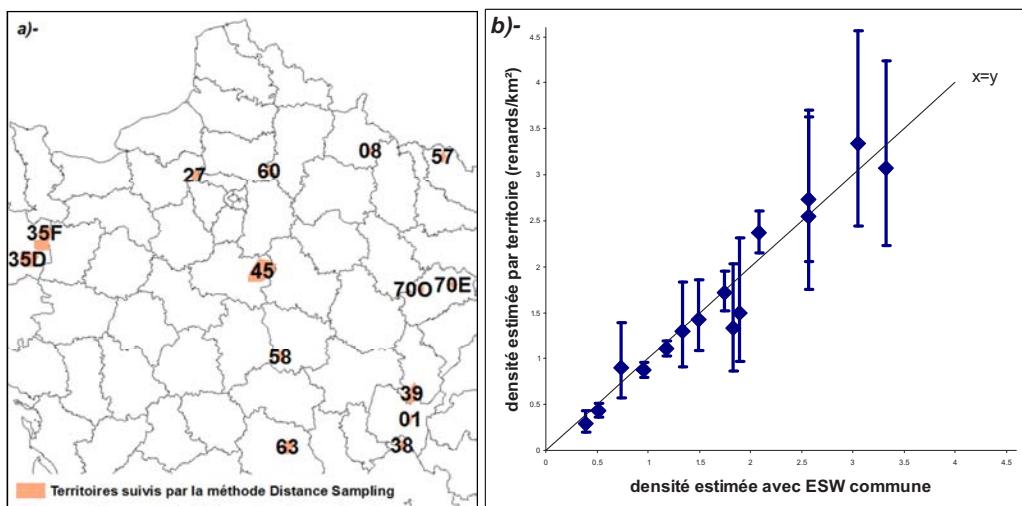


Figure 89: a)- Localisation des 15 territoires suivis par *distance sampling* et b)- Comparaison des estimations de densité obtenues avec une *ESW* commune sur les 15 territoires étudiés aux estimations obtenues à partir d'une *ESW* propre à chaque territoire (en ordonnée ; avec l'intervalle de confiance à 95% associé).

Ainsi, en l'absence d'une estimation de la largeur effective de la bande éclairée pour chaque territoire, les **IKA peuvent être extrapolés à des densités** en utilisant l'estimation globale calculée sur les 15 territoires, soit $ESW=221$ m (CV 4.8 % [201.4 ; 242.5]). La gamme des IKA mesurés sur les territoires étudiés par *Distance sampling* couvre celle des IKA mesurés sur les 166 territoires. A l'IKA moyen de 0.43 correspond une densité de 0.97 renards/km² environ. En 2013, 50 % des IKA étaient compris entre 0.20 et 0.66 avec un maximum de 2.99 soit une **gamme de densités allant de 0.45 à 1.49 renards/km²** et un maximum de 6.7.

Les comptages de renards sont-ils des indicateurs fiables de l'évolution des populations ?

Notre étude montre que les suivis répétés de populations de renards par comptages nocturnes aux phares peuvent constituer de bons indicateurs de l'évolution des populations. En effet, la faible variation de la distance de détection des renards dans le temps pour un territoire donné, justifie l'utilisation des IKA comme indicateurs. Ainsi, les modifications des paysages en 10 ans (*e.g.* arrachage des haies) n'aurait pas fait varier la détection des renards.

Plusieurs améliorations doivent être envisagées. Tout d'abord, la précision autour des IKA est corrélée au nombre de répétitions réalisées au cours d'une même année et cette précision détermine la capacité à détecter une tendance. Dans notre cas, cette précision était en moyenne de 28 à 36 % sur les territoires suivis (coefficients de variation) avec des valeurs dépassant parfois les 100 %. A cause d'un nombre de répétitions souvent faible (souvent pas plus de 2 par an), la précision des IKA actuellement réalisés en France est assez faible. Cette précision pourrait être grandement améliorée en **augmentant le nombre de répétitions** effectué chaque hiver. Si cet effort supplémentaire peut paraître difficile, il pourrait en fait être envisagé après avoir **rationaliser la surface des territoires suivis, la distance parcourue comme le nombre de parcours**. Dans certains territoires, l'économie des coûts de suivi engendrée par cette standardisation pourraient être réallouée au nombre de répétitions. De même, pour rendre les résultats plus comparables entre territoires, un protocole commun pourrait être proposé, précisant notamment la méthode d'échantillonnage, fixant la taille des territoires, et un nombre de répétitions par année entre 3 et 6.

Ensuite, la détectabilité des renards à longue distance (ESW) semble varier sensiblement entre territoires, sans que nous n'ayons pu identifier de variables du paysage expliquant ces variations. La réalisation des comptages en période hivernale, lorsque la population ne concerne que des adultes, limite certaines variations dans l'activité et le comportement des renards. Néanmoins, d'autres facteurs peuvent induire des variations entre territoires comme par exemple la pression de chasse et de piégeage, pouvant faciliter la fuite ou la dissimulation d'individus. Pour les futurs suivis, il conviendrait de **relever tous les éléments pouvant faire varier la détection** (observateurs, conditions climatiques, habitats...) et de répéter au maximum les parcours dans les mêmes conditions d'observation.

Enfin, même si l'influence des variations d'*ESW* sur les estimations de densités semble modérée, l'extrapolation de l'IKA aux densités en **utilisant une estimation d'*ESW* commune** à tous les territoires conduit à **diminuer la précision des estimations**, donc la capacité à détecter des tendances. Cette extrapolation nous semble utile pour évaluer la gamme de densités de renards observés en France, mais nous ne recommandons donc pas son utilisation pour étudier les tendances par site. Il est alors préférable d'appliquer un protocole *distance sampling*, au moins la première année du suivi, afin d'estimer la détectabilité sur le territoire.

Les densités de renards augmentent-elles en France ?

Les résultats précédents montrent que les IKA sont en moyenne stables voire légèrement en augmentation au cours des 10 dernières années sur tout un ensemble de territoires répartis en France. Si l'on traduit ce résultat en termes de densité de renards en utilisant une ESW commune, cela correspond à une **augmentation de 0.07 renards/km² par an**. La petite taille de l'effet mis en évidence nous invite donc à conclure en faveur d'une **stabilité moyenne des populations de renards depuis 10 ans**. L'absence d'informations concernant la pression de prélèvements exercée sur ces territoires ne permet pas d'interpréter plus avant ces résultats. Cependant, sur ces nombreux territoires suivis sur une bonne partie du pays, les populations de renards semblent en moyenne ne pas avoir connu de déclin ni d'augmentation importants depuis 10 ans. La mise en évidence de cette stabilité moyenne autorise cependant l'existence de variations locales plus marquées même si équitablement réparties entre déclin et croissance.

Des pistes d'amélioration : comprendre les variations des densités

A l'avenir, et sous réserve d'une amélioration de la standardisation des protocoles de suivis des populations de renard, il pourrait être envisagé de **comprendre les causes à l'origine des variations de densités** entre les territoires et au cours du temps. En particulier, il serait intéressant de corrélérer ces variations aux types d'habitat, à la disponibilité en nourriture et à la pression de prélèvement. Identifier des effets permettrait d'envisager de nouvelles pratiques de gestion. Tout particulièrement, les suivis de populations pourraient être utilisés afin de mesurer l'impact de la chasse et du piégeage sur les densités de renard, étendant ainsi à l'échelle du territoire des travaux précédemment réalisés à l'échelle des GIC (Lieury et al. 2015). Dans le cas présent, il semble que l'augmentation des densités ait été limitée dans les territoires de plus faibles surfaces. Or, les prélèvements de renards semblent être plus efficaces à petite qu'à large échelle, l'immigration compensant les prélèvements quand ils ne sont pas homogènes sur un grand territoire (Lieury et al. 2015). Les suivis de population permettraient à l'avenir d'améliorer notre compréhension de ces phénomènes et donc d'améliorer la gestion de l'espèce sur le territoire français.

Conclusion

- 1.** En établissant la responsabilité de l'immigration dans la résistance des populations de renards aux actions de régulation, ce second travail répond au premier objectif de la thèse.
- 2.** En utilisant un modèle phénoménologique qui a permis d'identifier l'immigration comme le principal mécanisme de compensation démographique, ce second travail répond au deuxième objectif de la thèse.
- 3.** En interprétant avec l'aide des gestionnaires les analyses des suivis démographiques qu'ils ont mis en place puis en travaillant ensemble pour améliorer en retour l'efficience des efforts sur le terrain, ce premier travail répond au troisième objectif de la thèse.
- 4.** En évaluant les actions de régulation réalisées et en proposant des pistes d'amélioration ou de recherches supplémentaires à mener, ce premier travail répond au quatrième objectif de la thèse.
- 5.** Enfin, en ayant étendu à un contexte de gestion cynégétique le travail que nous avions réalisé pour la conservation des rapaces menacés, nous répondions par la même au dernier objectif de la thèse.

L'objectif de la discussion générale (Tome IV) sera de mettre en perspective le travail que nous avons réalisé sur ces deux systèmes d'études contrastés, notamment pour en tirer des leçons communes. En particulier, je montrerais en quoi mon travail de doctorat s'inscrit dans le développement d'une gestion intégrative des populations animales.

Tome IV : Discussion générale

Vers une gestion intégrative des populations animales ?

La discussion générale de mon travail de thèse consiste en une définition de ce que pourrait être une gestion intégrative des populations animales. Titre de ce manuscrit, cette expression et ses implications ne sont pas apparues dans la littérature scientifique en gestion des populations. Derrière ce titre se cache une volonté de mettre en cohérence les différentes leçons que j'ai pu tirer de mon doctorat dans le domaine de l'écologie appliquée. Ainsi, les différentes idées que porte cette discussion générale répondent ou s'enrichissent des éléments abordés dans l'introduction générale comme dans les résultats à proprement parlé. Je les ai organisées en définissant ce que j'entends par gestion intégrative en cinq éléments distincts, à la fois indépendants et intimement liés :

i) l'intégration des processus de dispersion à l'étude de la dynamique des populations gérées, **ii)** la combinaison des différentes sources d'informations démographiques permettant une évaluation autant phénoménologique que mécaniste de la réponse des populations à la gestion, **iii)** la démocratisation d'une telle évaluation autant en conservation des espèces menacées qu'en exploitation/régulation des espèces gibiers ou considérées comme nuisibles, **iv)** la facilitation de cette dynamique d'évaluation par une meilleure collaboration entre chercheurs et gestionnaires, et enfin, **v)** le renforcement de cette collaboration recherche-gestion en favorisant une formation généraliste aussi fondamentale qu'appliquée. A mon sens, ces cinq éléments, parmi d'autres que je n'ai pas encore relevé, complètent la notion préexistante de gestion éclairée et modulable, en permettant de lever les barrières, présentées en Introduction, qui entravent sa mise en place.

Nota bene : Au fil de cette discussion, l'utilisation du « nous » fera référence aux questionnements, et aux interprétations qui ont émergé au cours de mon doctorat grâce à un travail collaboratif avec mon directeur de thèse et les autres personnes avec qui nous avons échangé. A l'inverse, l'utilisation de « je » précisera qu'il s'agit de questionnements et d'interprétations personnelles issus de mon travail.

Chapitre 1 — Tenir compte des processus de dispersion lors de l'étude de la dynamique des populations gérées et de l'évaluation des actions de gestion

Dans le tome I de ce manuscrit, il a d'abord été rappelé un principe fondamental en dynamique des populations, à savoir que le taux de croissance d'une population est déterminé autant par les naissances et décès locaux que par les phénomènes d'émigration et d'immigration. Ensuite, il a été pointé l'importance de comprendre la dynamique d'une population gérée pour en améliorer la gestion. Même si nous n'avons pas réalisé une revue complètement exhaustive de la littérature en écologie fondamentale comme appliquée à la gestion, il nous semblait que l'influence de la dispersion avait été largement sous-évaluée en dynamique de population comme ses implications concrètes en termes de gestion. Dans cette partie, j'aborderai quelques limites associées à la gestion spatialement localisée des populations avant de préciser quelle valeur ajoutée apporterait une réflexion systématique sur les processus de dispersion.

i. Dépasser la gestion localisée des populations

La face cachée de la notion de population

Lorsque la définition du concept de population a été introduite dans le tome I, il a été précisé que la délimitation spatiale d'une population était le plus souvent arbitraire lorsqu'elle n'était pas évidente (île, lac, enclos...). Dans la majorité des situations, la définition arbitraire des contours d'une population suivie correspond soit à des limites administratives (pays, région, communes), soit à l'étendue spatiale des actions de gestion réalisées par un groupe de gestionnaires. Dans les systèmes biologiques que nous avons étudiés, la population d'aigles de Bonelli correspondait à l'ensemble des individus se reproduisant sur le territoire français, la population de vautours percnoptères du Sud-Est de la France était constituée des aires de reproduction ayant bénéficié d'un plan européen LIFE de conservation des espèces menacées et les populations de renards étaient délimitées par l'étendue des groupes d'intérêt cynégétiques (GIC) qui mesuraient les densités de renards et contrôlaient l'intensité des prélèvements à l'échelle de quelques communes.

Pourtant, les premières analyses quantifiant la diversité génétique de l'aigle de Bonelli ne montrent aucune structuration entre ses populations occidentales (Cadahia et al. 2007). Il en est de même pour les populations continentales de vautours percnoptères alors que les populations insulaires (Canaries, Baléares) sont, elles, nettement différencierées des individus du continent européen (Kretzmann et al. 2003). Enfin, malgré un échantillonnage conséquent à l'échelle du continent européen, le renard roux ne présente aucun signe de structuration génétique à cette échelle (Teacher et al. 2011). L'ensemble de ces études relie leurs conclusions aux fortes capacités de dispersion observées chez ces espèces. Ainsi, **l'échelle spatiale du fonctionnement démographique des espèces étudiées dépasse les cadres arbitraires de leur gestion technique**.

Cependant, il existe une **nécessité pratique à segmenter** la répartition continentale d'une espèce en populations artificielles correspondant à des réalités pratiques. La hiérarchisation spatiale des financements à la gestion des populations animales, les réseaux d'actions et de collaborations, comme l'historique du suivi de ces populations ne peuvent vraisemblablement pas être délaissés au risque de perdre l'ancre territorial nécessaire à une gestion efficace des espèces vivant sur un territoire, subissant des contraintes bien particulières. Les problèmes émergent lorsque cette définition artificielle des populations, qui n'est pas intrinsèquement problématique, s'ancre dans les esprits des acteurs de la gestion et de la recherche, devient implicite et risque de se mélanger avec des réalités écologiques. Autrement dit, **la définition arbitraire et implicite d'une population facilite l'occultation de processus difficilement observables** comme les processus de dispersion entre zones d'études. Au contraire, la fragmentation apparente des noyaux de présence d'une espèce justifie facilement d'une séparation avec des populations voisines.

En effet, les études de dynamique des populations se réfèrent souvent trop rapidement au comportement philopatrique de l'espèce pour justifier que la population étudiée est réellement isolée des autres sites. Comme le précisait le tome II, le vautour percnoptère fait partie de ces espèces considérées comme philopatriques car une seule étude du patron de dispersion (Grande 2006), d'échantillon réduit (26 individus), a énoncé, en cohérence avec les présupposés existants, de faibles distances de dispersion natale (médiane à 20 km pour une gamme entre 0 et 150 km) estimée à l'échelle du site d'étude. Ainsi, chacun des noyaux de présence de l'espèce, différemment gérés, pouvaient être considérés comme démographiquement clos car isolés géographiquement (Grande 2006, Constantin et al. 2014). De même, les analyses de viabilité de population (PVA) ont pu être simplifiées sans prendre en compte l'immigration (García-Ripollés and López-López 2011, Sanz-Aguilar et al. 2015). Pourtant, plusieurs arguments n'encouragent pas ces simplifications. Tout d'abord, les données de terrain issues des protocoles de baguage soulignent régulièrement le recrutement d'individus issus de populations voisines : au moins 3 individus nés en Espagne ont été recrutés la population du Sud-Est de la France ces dernières années (C. Ponchon, données non publiées). Ensuite, les premières analyses génétiques suggèrent une absence de structuration spatiale sur le continent (Kretzmann et al. 2003). Enfin, un taux d'immigration autour de 1-2 immigrants femelles recrutées par an a été estimé, de manière indépendante et sur deux populations de vautours percnoptères, par une analyse démographique intégrant les données démographiques locales (Tauler et al. 2015 en Catalogne; et notre propre travail dans le Sud-Est de la France). En conséquence, les processus de dispersion semblent plus importants chez le vautour percnoptère qu'il n'y paraissait il y a peu. Ces résultats rappellent l'attention qu'il faut porter aux problèmes d'échantillonnage et de détection qui risquent d'affecter la portée des analyses des distances de

dispersion. En effet, les mouvements longues-distances ne sont souvent pas détectés parce qu'ils dépassent la zone d'étude et que la pression d'observation est trop faible dans les autres sites. A ce propos, mon directeur de thèse Alexandre Millon et ces collaborateurs sont en train de montrer, sur le busard cendré *Circus pygargus*, que même les suivis CMR les plus intensifs, comme ceux utilisant le renfort de la science participative (<http://www.busards.com/>), établissent des médianes de dispersion largement sous-estimées si l'hétérogénéité spatiale dans l'effort de détection n'est pas prise en compte (~150km au lieu de ~300 km). Ce sont pourtant ces rares mouvements à longue distance qui sont à même de connecter des noyaux de présence isolés les uns des autres, et donc de contribuer de manière non négligeable à leur dynamique respective.

Sachant cela, nous pensons que les utilisateurs des PVA ne devraient plus exclure trop rapidement ces potentialités de connexions démographiques. En effet, leurs interprétations pourraient être erronées de ne pas prendre en compte des processus démographiques majeurs. Par exemple, une étude toute récente, donc connaissant les informations précédentes, a proposé, en écartant les questions de dispersion, que des actions de réintroductions pourraient être envisagées en Andalousie afin de soutenir la population de vautours percnoptères une fois que les principales menaces auront été écartées (Sanz-Aguilar et al. 2015). Or, cette stratégie se révèlerait inefficace si la population andalouse bénéficiait régulièrement d'immigrants. C'est en partie pour cela que les programmes de réintroductions ont pour le moment été abandonnés dans le Sud de la France, que ce soit pour le vautour percnoptère ou l'aigle de Bonelli (Burger et al. 2013, Constantin et al. 2014).

En conséquence, pour que l'acquisition de connaissances vienne éclairer la gestion, il semble nécessaire de **dépasser sur ce point la définition arbitraire des populations par une analyse plus fine des processus démographiques** issus de suivis de populations. En particulier, une estimation des taux d'émigration et d'immigration serait nécessaire afin de vérifier qu'ils s'équilibrent effectivement et annihilent leur contribution respective à la dynamique d'une population (e.g. Doncaster et al. 1997). Il y a une vingtaine d'années, il n'existe pas encore d'outils méthodologiques performants pour étudier les processus de dispersion. Aujourd'hui, différentes méthodes d'analyses sont à disposition pour estimer ces processus de dispersion avec plus ou moins d'effort supplémentaire de suivi (Tome I Chapitre 4). Les modèles intégrés de population (IPM) que nous avons utilisés pour quantifier l'immigration chez deux rapaces longévifs, seraient particulièrement adéquats dans ce cadre (cf. Chapitre 2).

Seulement, l'estimation des taux d'émigration et d'immigration nécessite une quantité de données et une complexité technique empêchant qu'ils soient pris en compte dans une majorité de situations réelles et notamment gestionnaires. C'est pourquoi, les analyses démographiques de populations gérées devraient contenir **au minimum un éclairage explicite sur l'incertitude**

concernant leur isolement démographique. Ensuite, des indices de terrain comme la proportion de reproducteurs bagués (sachant l'effort de baguage des poussins), ou encore la proportion de poussins bagués se reproduisant dans la population, pourraient consister des outils de diagnostic utiles pour vérifier la vraisemblance du présupposé d'une population close (e.g. Millon et al. 2014). Enfin, après avoir rappelé que les estimations de survie ne sont qu'apparentes, c'est-à-dire qu'elles intègrent le départ définitif de certains individus nés localement, la comparaison des projections de cette démographie locale avec les variations observées de l'abondance pourrait informer de manière plus fine sur l'importance du taux d'immigration (e.g. Doxa et al. 2013). Néanmoins, ce dernier élément nécessite de combiner différentes sources de données (cf. Chapitre 2).

Une immigration pourtant non négligeable

Il a été décrit dans ce manuscrit l'apport de cette intégration des différentes sources de données quant à l'estimation de taux d'immigration non négligeables en direction de populations pourtant géographiquement isolées. Le travail que nous avons mené sur l'aigle de Bonelli et le vautour percnoptère s'ajoute à une liste croissante de publications montrant la forte contribution de l'immigration dans la dynamique des populations protégées (Schaub et al. 2010, 2012, 2013, Brown and Collopy 2012, Demerdzhiev et al. 2014, Altwegg et al. 2014, Tempel et al. 2014, Tauler et al. 2015). Grâce à ces éléments empiriques, les modèles théoriques existants concernant le fonctionnement des réseaux de populations connectées, qu'il s'agisse de modèles de diffusion, de métapopulations (Hanski 1999), de systèmes sources-puits (Pulliam 1988) et autres alternatives (e.g. Doncaster et al. 1997), pourront être validés ou non selon les contextes. Enfin, ces conclusions empiriques suggèrent de réfléchir à l'échelle spatiale des plans de gestion lorsque ceux-ci sont mis en œuvre. En particulier, **les connexions entre des systèmes de gestion *a priori* indépendants devraient être mieux prise en compte.** Théoriquement, on pourrait imaginer que le développement des suivis et modèles intégrés de populations puisse un jour déterminer ce niveau d'interdépendance requis entre différentes opérations locales de gestion de manière à favoriser la dynamique de l'ensemble d'un réseau de populations connectées. Ce progrès rendrait aussi possible une allocation efficiente des moyens à disposition répartie selon la contribution relative des différents territoires à l'effort global de gestion. Mais cela est-il seulement réalisable en pratique ?

Vers une gestion des métapopulations¹⁵?

En perspective de nos travaux sur les rapaces méditerranéens comme sur le renard roux, il semblait nécessaire que les échanges d'informations soient favorisés au sein d'un réseau de

¹⁵ Le terme est utilisé de manière inappropriée, pour son intérêt phonétique, dans le sens de populations fragmentées

populations connectées, concernant les suivis comme les pratiques de gestion. Une **libre circulation des données récoltées à l'échelle de réseau** permettrait d'améliorer la connaissance de l'ensemble du système : hétérogénéité de l'habitat entre populations, divergence de dynamique, flux démographiques. En parallèle, ou peut-être dans un deuxième temps, **les plans de gestion pourraient être coordonnées** à l'échelle de l'ensemble d'un réseau avec une mise en commun des compétences et des moyens financiers pour une redistribution équitable selon les priorités de gestion définies par une compréhension transparente de l'état du système. Dans l'exemple des rapaces méditerranéens, quelques études, dont notre travail, ont conclu en la nécessité d'un tel partage à l'échelle de l'Europe méditerranéenne occidentale (Portugal, Espagne, France). Or, depuis quelques années, des groupes interrégionaux et internationaux de conservation de ces espèces menacées se mettent en place à travers l'échange d'informations sporadiques (observations d'individus cantonnés en provenance d'une autre région, partage d'articles scientifiques...) mais surtout l'organisation de colloques permettant de faire un point sur les connaissances acquises (Scher and Lecacheur 2011, Burger et al. 2013, Constantin et al. 2014).

Néanmoins, les gestionnaires avec lesquels nous avons collaboré font encore état de **difficulté dans la libre circulation des données de suivis** entre les différentes zones d'études. On peut y voir là encore la conséquence de la fragmentation arbitraire dans la définition des populations. Au fil de mes participations à quelques réunions et colloques de gestion (qu'il s'agisse de conservation d'espèces menacées ou de régulation d'espèces considérées nuisibles), j'ai eu l'impression, peut-être à tort, que tout un historique de suivis et d'actions pouvait créer inconsciemment chez certains acteurs (qu'ils s'agissent de simples observateurs, de gestionnaires décideurs jusqu'aux scientifiques générant des séries temporelles à long-terme) un sentiment assez ambigu **d'appropriation des données récoltées** qui pouvait se muer en une forme d'appropriation de la population étudiée. Bien que la propriété intellectuelle des acteurs d'un suivi sur les données récoltées se justifie, cette appropriation entraîne une grande difficulté à partager des informations précises. Il s'agit là d'un frein réel à une collaboration effective au sein d'un réseau de gestionnaires locaux qui pourtant devraient partager un même objectif, i.e. atteindre la densité de population affichée dans les objectifs de gestion. Or, une collaboration active, de forme et de fait, faciliterait l'atteinte des objectifs, par exemple en coordonnant les prélèvements au niveau régional pour limiter les phénomènes de compensation par immigration chez le renard, ou en portant un message commun auprès des pouvoirs publics internationaux en faveur d'un aménagement infrastructure afin de réduire leur impact sur les populations de rapaces.

Ainsi, la fragmentation artificielle des populations animales pourrait être à l'origine d'un ralentissement des efforts de gestion en marche vers la réalisation d'un objectif commun. La prise de conscience de connexions démographiques entre populations constituerait alors un important

levier pour **limiter la notion de population à son seul aspect pratique en considérant que la gestion doit être pensée à l'échelle du réseau de populations, même si elle est concrètement réalisée à l'échelle locale**. Plus précisément, une partie des financements accordée par les états et organisations internationales (e.g. plan Life de l'Union Européenne) pourrait soutenir les suivis et la conservation des populations menacées en contrepartie d'un partage des données récoltées et une coordination entre les gestionnaires locaux de différentes populations connectées. Il existe déjà des cadres européens aux actions de conservation (Inigo et al. 2008) mais ils ne portent en réalité que des recommandations générales pour guider la rédaction de plans locaux. Il faudrait développer des **modes de financements concrets**, alimentant les plans de conservation locaux tout en leur laissant une grande liberté de décision et d'utilisation des financements, mais **exigeant en retour une coordination internationale**, une distribution modulable des montants selon les priorités et un partage obligatoire mais sécurisé des données récoltées. Un système similaire pourrait aussi être requis pour la régulation des espèces considérées nuisibles. La décision nationale ou régionale du classement d'une espèce comme nécessitant une régulation devrait s'accompagner, non pas d'un laissez-faire local absolu mais au contraire d'une exigence claire en faveur d'objectifs de régulation clairement définis, d'une coordination régionale entre les groupes cynégétiques et enfin une évaluation objective des actions réalisées.

Pour terminer sur ce point, notons que les récentes législations sur la mise en ligne et le partage des données récoltées grâce à des financements publiques (qu'il s'agisse de recherches en laboratoire ou de suivis en nature) permettraient cette mise en réseau souhaitée pour la gestion des populations. Cependant, la **valorisation des acteurs de la récolte de données** doit être clarifiée afin que les bases de données ne deviennent pas de simples pots communs mais procèdent d'une propriété intellectuelle, où les efforts de chacun sont dument cités et où chacun peut participer à tout travail d'analyse, de décision et d'action touchant un tant soit peu aux données qu'il a pu récolter. Il serait bienvenu, si cela n'a pas déjà eu lieu, que des réunions et colloques soit initiées par les organismes publics (FRB, Agence française de la biodiversité, Ministère de l'environnement...), non pas pour discuter des problèmes techniques liés aux bases de données, mais pour que se mettent d'accord les différents acteurs de la gestion de l'environnement sur la marche à suivre (quelles données ? quelle quantité / qualité ? quelle valorisation ?).

ii. Quel apport de la prise en compte de l'immigration dans la gestion locale des populations ?

Si les premiers éléments de réponse ont déjà été abordés, je voudrais préciser ici en quoi les travaux que nous avons réalisés permettent de mieux comprendre le fonctionnement des populations animales et d'en améliorer la gestion, en intégrant une réflexion sur les mécanismes de

l'immigration. D'emblée, il a pu apparaître dans les deux tomes de résultats que répondre à cette question n'est pas évidente, tant dans l'immense majorité des situations, il ne paraît pas envisageable d'agir sur l'immigration (cf. Figure 22, Tome I). Je vais néanmoins rappeler trois principaux éléments :

Prendre conscience que les comptages ne disent pas tout d'une population...

Une majorité de l'évaluation des actions de gestion se base sur des comptages d'effectifs et des indices d'abondance (cf. Tome I chapitre 2). Ces observations sont pourtant la résultante de mécanismes complexes, sur lesquels elles n'apportent que peu d'information. Nous avons pris à de nombreuses reprises l'exemple de la population apparemment stable de grands-ducs dans le Valais suisse qui, sans un apport important d'immigrants, s'éteindrait très rapidement (Schaub et al. 2010). De manière similaire, les travaux présentés dans ce manuscrit montrent que, sans immigration, la croissance des populations d'aigles de Bonelli et de vautours percnoptères n'aurait pas été aussi encourageante. Aussi, une inflexion des densités de renard était rarement observable à partir des comptages nocturnes alors que leurs prélèvements étaient bien effectués. Un train peut en cacher un autre. Dans ces trois exemples, **prendre conscience que l'immigration joue un rôle dans la dynamique observée permet d'envisager que les actions peuvent être améliorées**. C'est aussi la possibilité d'identifier sur quel élément agir en priorité. Sans cela, comprendre que l'aménagement du réseau électrique est requis de toute urgence pour la préservation des grands-ducs suisses aurait été impossible. La nécessité d'améliorer encore la répartition spatio-temporelle des placettes d'alimentation et la lutte contre les destructions résiduelles de grands rapaces n'aurait pas paru aussi fondamentale. Enfin, la possibilité de modifier les pratiques de régulation pour éviter la compensation des prélèvements par l'immigration n'aurait pu être envisagée. Ces derniers exemples parmi d'autres supportent l'**idée fondamentale que des phénomènes, qui échappent à la gestion locale comme l'apport d'immigrants, peuvent au moins en partie déterminer le résultat des actions menées**. Prendre conscience du fonctionnement d'un système, que des applications directes soit envisageables ou non, est déjà un **élément essentiel à une pratique éclairée et modulable, grâce à la possibilité d'envisager d'autres pistes de gestion** (cf. Sutherland et al. 2014).

Ainsi intégrer l'étude de l'immigration dans la compréhension de la dynamique des populations et dans l'évaluation des actions de gestion constituerait un nouvel élément important d'une gestion éclairée et modulable. En pratique, cela résiderait principalement dans le discernement entre la contribution réelle des actions menées dans la dynamique observée et l'apport d'éléments extrinsèques à la gestion comme les flux d'immigration. Dans ce cadre, l'évaluation devrait consister au minimum en une projection de la dynamique attendue localement à partir des données démographiques ayant pu être récoltées, potentiellement comparée avec les comptages

réalisés pour identifier l'occurrence de ces facteurs extrinsèques. C'est ce à quoi s'est attelé notre travail (Tome II principalement), et l'identification d'un rôle majeur de l'immigration dans la dynamique des populations étudiées a conduit à proposer des recommandations pratiques pour améliorer l'efficience des actions de gestion (cf. Tome III en particulier). Enfin, nous avons montré que cette prise de conscience de l'importance de la dispersion était aussi fondamentale à une réflexion sur l'optimisation des protocoles de suivis puisque les phénomènes d'émigration comme d'immigration, même dans les contextes où ils ne conditionnent pas l'effet des actions, requièrent des suivis de populations qu'ils se focalisent sur les individus reproducteurs afin d'être le plus informatifs possible à moindre cout (cf. Tome II&III).

... et proposer de nouvelles clés pour améliorer la gestion des espèces.

Suite à l'analyse démographique de trois différents systèmes de gestion, nous avons réfléchi à ce que pouvaient apporter nos résultats à la gestion quotidienne. La principale recommandation que nous avons apportée concerne une modification du calendrier de gestion des populations de renards pour éviter au maximum la compensation des prélèvements par l'immigration au cours de l'hiver. Mais si limiter l'apport d'immigrants semble techniquement faisable par leur élimination progressive, renforcer cet apport en conservation semble plus difficile. Quelques pratiques potentielles ont pu être proposées en parallèle de l'étude des déterminants de l'immigration (*e.g.* renforcement de la connectivité, amélioration des habitats, réintroductions de congénères ; cf. Tome I chapitre 4). Bien que nous n'ayons pas approfondi ces pistes, l'attraction de nouveaux reproducteurs par des leurre et la réintroduction de congénères semblent particulièrement interventionniste et relativement hasardeuse. En outre, nos résultats n'ont pas mis en évidence, chez les grands rapaces étudiés, un phénomène d'attraction pour les congénères qui justifierait de telles actions. A la place, nous penchons plutôt pour l'existence de processus de compensation par l'immigration dont l'intensité dépendrait en partie de l'espace et des ressources disponibles. Ces suggestions ouvriraient la voie à un renforcement de la dynamique des populations par amélioration de la qualité de l'habitat, soit en matière de restauration de milieux favorables (*e.g.* brûlage pour conserver des stades de successions végétales de type garrigue) soit directement en quantités de proies disponibles (*i.e.* placettes d'alimentation pour vautours et relâchés de petits gibiers en partenariat avec les réseaux cynégétiques). Ces éléments avaient déjà été prévus par les plans d'actions passés et ont été actualisés sur ceux en cours (Burger et al. 2013, Constantin et al. 2014). La répartition spatiale des placettes et leur calendrier d'alimentation pourrait encore être amélioré pour doper la capacité d'accueil de la zone d'étude, en compromis avec les effets néfastes déjà connus de cette méthode de conservation. J'espère que le plan d'action en cours sera l'occasion d'une analyse plus fine de l'effet des placettes à l'échelle des territoires (cf. Tome II).

Ensuite, mettre en évidence un taux d'immigration non négligeable soutenant la dynamique d'une population gérée suggère de **s'intéresser à l'identification des flux et corridors de dispersions** afin i) de veiller à ce qu'ils ne soient pas rompus par l'émergence de nouvelles perturbations et ii) d'étendre les actions de gestion hors des zones de reproduction, soit en direction des zones de dispersions, ou au contraire iii) de limiter la compensation des actions de régulation en agissant sur les flux et corridors. Concernant la conservation des grands rapaces méditerranéens, le premier point est d'importance puisque de multiples projets de parc éoliens et du réseau électrique qui leur est associé se mettent en place dans les Pyrénées et dans l'arrière-pays du littoral languedocien. La quantification régulière du taux d'immigration permettrait de détecter tout changement en lien avec une surmortalité par collision avec ces infrastructures. Le deuxième point a déjà été pris en compte dans les nouveaux plans en cours puisque des zones d'erratisme ont été ajoutées aux aires bénéficiant d'un suivi et d'une protection particulière. En particulier, la plaine de Crau ou la vallée de l'Hérault semble représenter des carrefours de dispersion où les oiseaux immatures à la recherche de territoires s'agrègent (Burger et al. 2013). Un partage des données démographiques permettrait d'affiner la quantification des flux de dispersion reliant les différents noyaux de présence de ces espèces (Hernández-Matías et al. 2013). En particulier, une telle quantification suivant une approche multi-sites (McCrea et al. 2010, Péron et al. 2010) informerait en retour les concepts de connectivité en écologie du paysage, grâce à une approche démographique des systèmes, complémentaire aux approches comportementales et génétiques qui prédominent jusqu'alors (Manel et al. 2003). Ce serait là un bel exemple où **l'écologie appliquée permettrait d'informer l'écologie fondamentale** (cf. Chapitre 4 et 5), **en même temps que les politiques d'aménagements de territoires** (cf. Trame verte et bleue du Grenelle de l'environnement).

Dans un tout autre domaine, cette prise de conscience et cette quantification progressive des taux de dispersion dans la dynamique des populations pourraient **renforcer la pertinence de l'utilisation des analyses de viabilités de populations** ou PVA (cf. Tome I chapitre 4). En effet, rares sont les projections qui tiennent explicitement en compte de ces processus, que ce soit à des fins de conservation ou d'exploitation. Or, dans chaque système que nous avons étudié, une importante immigration tamponnait l'effet des perturbations anthropiques et favorisait la persistance des populations, avec une différence notable entre terme d'effectifs. En réponse aux nombreuses critiques qu'ont essuyées les études ayant recours à la PVA quant à leur manque de réalité empirique (*e.g.* Macdonald and Johnson 2001), intégrer l'immigration dans les projections de dynamique changerait profondément les conclusions et recommandations. L'exemple précis du vautour percnoptère a déjà été abordée dans la partie précédente (García-Ripollés and López-López 2011, Sanz-Aguilar et al. 2015 *vs.* Tauler et al. 2015, Lieury et al 2015). Dans cette optique des

PVA, il serait intéressant de développer des approches théoriques qui prédiraient dans quels contextes et pour quelles stratégies démographiques une forte immigration est attendue. Ce travail identifierait les situations où l'apport d'immigrants devrait être explicitement intégré, au minimum au sein des tests de sensibilités. Des simulations pourraient en partie répondre à cet enjeu de recherche théorique (cf. Chapitre 2 suivant).

Pour clore ce chapitre et répondre à son questionnement initial, l'existence de flux démographiques, probablement hétérogènes et dynamiques, **remet en cause la définition arbitraire des limites d'une population** et des zones d'études associées. En effet, il n'est pas équivalent de se focaliser exclusivement sur les aires de reproduction ou de souhaiter agir sur l'ensemble des habitats pouvant accueillir un individu dispersant, à la recherche d'un territoire, et se nourrissant en attendant sur des milieux bien différents de ceux optimaux pour l'établissement d'une descendance. Dans le premier cas, il est relativement aisé d'élaborer autour des aires de reproduction des zones de protection par différents arrêtés juridiques et autres actions de prévention. C'est beaucoup plus difficile dans le second cas, où les individus erratiques et dispersants peuvent temporairement habiter des aires géographiques parfois importantes et recouvrant bon nombre de zones d'activités économiques pour lesquels des arrêtés de protection ne pourraient être mis en place. En cela, intégrer l'immigration à notre réflexion sur la gestion des populations renforce le débat sur la nécessaire distinction entre des espaces naturels préservés et des milieux fortement anthropisés. D'un point de vue d'écologie théorique, cela revient à **questionner les concepts d'habitats fragmentées et dispersés** (« *patchy habitats* ») soutenant des métapopulations et à les confronter à des **modèles alternatifs d'habitats graduellement favorables soutenant la présence continue d'une espèce**. Enfin d'un point de vue d'éthique environnementale, prendre conscience des connexions démographiques entre populations, voire du caractère diffus de celles-ci, apporterait des arguments favorables à une assise durable d'une **approche écocentrale des relations entre l'Homme et son environnement**, promu par Aldo Leopold (1949), et plus récemment synthétisé par Larrère & Larrère (1997), **à la place de la persistance du concept de naturalité sauvage et de la sauvegarde de milieux dépourvus d'activités humaines.**

Chapitre 2 — Optimiser l’analyse des suivis démographiques en intégrant les différentes sources de données au sein de modèles uniques combinant approches phénoménologique et mécaniste

i. Apports, limites et perspectives des modèles intégrés de populations IPM

La combinaison de toutes les sources de données démographiques dans un modèle unique de dynamique est actuellement la méthode la plus consensuelle, quoiqu’encore en développement, pour quantifier de la contribution de l’immigration dans la réponse des populations aux perturbations et à la gestion anthropiques (cf. Tome I chapitre 4). Lors de la préparation de ce sujet de thèse (2011-2012), les IPM étaient, grâce à leur flexibilité, sur le point de s’appliquer à une multitude de systèmes d’étude (cf. Tome I chapitre 4). Ils paraissaient particulièrement prometteurs quant à leur capacité à prendre à bras le corps les données disparates issues des suivis de populations gérées, pour en extraire la substantifique moelle et proposer des pistes d’améliorations réalistes (Schaub et al. 2007, 2010). Ce travail de thèse avait donc été initialement conçu autour de l’application des IPM à des fins de gestion, c’est-à-dire à la construction d’une gestion éclairée par l’évaluation d’actions déjà réalisées par l’analyse rigoureuse des données démographiques, souvent réduites en quantité/qualité par la petite taille des populations menacées ou les contraintes associées à la biologie des espèces. Depuis, plusieurs études ont été publiées autour de ces questions, et de notre côté, le champ d’investigation s’est diversifié. L’objectif des paragraphes suivants est de faire le point sur ce que les IPM ont pu apporter à notre travail d’évaluation des actions de conservation, et en retour ce que ce dernier a permis d’identifier comme avantages, limites et perspectives à l’utilisation des IPM en gestion des populations animales.

Apports des IPM

Le tome II de ce manuscrit a présenté une application des IPM à l’évaluation de la contribution de l’immigration dans la dynamique croissante des populations d’aigles de Bonelli et de vautours percnoptères ayant bénéficié de plans de conservation dans le Sud-Est de la France. Grâce cet outil méthodologique, nous avons pu tirer le meilleur parti de données restreintes par la petite taille de ces populations (20-35 couples suivis pour 80 aigles de Bonelli ayant fait l’objet d’au moins un contrôle; 10-25 couples suivis pour 66 vautours percnoptères contrôlés au moins une fois). La quantification de l’immigration a permis d’asseoir de manière plus formelle l’importance des connexions démographiques entre les populations de ces deux rapaces. Le deuxième apport de ces modèles est d’avoir réduit l’incertitude autour de la mesure des effets de la gestion, comme des projections de dynamiques (Figure 38). Comme les études précédentes, nous soulignons les bénéfices de l’intégration des données démographiques au sein des IPM.

Les limites de leur utilisation dans les systèmes étudiés

Néanmoins, il me paraît important de relativiser la portée de ces bénéfices par rapport à l’application de notre travail aux espèces longévives et menacées pour lesquelles l’acquisition de données démographiques suffisantes nécessite des suivis particulièrement intensifs et coûteux. En effet, les conclusions les plus importantes qu’ont pu apporter ces données en terme de gestion est la confirmation quantifiée des effets bénéfiques des actions de conservation. Or, comme le montre la démarche utilisée dans le tome II, l’analyse des suivis CMR a permis cette confirmation de manière autonome, sans recours aux IPM. Ensuite, si la quantification de l’immigration nous a paru essentielle pour les raisons que nous avons déjà discuté, une gamme suffisamment informative aurait pu être calculée de façon moins formelle (Peery et al. 2006, Doxa et al. 2013, Millon et al. 2014, Tauler et al. 2015), sachant les applications relativement limitées qu’apporte une estimation précise de l’immigration à la gestion locale des actions (cf. tome II chapitre 3). En réalité, **un réel apport des IPM aurait résidé dans une compréhension fine des variations de l’immigration et de leurs déterminants.** En effet, seules ces variations auraient pu nous informer sur une possible action de la conservation locale sur l’intensité de l’effet sauvetage permis par l’apport d’individus extérieurs aux populations suivies. Or, sur ce point, les résultats des IPM sont plutôt frustrants : ils n’ont pas permis d’identifier avec clarté laquelle de nos hypothèses était la plus vraisemblable, nous laissant plus à proposer des suppositions qu’à conclure avec assurance. Je vois trois explications non exclusives à cela :

- La première résiderait dans une **quantité encore trop faible de données** récoltées sur ce type d’espèces longévives menacées. Et pourtant, dans nos systèmes d’étude, nous étions en présence de suivis relativement intensifs, suivant la reproduction de la quasi-intégralité des couples cantonnés et tentant de maximiser le contrôle des oiseaux bagués au nid. Le chapitre sur l’identification des suivis CMR les plus efficaces montre que les suivis déjà réalisés sont particulièrement coûteux en journée-homme autant qu’en monnaie. Seules des séries temporelles de plus de 15 ans nous ont permis d’identifier l’effet des actions compte tenu de la petite taille des populations. Sur un rapport coût/bénéfice, seule la capture de quelques couples cantonnés aurait pu améliorer la qualité des analyses, et cet apport théorique a été compensé de fait par la durée des suivis effectifs. En conséquence, il paraît peu réaliste d’envisager des quantités de données supérieures issues de ces populations d’espèces longévives de faibles effectifs. Cela signifierait-il qu’une compréhension fine des variations de l’immigration (ou de tout autre paramètre sans source d’information) et de leurs déterminants ne puisse pas être envisageable ? Il s’agit là d’une question ouverte qu’apporte ce travail. En effet, jusqu’à présent, les analyses publiées sur des aspects similaires concernent soit des espèces peu longévives (Abadi et al. 2010b, Schaub et al. 2012,

2013), soit des suivis à long terme d'espèces longévives (Szostek et al. 2014), mais dont l'intensité dépasse largement ce qu'il est possible de faire dans la majorité des situations. Une réponse à cette question pourrait être apportée par l'extension de notre travail de simulations à la détection de changements dans le taux d'immigration. En attendant, il est possible de poser une première limite quant à l'apport des IPM dans une situation qui n'avait pas encore été beaucoup abordée, ou bien avec des résultats encore plus limités que les nôtres, le cas des espèces longévives menacées réparties en populations de petite taille.

- Une deuxième explication s'interroge sur la **robustesse des estimations de l'immigration appliquées aux espèces longévives**. Dans la littérature, deux façons ont été utilisées pour quantifier l'immigration, soit grâce à l'estimation d'un taux d'immigration annuel, duquel est dérivé un nombre d'immigrants (Abadi et al. 2010b, Schaub et al. 2010, 2012, Brown and Collopy 2012, Demerdzhiev et al. 2014), soit par l'estimation directe du nombre annuel d'immigrants, duquel est potentiellement calculé un taux par rapport à l'effectif total d'individus (Szostek et al. 2014). Il semblerait que l'estimation du nombre d'immigrants soit à favoriser dans les situations où une faible immigration est attendue (Schaub and Fletcher 2015). En effet, puisque le taux d'immigration ne peut être négatif, son estimation peut surestimer l'importance de l'immigration dans le cas où elle est faible ou nulle, *i.e.* proche de la borne inférieure. Cependant, plus l'immigration est forte, moins le choix serait déterminant. Dans nos cas d'étude, cette incertitude autour de la paramétrisation de l'immigration aurait pu affecter nos résultats et la capacité des données à informer des variations de l'immigration. Nous avons effectivement réalisé les estimations selon les deux paramétrisations. Les figures 90 et 91 montrent respectivement les conséquences du choix de paramétrisation sur les estimations de l'IPM de l'aigle de Bonelli et du vautour percnoptère. Pour les deux espèces, l'estimation d'un nombre annuel d'immigrants exacerbe l'importance de l'immigration dans la dynamique des populations. Le rapport immigrants/locaux dans le recrutement annuel est tellement augmenté que l'identification d'une immigration compensatoire est clairement établie pour l'aigle de Bonelli. Cependant, cette augmentation de l'importance de l'immigration implique une estimation plus faible des taux de survie qui ne semble pas cohérente avec celle obtenue indépendamment par les données (cf. modèle MSCR). En conséquence, les projections de la démographie locale sont beaucoup plus pessimistes. En comparaison, les estimations de l'IPM quantifiant un taux d'immigration moyen et ses variations interannuelles sont beaucoup plus proches des estimations du modèle MSCR. Ces éléments, portés à la lumière de l'article de simulations (Tome II chapitre 4), posent la question de la robustesse des estimations de l'immigration dans un contexte de données limitées.

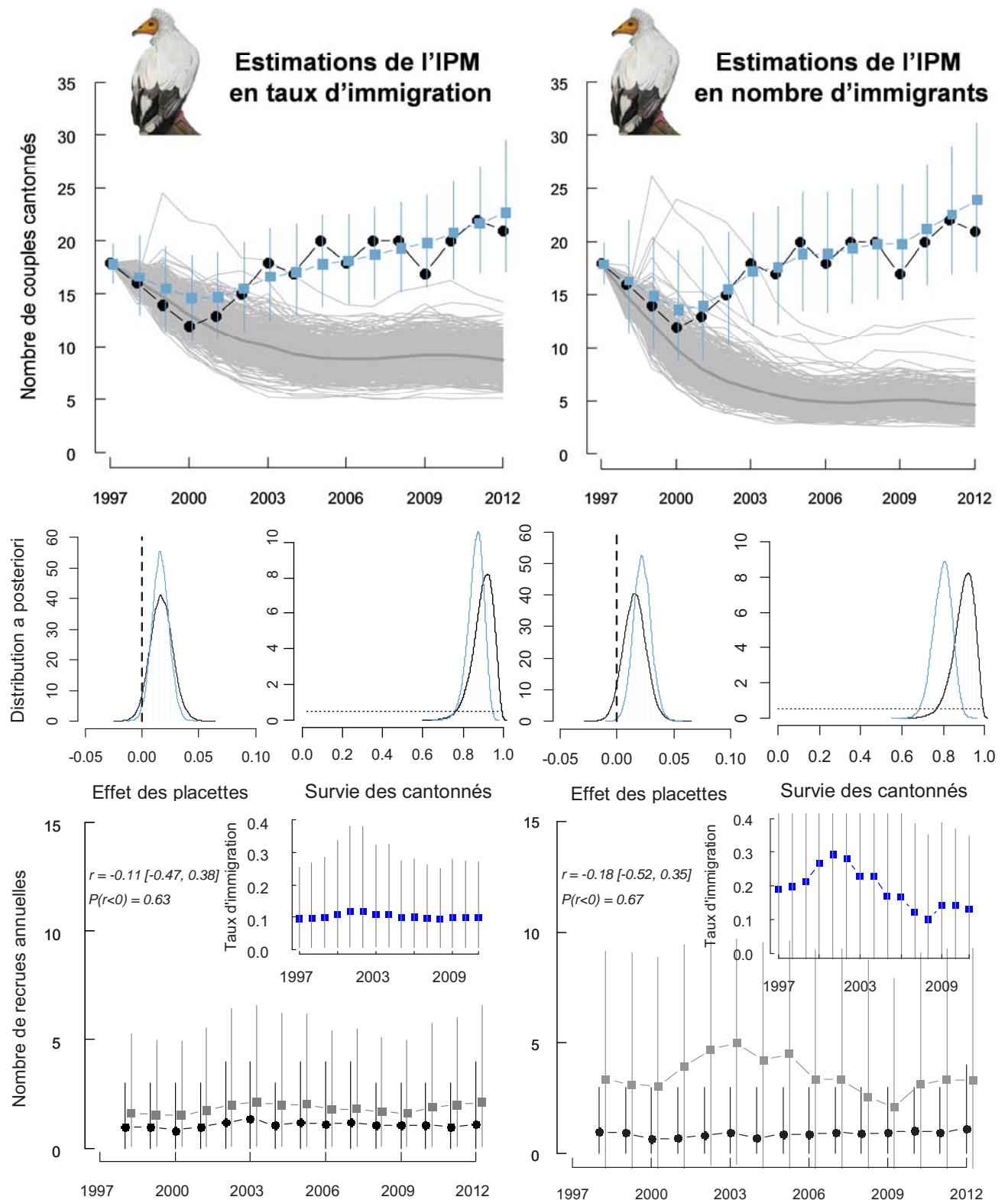


Figure 90 : Sensibilité des estimations de l'IPM du vautour percnoptère à la modélisation de l'immigration, selon un taux d'immigration moyen et ses variations interannuelles (moitié gauche) ou selon un nombre annuel d'immigrants (moitié droite). Les projections de démographie locale sont rappelées dans le panel du haut (cf. Figure 38 du tome II). Le panel médian compare les distributions *a posteriori* de l'effet de la gestion sur les survies et de la survie moyenne des individus cantonnés obtenues par analyse intégrée (courbe bleue) ou indépendante (courbe noire) des données CMR. Enfin, le panel inférieur compare les estimations du nombre annuel d'immigrants recrutés (carrés gris) par rapport au nombre de recrues locales (points noirs ; cf. Figure 38 du tome II). La covariation entre ces deux nombres est indiquée en haut à gauche de chaque graphique par le mode et les intervalles de confiance à 95% des coefficients de corrélation (r), de même que la probabilité que le coefficient de corrélation soit négatif [$P(r<0)$]. L'encart représente les variations associées du taux d'immigration.

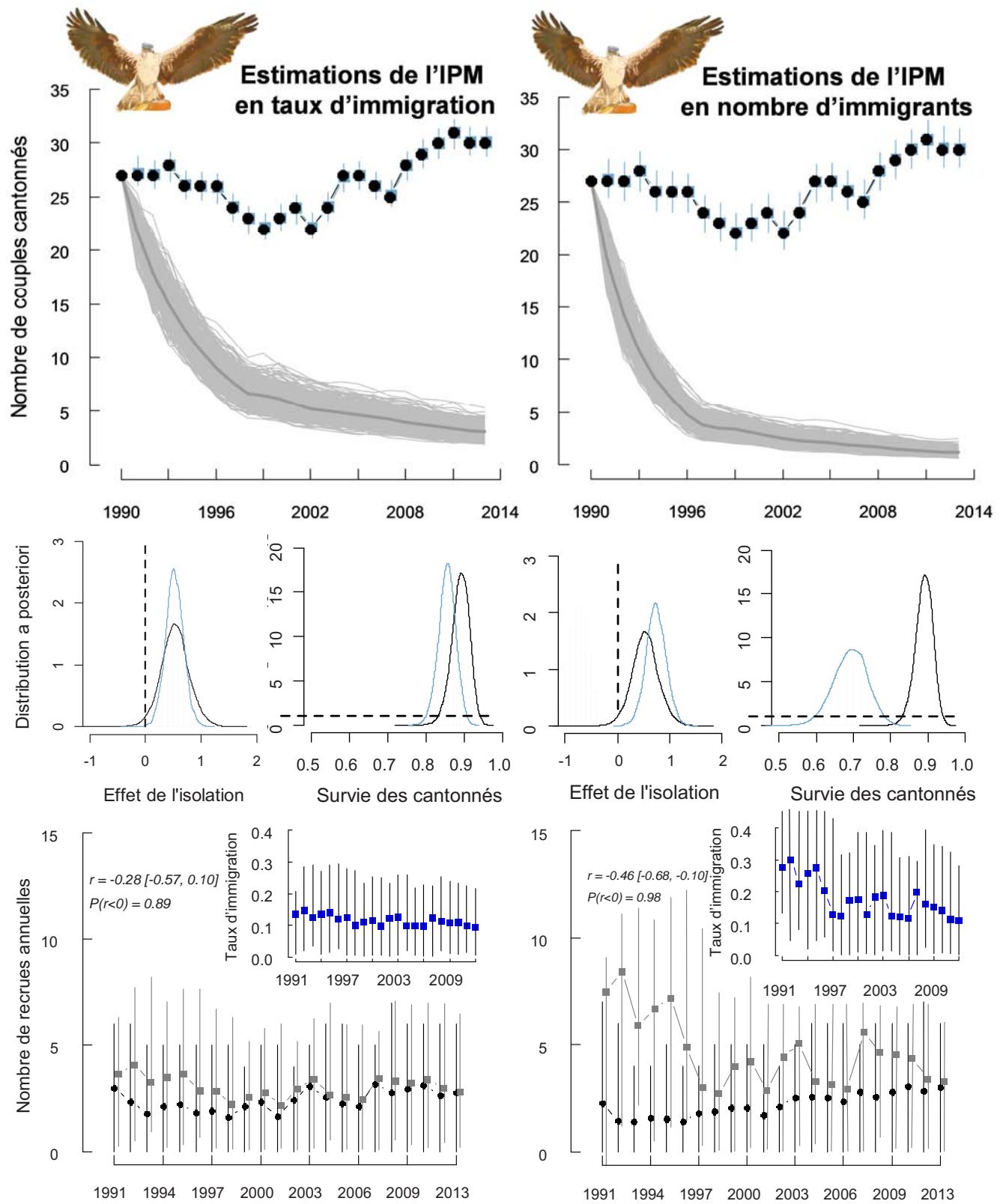


Figure 91 : Sensibilité des estimations de l'IPM de l'aigle de Bonelli à la modélisation de l'immigration, selon un taux d'immigration moyen et ses variations interannuelles (moitié gauche) ou selon un nombre annuel d'immigrants (moitié droite). Se référer à la figure 90 pour une légende détaillée.

Une part majoritaire de la différence observée entre les deux modèles est liée à l'augmentation du nombre de paramètres. Qu'elle soit définie en taux ou en nombre, une estimation annuelle de l'immigration appliquée aux suivis de populations de petites tailles surestimerait l'apport d'immigrants par rapport aux suggestions des analyses CMR classiques et des données de terrain

sur la proportion de recrues suspectées immigrantes. Une étude de simulations a montré par ailleurs que l'utilisation du nombre d'immigrants diminue la précision des estimations (Schaub and Fletcher 2015). Dans notre situation, une forte surestimation de l'immigration s'expliquerait par une impossibilité d'estimer correctement le nombre d'immigrants, très sensible à la définition de la distribution *a priori*. Ce problème de surparamétrisation peut paraître évident aux yeux du statisticien, mais elle est compliquée aux yeux de l'écologue par la difficulté existante à sélectionner un modèle parcimonieux avec l'approche Bayésienne. En effet, l'utilisation d'un critère de parcimonie comme l'AIC permet habituellement d'éliminer les modèles surparamétrés de la sorte (Burnham and Anderson 2002). Des équivalents implémentés en inférence bayésienne comme le DIC (critère d'information sur le déviance) existent mais leur utilisation est soumise à caution (Millar and Meyer 2000), et les alternatives récemment proposées sont encore difficilement manipulables (Tenan et al. 2014, Hooten and Hobbs 2014).

En attendant, le choix du niveau de paramétrisation doit se faire en amont. La personne qui voudrait comprendre les variations temporelles de l'immigration se voit restreinte dans ses possibilités. C'est pourquoi nous avons présenté les résultats estimant des variations aléatoires de l'immigration autour d'un taux moyen. Comment être certain de la qualité des estimations, même revue à la baisse ? Si le taux d'immigration moyen est identifiable, comment expliquer le décalage des estimations de survie par rapport au modèle MSCR (Figure 90 & 91) ? La paramétrisation en taux surestimerait encore l'immigration ? Ce serait en accord avec les observations de Schaub et Flechter (2015). Mais, l'alternative du nombre d'immigrants diminuerait la précision et limiterait certainement l'identification du nombre moyen. De plus, nous observons que la surestimation augmente pour l'aigle de Bonelli alors qu'il bénéficie d'une immigration plus forte. C'est la tendance inverse qui est attendue par Schaub et Fletcher (2015). Une hypothèse alternative est que le modèle MSCR surestimerait les taux de survie. Cette hypothèse pourrait être cohérente avec les simulations que nous avons réalisées sur les suivis CMR d'espèces longévives. Les suivis de 20 ans sans capture d'adultes surestiment légèrement les taux de survie moyens quand l'effet des actions se ressent en début de suivis alors qu'il y a peu d'information (Figure 48 du Tome II).

La dernière solution envisageable serait de ne pas chercher à estimer les variations de l'apport d'immigrants en réduisant encore la complexité du modèle. Cela revient à laisser dans l'ombre cette part du fonctionnement démographique des espèces longévives menacées. Est-ce problématique ? Peut-on aller de l'avant autrement ? Premièrement, à l'image de notre travail d'optimisation des suivis CMR, il serait important d'en étendre la portée pour étudier la quantité de données nécessaire à l'identification d'un effet sur le taux d'immigration dans le cas d'espèces longévives. Cela permettrait de guider la construction des suivis démographiques comme de leur analyse en évitant toute surparamétrisation. Ce travail serait utile dans la mesure où les études de simulations déjà

réalisées ne se sont intéressées pour l'instant qu'aux espèces à cycle de vie court (Abadi et al. 2010a, Schaub and Fletcher 2015). Or, il est possible, comme le suggère notre propre travail de simulations, que la complexité du cycle de vie limite la puissance des analyses intégrées. Plus précisément, un élément majeur serait l'absence de données au cours des premières années d'un suivi concernant les classes âgées. Si seuls les poussins sont bagués, il faut attendre dans nos systèmes quatre à cinq ans avant d'avoir de la donnée pour estimer les taux de survie des reproducteurs, pourtant contributeurs majeurs du taux de croissance. Dans le contexte des IPM, cette absence de données pourrait autoriser la modélisation intégrée à surestimer l'effet de la gestion, sous-estimant les taux moyens de survie, et surestimant l'immigration. La capture d'adultes au départ des suivis démographiques pourrait permettre de réduire ces problèmes et potentiellement d'autoriser l'étude des variations de l'immigration, comme nous le montrons pour la survie. Ce travail de simulations supplémentaire que nous proposons permettrait de répondre à ces questions et d'aller ainsi de l'avant.

- Enfin, une dernière explication à la difficulté d'estimer les variations de l'immigration serait que les problèmes d'identifiabilité et de puissance soient causés par une **potentielle violation des présupposés associés à l'utilisation des IPM**, comme des modèles internes qui les composent. En effet, le présupposé majeur de l'intégration est l'indépendance des différentes sources de données (Abadi et al. 2010a). Il découle du calcul d'une vraisemblance jointe par la multiplication des vraisemblances associées à chaque compartiment. Or, dans la majeure partie des suivis de populations de petite taille, les individus marqués sont les mêmes qui se reproduisent sur la zone d'étude et qui sont dénombrés pour étudier les variations d'effectifs. Quelles pourraient être les conséquences de cette violation de l'indépendance ? D'après un autre travail de simulations réalisé pour répondre à cette question, il semblerait que si de faibles tailles de populations induisent un biais positif dans l'estimation des paramètres démographiques, la dépendance entre les sources de données n'a que peu de conséquences (Abadi et al. 2010a). Mais, là encore, c'est une stratégie d'histoire de vie courte qui avait été utilisée dans le cadre de ces simulations. Les conclusions pourraient-elles varier dans le contexte d'espèces longévives ? Les tailles de populations peuvent être considérablement réduites dans ce contexte et les biais et imprécisions observés sur les espèces peu longévives pourraient aussi être accentués, ce qui justifierait une potentielle surestimation de l'immigration. Une nouvelle fois, cette discussion converge vers l'idée d'un nécessaire travail de simulations adapté aux stratégies d'histoires de vie longévives.

Perspectives pour une meilleure utilisation des IPM en gestion des populations

Cette suggestion d'une étude par simulations constitue la principale perspective de recherche à réaliser dans les prochaines années afin que la visibilité des IPM soit élargie à un plus grand panel de systèmes d'étude. A l'image du travail d'Abadi *et al.* (2010a), de celui de Schaub et Fletcher

(2015) et de notre propre étude présentée en chapitre 4 du tome II, ces simulations pourraient **identifier la capacité de jeux de données de tailles différentes à estimer** sans biais les paramètres démographiques, ainsi que **des variations du nombre d'immigrants**, elles-aussi simulées. Cela permettrait d'identifier avec précision quels protocoles devraient être mis en place, ou pourraient être utilisés pour être exploités au sein d'IPM. C'est dans ce cadre, à mon avis, que les IPM auront le plus à apporter à la gestion des populations. Compte tenu des bénéfices de l'intégration pour améliorer la précision des estimations, on peut s'attendre à ce qu'ils permettent de **réduire les coûts associés aux suivis des populations**. Par exemple, nous avons déjà pu, par notre travail, répondre à quelques questions sur l'immigration sans avoir à récolter davantage de données qu'il n'en avait été nécessaire pour comprendre l'effet des actions de conservation sur la survie des rapaces. Puisque, selon les stratégies démographiques des espèces considérées, ce ne sont pas les mêmes sources de données qui vont apporter le plus d'informations, on peut imaginer réduire l'intensité de suivi des composantes les moins informatives pour réallouer l'effort à une meilleure qualité des données plus informatives. Grâce à notre travail de simulations sur les suivis CMR uniquement, nous avons vu que le nombre de nids sur lesquels les poussins étaient bagués pouvait être optimisé pour favoriser le baguage d'adultes reproducteurs. De même, les visites à l'aire de reproduction pourraient être limitées au nombre nécessaire pour connaître le nombre de poussins à l'envol par couple et la période d'intervention idéale pour les baguer. Tout le temps de travail qui sera dégagé par ces analyses *a priori* de l'effort de suivi à réaliser pourra être réalloué à i) d'autres actions de gestion, ii) à l'étendue de la gestion à d'autres taxons moins favorisés ou encore, et surtout, iii) à un meilleur confort de travail permettant de s'investir dans une gestion éclairée et modulable, via un temps supplémentaire de synthèse de la littérature, et de réflexion sur les stratégies à adopter.

Enfin, il ne faut pas oublier que **les IPM nécessitent un niveau de complexité technique supplémentaire** alors que la pratique des analyses indépendantes (notamment CMR) ne s'est pas encore totalement démocratisée en gestion des populations. Un autre travail de simulations pourrait être développé analysant le **bénéfice de l'intégration** en terme de réduction des biais et d'augmentation de la précision, **en tenant compte du coût** de travail, de formation, et du temps de calcul **supplémentaire par rapport à une analyse classique**. Ceci pourrait déjà identifier les situations pratiques où les méthodes classiques seraient suffisantes et celles où une complexification technique via l'intégration est requise.

En parallèle, **la complexité technique pourrait être réduite** par i) une clarification des avantages/inconvénients des différents logiciels à disposition (WinBUGS, OpenBUGS, JAGS, Nimbos), voire une collaboration des statisticiens en faveur d'un seul outil de référence, ii) une implémentation rapide de la méthode de sélection du modèle qui fera consensus en inférence

bayésienne — elle serait d'une aide précieuse à la construction de modèles parcimonieux évitant tout élan de complexification —, iii) l'automatisation du choix des valeurs initiales, étape peu intéressante d'un point de vue écologique mais pourtant assez complexe techniquement, et enfin iv) une collaboration active entre développeurs et écologues pour que des interfaces intelligentes soient proposées pour en faciliter l'utilisation auprès d'un public peu initié aux langages informatiques. Par interface intelligente, j'entends une traduction des compétences en biologie et en méthodologie statistique de l'utilisateur qui ne nécessiterait pas l'apprentissage d'un langage nouveau (*e.g.* MetaConnect, logiciel d'aide à la restauration de la connectivité du paysage, présenté par Sylvain Moulherat au congrès BES-SFE).

Si de tel efforts de « domestication » technique sont réalisés grâce une **collaboration active entre écologues, statisticiens et ingénieurs** informatiques (cf. Chapitre 5), les IPM pourraient avoir une portée bien plus grande encore, grâce à leur **utilisation promue comme un outil diagnostique en gestion des populations, permettant de maximiser les connaissances établies avec un minimum d'investissement humain et financier**. En effet, les suivis des populations menacées combinent de plus en plus différentes sources (comptages d'effectifs, suivi de la reproduction, télémétrie, tableaux de chasse, baguage), d'autant plus que certaines tâches sont réalisées bénévolement par des passionnés non-professionnels. Il est fort probable que les IPM pourront beaucoup apporter en déterminant la quantité de chaque type de données qu'il est fondamental ou au contraire plus accessoire de récolter. Il y a là un **vrai potentiel de réponses aux problèmes quotidiens de gestion** dans un monde où les investissements dans la protection de l'environnement n'augmentent pas.

ii. D'autres approches possibles

Si nous avons focalisé une bonne partie de notre travail sur l'application des IPM à des situations de gestion, rappelons rapidement que d'autres approches sont possibles pour intégrer des données diverses dans un analyse unique. Les méthodes estimant l'immigration de manière moins formelle ont été présentées dans le tome I Chapitre 4. Je souhaiterais ici faire le lien entre nos deux tomes de résultats. En effet, si le travail sur les rapaces a pu utiliser les IPM car toutes les données étaient disponibles pour étudier la dynamique des populations, les tentatives sur les populations de renards n'ont pu aboutir du fait que l'analyse des tableaux de prélèvements ne permettait pas de distinguer les processus de survie naturelle, de mortalité anthropique et d'immigration. Nous étions face à trop d'inconnues pour espérer quantifier l'apport réel de l'immigration. C'est là une limite des IPM que de ne pouvoir faire la distinction entre plusieurs inconnues. En particulier, l'absence de données sur la survie naturelle aurait requis des présupposés forts, et la pertinence du travail

réalisé s'en serait trouvée réduite. Nous avons donc abandonné la quantification formelle des mécanismes à l'origine de la dynamique des populations gérées.

A la place, nous avons réalisé un modèle phénoménologique, analysant uniquement les variations du taux de croissance des populations. Toutefois, en affinant la quantification des taux de prélèvements par une estimation fine des effectifs disponibles à la régulation intégrant comptages, tableaux de prélèvements et analyse de la reproduction, nous sommes parvenus à montrer l'existence de phénomènes de compensation à l'origine d'un effet limité des pratiques de régulation. De plus, par une décomposition des signaux suivant le calendrier de la gestion et le cycle de vie de l'espèce, nous avons réussi à identifier l'immigration comme responsable de cette compensation. Ainsi, **par une intégration de sources de données dans un seul cadre analytique, nous avons pu élucider certains mécanismes démographiques influençant la gestion des populations à partir d'une approche phénoménologique**. C'est bien ainsi que s'analyse l'apport fondamental de l'intégration des sources d'informations : la combinaison de l'étude des phénomènes de variations des effectifs et de l'étude des mécanismes démographiques à l'origine de ces variations.

iii. Combiner approche phénoménologique et mécaniste

S'il ne fallait retenir qu'un message scientifique de cette discussion, ce serait celui-ci : **la contribution scientifique majeure à la progression d'une gestion intégrative des populations réside dans le renforcement du questionnement écologique et méthodologique sur le lien entre phénomènes observés et mécanismes sous-jacents**. Comme nous l'avons montré par quelques exemples concrets, combiner l'approche phénoménologique et l'approche mécaniste permettrait une meilleure compréhension de la réponse des populations aux perturbations naturelles et anthropiques, comme à leur gestion (Shea 1998).

Or, dans le monde de la gestion des populations, les gestionnaires d'espèces menacées comme les gestionnaires cynégétiques se focalisent depuis longtemps sur l'estimation de l'abondance des populations pour avoir une idée de leurs variations sur le long terme. Or, selon Aldo Leopold, une définition de l'observation de la nature serait : « *la perception des processus naturels par lesquels la terre et les êtres vivants qui l'habitent ont acquis leurs formes caractéristiques (l'évolution) et grâce auxquels ils perpétuent leur existence (l'écologie)* » (Almanach d'un comté des sables, p221 de l'édition GF Flammarion). » Cette définition de l'observation de la nature, activité revendiquée par le monde de la protection de la nature comme celui de la chasse (cf. Chapitre 3), contraste avec la réalité proposée précédemment et encourageait (dès 1949) le passage d'une vision purement phénoménologique de la gestion de la nature, vers plus d'intérêt pour les mécanismes à l'œuvre. Grâce à l'impulsion de certains chercheurs, gestionnaires et organismes publics (ATEN, ONCFS), cette transition est déjà avancée, bien qu'hétérogène. Le recours quasi systématique à des

suivis démographiques complets s'est plus facilement développé chez les oiseaux où le baguage comme le suivi des nichoirs est une pratique historique.

C'est peut être cette transition qu'a pressenti Leopold en écrivant : « *l'écologie a changé le regard que nous portons sur la nature. Elle a révélé des origines et des fonctions là où Boone (pionnier américain face à la nature vierge, NDRL) ne voyait que des faits. Elle a révélé des mécanismes là où Boone ne voyait que des attributs. Comparé à un écologue compétent, on peut dire que Boone ne voyait que la surface des choses* ». Néanmoins, cette citation ne signifie en rien que seul le chercheur de métier est à même de comprendre avec clairvoyance les mécanismes du fonctionnement des populations (cf. Chapitre 5). A l'inverse, nombre d'entre eux ont forcé la transition au pôle opposé en analysant ces mécanismes de la dynamique de population hors de toutes situations entièrement réalistes (populations insulaires, fermées par des enclos, sans préation, sans dispersion, et où rien n'échappe au regard intensif des chercheurs). Ces simplifications, bien que nécessaires au développement initial des connaissances fondamentales, ont pendant longtemps empêché d'en tirer des informations pertinentes pour améliorer la gestion des populations. C'est pourquoi, je souhaite placer au **centre de la notion de gestion intégrative** des populations, cette transition pour un entre-deux, ni tout phénoménologique, ni tout mécaniste, que sont à même de réaliser les gestionnaires de populations animales, grâce à l'intégration de l'ensemble des données qui seront récoltées au sein d'analyses combinées, répondant à la fois aux objectifs de gestion et à l'acquisition de connaissances.

Chapitre 3 — Réunir la gestion par exploitation/régulation et la conservation des espèces menacées en une seule gestion des populations animales

i. Comprendre le fossé entre chasseurs et protecteurs de la nature...

Reprenez maintenant le constat que nous avions ouvert en introduction. La gestion des populations est divisée en deux branches qui, avec leurs acteurs respectifs, constituent deux mondes en opposition : le monde de la chasse et de la pêche, responsable de l'exploitation et de la régulation des populations, et le monde de la protection de la nature qui s'est développé autour de la conservation des espèces et des habitats menacés. Le chapitre 1 du tome I, et en particulier le tableau 1, ont présenté les caractéristiques de ces deux mondes sur lesquelles je ne reviendrais pas. Il s'agit ici i) de relater les expériences et les lectures qui m'ont confirmé la présence de ce fossé, avant ii) de tenter de comprendre son origine et iii) de présenter comment une gestion intégrative consisterait à le combler.

Hormis mon propre travail et la collaboration active entre Alexandre Millon et Sébastien Devillard (deux chercheurs qui s'étaient jusqu'alors spécialisés dans chacune des deux branches de l'écologie appliquée à la gestion des populations), toute mon activité professionnelle a été divisée en deux parties égales. i) D'abord, nos collaborations avec les acteurs de la gestion des deux bords ont été clairement segmentées et aucune discussion transversale n'a eu lieu entre ces groupes. ii) Ensuite, la publication dans des revues scientifiques nous a obligé à découper notre travail en deux et à orienter les approches rédactionnelles pour convenir aux objectifs de ces revues : *Biological Conservation*, *Journal of Wildlife Management*... A ma connaissance, seuls *Journal of Applied Ecology* et *Ecological Applications* tentent explicitement de combler ce fossé. Ainsi, quand un manuscrit n'y est pas accepté, il n'y guère d'autres possibilités de publication hors des revues spécialistes à chacun des deux mondes de la gestion. iii) Enfin, tous les congrès auxquels j'ai eu la chance de participer n'abordaient à chaque fois que l'un des deux pôles : *International Union of Game Biologist*, *Student Conference for Conservation Sciences*... Je n'ai eu connaissance d aucun congrès d'écologie appliquée à la gestion dans son ensemble. Cette **segmentation généralisée des disciplines** n'aide pas à pouvoir tirer des conclusions communes, ni à combler le fossé.

Dans un autre contexte, ma première rencontre avec le monde associatif de la protection de la nature a été des plus rudes. Lors d'un colloque de la Fédération Rhône-Alpes de Protection de la Nature (FRAPNA), j'ai été étonné du langage et des idées à la fois dure et arrêtée de certains personnages se réclamant de l'histoire de la protection de la nature. Les griefs envers les industriels, les politiques, les agriculteurs, les riverains et en particulier les chasseurs étaient mélangés dans des propos méprisants et parfois haineux. Ces personnes revendiquant une approche naturaliste et même

scientifique de la gestion de la nature ne semblaient pas intéressées par les concepts de synthèse, de compromis et de réflexion. Trouvant dans leurs propos le contraire de ce qui me semblait correspondre *a priori* au côté calme et débonnaire du naturalisme, j'ai essayé de comprendre les raisons de cette rancune qui, bien qu'exacerbée dans la situation présentée, semblait à même d'avoir généré ce fossé entre la protection de la nature et le monde cynégétique. J'ai alors trouvé dans les travaux de Catherine et Raphael Larrère (Larrère et Larrère 1997, et particulièrement Larrère 2003 dont je conseille vivement la lecture) des propositions qui résonnaient bien avec mes propres suppositions (cf. Chapitre précédent sur la question de l'appropriation) :

Lorsqu'il est médiatisé (conflits au sujet du loup, de l'ours, du classement nuisible...), ce fossé est généralement analysé par l'existence d'un conflit d'intérêts entre des groupes de personnes aux objectifs divergents. Les uns voudraient pouvoir exercer librement leur passion de la chasse tandis que les autres souhaiteraient garantir le plaisir de l'observation des animaux en toute tranquillité. Seulement, tous conflits d'intérêts débouchent classiquement sur la recherche d'un compromis, souvent juridique, permettant qu'une partie de chaque revendication soit acceptée et que chacun y trouve un peu son compte. A l'inverse, les époux Larrère ont noté la difficulté, voir l'impossibilité dans certains cas, que des compromis soient établis en bonne entente par les deux parties. Selon eux, ce constat est le signe que le fossé a pour origine **un conflit de légitimité et de valeur** sur la reconnaissance ou, au contraire, la condamnation du droit de chasse (Larrère 2003). Dans le premier cas, l'activité de chasse découle de la valeur instrumentale que l'Homme, considéré alors comme seul organisme détenteur d'une fin en soi, donne au vivant qui l'entoure. Selon cette **éthique anthropocentrée**, l'activité de chasse apparaît normale, à l'image de l'élevage, tant qu'elle se dégage d'actes de cruauté ternissant la morale. Dans le second cas, les protecteurs de la nature condamne le droit de chasse en étendant à tout ou partie du vivant une valeur intrinsèque justifiée selon eux par le combat et le mouvement de chaque individu pour la perpétuation de son espèce. Ils sont porteurs d'une éthique qualifiée de **biocentrée** (Larrère and Larrère 1997).

Cette opposition de valeurs, plus difficile à rationaliser qu'une simple compétition d'intérêts, se double du **conflit de compétence et d'appropriation** précédemment noté (cf. Chapitre 1 du présent tome). En effet, chaque groupe s'estime le seul détenteur d'une connaissance de la nature, ses protecteurs via l'expression de savoirs savants à coup de noms latins et de concepts écologiques, les chasseurs y opposant un savoir-faire pratique et le ressenti du terrain (Larrère 2003). En conséquence, chacun s'estime le dépositaire d'une bonne gestion des espèces, les uns par leur savoir applicable en toute circonstance, les autres par qu'ils partagent le même espace de nature. Dans le cadre des plans d'actions pour l'aigle de Bonelli, une intéressante étude sociologique a montré que si les chasseurs locaux n'avaient pas de grief particulier envers l'espèce, et même s'ils pouvaient

s'entendent sur des objectifs communs (*i.e.* favoriser les milieux ouverts et le petit gibier), ils redoutaient fortement la main mise d'une pression naturaliste externe et politique sur le patrimoine local dont ils se sentent les seuls dépositaires en tant qu'occupants à l'année. A l'inverse, j'ai pu noter le choix des protecteurs de la nature de ne pas toujours partager leurs données avec peut-être l'idée que, s'ils ne disposent pas du territoire, ils se considèreraient seuls responsables du devenir des espèces.

S'ils ne sont que encore partiels et non rigoureusement établis, ces quelques éléments donnent une idée des origines du conflit. C'est cette compréhension même partielle du problème qui peut permettre d'y apporter quelques solutions. Voyons maintenant en quoi un travail comparé entre évaluation des actions de conservation et de régulation peut apporter quelques pistes de solutions.

ii. ...pour unifier la gestion des populations par une éthique écocentré

Une gestion confrontée aux mêmes processus écologiques

De premier abord, les deux tomes de résultats de ce manuscrit ont peu de points communs, tant par leurs systèmes biologiques respectifs que leurs systèmes gestionnaires (Tableau 30) :

Tableau 30 : Deux modèles d'études très contrastés.

	Aigle de Bonelli / Vautour pernoptère	Renard roux
<i>Phylum</i>	Oiseaux	Mammifères
<i>Démographie</i>	Stratégies longévives	Stratégie intermédiaire
<i>Distribution</i>	Méditerranéenne fragmentée	Continente et continue
<i>Effectifs</i>	En déclin	Très commun
<i>Gestion</i>	Conservation	Régulation
<i>Données de survie</i>	Suivi CMR par baguage	Tableaux de prélèvements

Seulement, à y regarder de plus près, il apparaît qu'aucun argument ne justifie la séparation de fait dans leur évaluation comme dans leur mise en œuvre. Dans les deux situations, l'idée était d'évaluer les effets des pratiques de gestion via l'étude de la dynamique des populations gérées en réponse à ces pratiques. Bien que divergeant selon les contraintes liées à chaque espèce, les suivis démographiques réalisés année après année dans ce but contenaient toujours un comptage ou une estimation des effectifs, une mesure du succès reproducteur moyen et une estimation des taux de survie. Ces sources d'informations ont pu à chaque fois être combinées pour une meilleure connaissance de ces systèmes. Des méthodes similaires d'analyse ont pu être utilisées qu'il s'agisse de modèles matriciels, de modèles unidimensionnels ou de modèles intégrés de populations. Enfin, nous avons identifié une même réponse de ces populations à leur gestion respective pourtant opposées : l'immigration y joue dans les deux cas un rôle prépondérant en réalisant un effet

sauvetage face aux perturbations d'origine anthropiques, qu'elles apparaissent sous forme d'une gestion planifiée ou d'une destruction des espèces et de leurs milieux de vie.

Ainsi, hors de leurs particularités de gestion, nous avons appuyé dans les deux contextes l'importance de percevoir, comprendre et potentiellement gérer les connexions démographiques entre populations, notamment via le développement de réseaux gestionnaires à des échelles spatiales correspondant à celles des processus de dispersion. En résumé, cette thèse met en évidence par deux exemples concrets que **les problèmes rencontrés par les gestionnaires naturalistes et les gestionnaires chasseurs sont les mêmes** puisqu'ils sont liés aux **mêmes suivis de populations**, à la compréhension des **mêmes mécanismes écologiques**, tout cela dans un **même contexte de manque de moyens** pour toujours plus de travail, et de défauts de communications hors de l'échelle locale.

La frontière floue entre deux mondes sociologiques

Un autre élément atténuant le fossé entre les protecteurs de la nature et le monde de la chasse est que les conclusions sur **l'importance de l'expérience personnelle et de l'avis d'expert dans le domaine de la conservation** (cf. Tome I chapitre 2) **s'appliquent tout aussi bien à la gestion cynégétique**. Il est probable que, si des enquêtes s'intéressaient à comprendre la pratique cynégétique au quotidien, leurs conclusions, sur le manque de définitions en terme d'objectifs et de planification de la gestion, sur la difficulté à utiliser le savoir disponible pour orienter les décisions, et sur la quasi-absence d'autoévaluation et de modularité dans des pratiques séculaires, seraient cohérentes avec celles obtenues en conservation. En outre, la présence d'acteurs majoritairement bénévoles comme de financements privés et associatifs compliquent la régulation de l'activité cynégétique par des institutions régionales à nationales, et ce malgré l'important travail de l'ONCFS. Si l'idée d'une gestion éclairée et modulable n'est pas de remettre en cause la fonction essentielle de l'expérience personnelle, son but est de rendre consciente et explicite cette part personnelle dans les décisions quotidiennes de gestion, et de la balancer obligatoirement avec des connaissances, faits ou expériences scientifiques afin d'éviter que tout dogmes n'éloignent la gestion des objectifs fixés initialement (Martínez-Abraín and Oro 2013). Citons quelques dogmes auxquels mon travail a été confronté. Du coté cynégétique, il y a par exemple, i) l'idée que le renard pullulent en tout lieu, que les densités augmentent alors qu'il est plus vraisemblable qu'elles soient restés stables ces 5/10 dernières années (cf. Tome III ; Ruette et al. 2015); ii) la justification de la régulation du renard pour limiter son impact sur les populations de petits gibiers, dont l'efficacité n'est pas démontré en toute circonstance (Banks 2000, Norbury and Jones 2015); ou encore iii) la justification de la pratique cynégétique dans son ensemble car elle participerait à l'équilibre naturel en régulant les populations, alors même que la notion d'équilibre ne prévaut plus en écologie et que

notre travail montre, entre autres études, que l'immigration contribue plus fortement à la régulation des populations de renards que les prélèvements eux-mêmes. Coté conservation, le tome II a relaté l'« indéniable » effet des placettes d'alimentation renforçant « sans aucun doute possible » les populations de vautours (e.g. Terrasse 2005) avant que cet effet n'ai été formellement évalué ; et nous avons discuté plusieurs fois du caractère philopatrique du vautour percnoptère. En citant ces exemples, l'idée n'est pas de critiquer telle ou telle pratique, mais d'insister sur le fait que **l'exploitation/régulation des espèces nuisibles comme la conservation des espèces menacées nécessite que toute pratique de gestion classiquement mise en œuvre soit évaluée dans différents contextes** et que sa véracité soit établie par une revue systématique avant d'être appliquée en masse sur le terrain. En résumé, une connaissance parfaite de notre environnement est strictement impossible et le doute devrait toujours être de mise dans la gestion de celui-ci. L'objectif d'une gestion éclairée et modulable est ainsi d'**éviter au maximum que les dogmes régissent la gestion des populations animales** et limitent l'efficience de ses actions.

Le dernier élément est, qu'en fin de compte, les deux mondes adversaires ne ressemblent finalement comme deux gouttes d'eau. J'ai une nouvelle fois recours aux citations pour traduire clairement ce que j'entends ici, avec d'abord une nouvelle citation d'Aldo Leopold : « *L'éleveur de gibier tue les faucons, l'ornithologue les protège, celui-ci au nom de la chasse aux jumelles, celui-là au nom de la chasse tout court. Ces factions ont tendance à s'affubler mutuellement de sobriquets peu amènes, alors qu'en fait chacune prend en compte une composante différente d'un même processus* (Almanach d'un comté des sables ; GF Flammarion p 215) ». Je citerai aussi un entretien de Catherine Larrère paru dans la revue naturaliste Terre Sauvage : « *l'effort de pédagogie est nécessaire y compris pour les naturalistes : ils ont un peu tendance à croire que, parce qu'ils sont scientifiques et passionnés, leur présence est moins perturbante. La fleur cueillie par eux est un peu moins cueillie... Elle a moins mal. Quand ils regardent un aigle de Bonelli, comme c'est avec amour et passion, tout va bien. Alors que ça gène quand même les aigles de Bonelli quand ils sont en train de nicher et qu'il y a cinquante ornithologues autour !* (numéro de Juillet 2013) »

Cette petite pointe d'humour pour amener l'idée que **même si ces deux mondes sont en affrontement encore permanent, ils partagent finalement l'essentiel, une passion sensible et émotionnelle de la nature** et en particulier des espèces animales avec qui ils partagent leur milieu de vie, leur paysage quotidien. Ils ont comme **même objectif général de vouloir continuer à vivre leur passion de manière durable**, la partager à leurs enfants et que ceux-ci en tirent les mêmes émotions. Et de cet objectif découle l'élément principal qui nous concerne ici :

La perpétuation de cette passion nécessite une gestion des populations naturelles, pour qu'elles existent durablement et nourrissent les émotions, qu'elles soient chassées ou préservés des dégradations de l'environnement.

Vers une approche écocentrale de la gestion des populations

Bien sûr, les classifications seront toujours caricaturales : en dépit de ces deux groupes en conflit apparent, il a existé (à l'image d'Aldo Leopold), il existe déjà et il existera de plus en plus de personnes à l'interface, à la fois chasseurs et protecteurs de la nature, qui ne se placent pas dans un rapport de force, mais au contraire dans la conciliation des valeurs qui s'opposent. Cette conciliation des valeurs a été favorisée il y a une cinquantaine d'année avec l'émergence d'une troisième éthique environnementale, établie en premier lieu par Leopold comme une forme de synthèse des deux premières abordées. L'idée d'une **éthique écocentrale** n'est pas de discuter de la valeur morale de telle espèce mais d'étendre à l'ensemble du vivant et des processus écologiques le sentiment de communauté et d'interdépendance qui relie les Hommes entre eux. Il n'est pas question de droits ou de valeur morale universelle mais au contraire d'une **éthique circonstancielle d'un bon usage de l'environnement** (des populations animales dans le cas qui nous préoccupe ici) dont l'expression varie selon les objets, les objectifs et les contextes de gestion, mais dont le principe fondamentale est que, pour adapter le verbe de Leopold, une pratique de gestion n'est juste que si elle préserve l'intégrité et la beauté de la biodiversité et des processus écologiques qui l'accompagnent. Si l'en est autrement, elle est injuste, et dessert l'intérêt de tous, humains comme non-humains car elle rompt les liens d'interdépendance entre ces éléments (Larrère and Larrère 1997). Ainsi, dans certaines situations, l'élimination de certains individus d'une espèce peut s'avérer justifiée, soit parce qu'elle participe directement à l'intégrité des processus écologiques quand cette espèce est rendue invasive ou trop abondante par le fait des activités anthropiques, soit plus indirectement en favorisant l'idée de communauté élargie et interdépendante. Selon cette idée, une gestion de certains carnivores, par ailleurs compétiteurs des activités humaines mais en même temps objets de passions tant naturaliste que cynégétique, laissée aux mains conjointes des chasseurs et des protecteurs de la nature pourrait permettre de dégonfler les crispations et favoriser un climat de bon usage (Larrère 2003). L'éthique écocentrale ne condamne donc pas directement la pratique de la chasse, et peut même la recommander selon les conséquences sur la dynamique des populations. Son application à la gestion des populations n'est donc pas d'opposer de bonnes et de mauvaises pratiques mais bien au contraire la **capacité de pouvoir identifier qu'elle est l'efficience de chaque alternative à répondre à l'objectif fixé**. Ce n'est pas toute à fait une éthique de « la fin justifiant les moyens », mais plutôt une éthique qui permet de choisir le moyen le plus pertinent à répondre à cette fin, sans en éliminer d'avance des alternatives plus adéquates.

Si un débat d’opinion est nécessaire, celui-ci doit se dérouler en amont de la construction d’un plan de gestion pour permettre la définition d’un objectif commun à tous les acteurs d’un territoire.

Parce qu’elle permet d’aller de l’avant dans la résolution des conflits enlisés depuis des décennies, l’appropriation d’une éthique écocentrale se repend malgré tout dans le monde de la gestion des populations animales. Tant est si bien que, malgré mon appui sévère sur quelques personnalités naturalistes s’exprimant lors d’un colloque, je voulais souligner ici l’apport croissant des naturalistes qui travaillent à résoudre des conflits en s’éloignant du rapport de force, et qui, en application de l’éthique écocentrale, font avancer des problématiques environnementales dans le sens d’un meilleur accord entre intérêt divergents. Dans nos systèmes d’études, une intéressante collaboration entre les acteurs de la protection de la nature et les chasseurs de petits gibiers s’est organisée autour de la favorisation du petit gibier (lapin, lièvre, perdrix), dans le cadre de la conservation de l’Aigle de Bonelli et des milieux ouverts de garrigue qui lui sont associés. De même, une chasse aux trophées régulée a été valorisée comme moyen de conservation des espèces menacées en apportant une source substantielle de revenus aux populations vivant aux contacts de ces espèces (Loveridge et al. 2007a). J’ai pu vérifier l’engouement d’une certaine catégorie aristocratique de chasseurs pour une pratique responsable de la chasse favorisant une préservation durable des populations (participation à l’assemblée générale 2015 du CIC Wildlife à Milan). Dans la même idée, nous avons déjà exprimé notre souhait en l’établissement d’une gestion éclairée et modulable des espèces gibiers et considérées invasives à l’échelle de l’Europe (à l’image de la gestion des oiseaux d’eau en Amérique du Nord), *i.e.* une réelle gestion des quotas de prélèvements, bâti à partir de modèles de dynamiques sans cesse réactualisés par des suivis à long terme des populations, et répondant à des objectifs de densités, sans cesse redéfinis en bonne entente entre les différents acteurs d’un territoire (agriculteurs, chasseurs, naturalistes riverains) et assurant la viabilité des activités humaines comme des populations animales.

Si cette éthique écocentrale est de nature à résoudre de nombreux conflits et à améliorer l’efficience des actions de gestion, **comment expliquer qu’elle ne soit encore que minoritairement adoptée** par les gestionnaires de populations naturelles ? Si je reprends le cas de la gestion modulable des espèces gibiers, présentée en introduction avec la chasse aux oiseaux d’eau en Amérique du Nord (Nichols et al. 2007), de nombreux gestionnaires ont estimé que cette approche ne pouvait être transposée en Europe. Un commentaire fréquent est que la gestion nord-américaine implique trois pays et deux langues, alors qu’une approche similaire en Europe impliquerait un grand nombre de pays, de langues et traditions de chasse. Cette hétérogénéité européenne empêcherait un accord sur un cadre de gestion. Malgré cela, une approche modulable pourrait au moins être utilisée à l’échelle de chaque pays indépendamment. Seulement la grande

hétérogénéité des pratiques même entre les différentes régions d'un pays rendrait la chose impossible. Face à cela, les auteurs américains rappellent qu'une telle hétérogénéité existe aussi en Amérique du Nord, et qu'une gestion modulable ne nécessite aucune uniformité géographique mais plutôt qu'il s'agit d'une approche extrêmement flexible pouvant facilement tenir compte des variations géographiques (Nichols et al. 2007). D'autres justifications avancent que les programmes européens de suivis sont bien moins développés que ceux établis en Amérique du Nord. Néanmoins, cela n'empêcherait en rien le recours à la gestion modulable qui, d'une part, n'exige pas d'estimation précise des effectifs et des paramètres démographiques, et qui, d'autre part, est le meilleur vecteur pour favoriser un apprentissage progressif. En résumé, les arguments justifiant de l'absence de gestion modulable en Europe ne semblent pas recevables. Les bénéfices attendus devraient conduire à une forte considération de cette approche mais **l'apparente complexité à sa mise en œuvre bloque toutes les tentatives** qui pourraient s'avérer fructueuses. Il en est de même pour l'émergence plus globale de l'approche écocentrale en gestion des populations.

En effet, il est probable mais pas encore établi que l'éthique biocentrale soit fortement avantagée par sa simplicité de mise en œuvre en terme juridique puisqu'elle repose sur la simple autorisation ou interdiction de certaines pratiques valable en tous contextes. A l'inverse, l'éthique écocentrale implique une gestion circonstancielle dont la teneur dépend fortement du contexte local et nécessite la réalisation de suivi systématique de l'état du système afin d'adapter la gestion à ce contexte local. Il semblerait donc que l'éthique écocentrale ait, malgré ces avantages, du mal à percer durablement en gestion des populations, à cause de la complexité de sa mise en œuvre, **nécessitant à la fois une forte ligne directrice à l'échelle (inter)nationale et une implication décisive du niveau local, une rigueur dans la réalisation des suivis et une grande plasticité dans les décisions contextuelles**. Les chapitres 4 et 5 apporteront quelques pistes de réflexion sur les manières de dépasser cette complexité apparente.

Quid de la gestion intégrative dans tout cela ?

Revenons à nos moutons et ajoutons une pierre supplémentaire à l'édifice d'une gestion intégrative des populations animales. **L'éthique écocentrale est à mon sens un pilier fondamental à la réalisation d'une gestion intégrative**, qui par son qualificatif cherche à intégrer l'ensemble des différents aspects de la gestion des populations. De la même manière que la biologie de la conservation valorise les bénéfices de la biodiversité, je considère ici que la diversité d'opinions existant autour des objectifs de gestion est un atout pour construire un avenir durable entre activités humaines et viabilité des populations animales. Seule l'adoption d'une éthique écocentrale permettrait *a priori* de résoudre le conflit existant entre la protection de la nature et le monde de la chasse. De manière plus générale, une pensée similaire rendrait possible la synthèse dans les rapports de forces existants dans l'ensemble des conflits Homme-Nature.

En ce qui nous concerne directement, en tant que chercheurs impliqués dans l'amélioration des pratiques de gestion, l'adoption d'une gestion intégrative sous-entend **la réunification effective, c'est-à-dire en une seule et unique discipline scientifique, des différents champs d'application de la gestion, i.e. l'exploitation océanique et continentale des espèces animales, la régulation des espèces considérées invasives ou nuisibles et la conservation des populations menacées** (Shea 1998, Sinclair et al. 2006). En effet, j'espère avoir apporté quelques éléments montrant qu'en dehors de questions de valeurs et de traditions, il n'y a plus aucune raison de séparer aussi clairement ces différents champs dans le domaine de l'écologie appliquée. Les méthodes de suivis et d'analyses autant que les processus écologiques étudiés sont trop similaires pour les échanges d'information ne soient pas favorisés jusqu'à que la gestion des populations ne fasse plus qu'une. En pratique, la communauté scientifique devrait au minimum ouvrir les barrières artificielles qui empêchent les informations en faveur d'une amélioration des pratiques de circuler librement. Par exemple, il est étonnant que le terme d'« *evidence-based conservation* » (Sutherland et al. 2004) n'est pas été directement appliqué à l'ensemble de la gestion de l'environnement au travers du terme d'« *evidence-based management* ». En comparaison, la notion d' « *adaptive management* » s'est beaucoup plus rapidement étendue à tous les aspects de la gestion (Salafsky et al. 2001, Nichols et al. 2007). Enfin, cette unification des champs d'investigation en gestion passe i) par le **renforcement des revues généralistes** en écologie appliquée, ii) par le **développement de congrès scientifiques transversaux** s'intéressant aux concepts théoriques et à leurs application à l'ensemble de la gestion, et iii) par la **valorisation de carrières et projets scientifiques à l'interface** (cf. Chapitre 4&5).

Chapitre 4 — Renforcer la collaboration entre chercheurs et gestionnaires

i. Les barrières à l'utilisation de l'évaluation en gestion

Les actions de conservation que nous avons évalué au cours de cette thèse se sont révélées répondre positivement à leur objectif initial qui était d'inverser les dynamiques de déclin et d'augmenter les effectifs de ces populations menacées. Ce succès a pu être favorisé par une démarche de gestion éclairée qui avait déjà été initiée au cours de ces projets grâce i) à la synthèse des connaissances acquises sur les systèmes étudiés, ii) à la mise en place de protocoles d'acquisition de connaissances, et iii) à la mise en œuvre de suivis démographiques permettant de réaliser le travail d'évaluation que nous avons fait, et de le poursuivre au fur et à mesure des améliorations qu'il suscite (Burger et al. 2013, Constantin et al. 2014). Quels sont les éléments qui ont favorisé l'émergence d'une application de la gestion éclairée dans le contexte que nous avons étudié ? La question complémentaire est la suivante: **comment expliquer que les méthodes d'évaluation ne sont encore que peu utilisées** alors que des milliards d'euros sont investis en gestion des populations et que plus de 30 ans de connaissances scientifiques s'accumulent pour en améliorer les bénéfices (Ferraro and Pattanayak 2006) ?

Accessibilité et pertinence des savoirs scientifiques

Le chapitre 2 du tome I a détaillé le problème de l'accès limité des gestionnaires à la littérature scientifique ainsi que leur manque d'intérêt pour ces articles qu'ils estiment ne pas être cohérents avec leurs enjeux de gestion. Ces problèmes se doublent d'une faible appropriation des méthodes d'évaluation en gestion des populations quand il s'agit de mettre en place des plans d'échantillonnage et d'analyser les données récoltées (Besnard 2013). D'après la synthèse réalisée en introduction, ces problèmes semblent provenir d'une part des obstacles intrinsèques au système de publication et de partages des connaissances, et d'autre part par **l'existence d'un fossé entre recherche et gestion**.

Le coût financier supplémentaire de l'évaluation

Ensuite, dans un contexte général de coupures budgétaires restreignant les ressources allouées à la gestion des populations animales, l'évaluation des actions menées, et plus généralement, la mise en place d'une gestion éclairée et modulable, est considérée coûteuse, car nécessitant autant d'investissements financiers et humains qui ne sont plus utilisés pour agir directement (Kleiman et al. 2000, Salafsky et al. 2001, Ferraro and Pattanayak 2006, Kapos et al. 2008). Cette idée est doublée de la difficulté d'établir un budget sur le long terme que nécessite la mise en place d'une gestion modulable avec suivis et évaluations (Kapos et al. 2008).

Ce constat est paradoxal car la justification principale de la mise en place d'une gestion modulable est la possibilité réelle d'optimiser les dépenses effectuées pour des résultats similaires, en limitant dupliquas, erreurs de décision, et efforts d'actions ou de suivis inutiles (Kleiman et al. 2000). Ainsi, si le coût financier semble un frein, la cause en serait *a priori* un manque de connaissance sur les tenants et opportunités de la gestion modulable, malgré l'implication de certains chercheurs dans sa promotion (e.g. Salafsky et al. 2001). En outre, nous avons montré comment la collaboration entre gestionnaires et chercheurs permettait d'identifier les protocoles de suivis les plus efficents (Tome II chapitre 4). En conséquence, que ce soit un problème de communication ou de travail en commun, le manque de gestion éclairée et modulable serait davantage un **problème d'échange entre chercheurs et gestionnaires** qu'un problème financier.

La complexité apparente de la gestion modulable

Comme cela a été abordé en lien avec l'adoption sous-jacente d'une éthique écocentrale, l'hétérogénéité spatio-temporelle des contextes de gestion (diversité de gestionnaires, de territoires et d'objectifs), des actions réalisées et de leur évaluation (chaque situation est une combinaison différentes de facteurs) complexifie la réalisation d'une gestion modulable des populations animales (Salafsky et al. 2001, Ferraro and Pattanayak 2006). Elle est d'autant plus difficile que les effets des actions se font sentir à différentes échelles de temps, dont certaines dépassent la durée de financement des programmes (Kapos et al. 2008).

Néanmoins, cette **complexité de la gestion modulable est inhérente à la complexité des problèmes et des processus** auxquels fait face la gestion de la biodiversité dans son ensemble, qu'il s'agisse d'enjeux écologiques, économiques ou sociaux, auxquels s'ajoutent les différents temps de réponses de ces ensembles (Ferraro and Pattanayak 2006). Or, comme le montre l'important taux d'échecs des législations comme des programmes réalisés uniformément à l'échelle de pays voir de continents entiers (Butchart et al. 2010, Hoffmann et al. 2010, Bottrill et al. 2011), la **segmentation des problèmes via une multitude d'actions simples ne peut constituer l'unique solution**. Ce découpage de la complexité de la réalité en compétences simples semble empêcher justement la prise en compte du doute et de l'incertitude, de même que l'autoévaluation et la mise en commun de ces compétences (cf. Chapitre 5). A l'inverse, une volonté de s'attaquer à la complexité des problèmes réels, via une **flexibilité locale de mesures proposées globalement**, représenterait aujourd'hui l'alternative ayant le plus de chance de réussir.

La résistance des pouvoirs publics à un changement de paradigme¹⁶

A la complexité des systèmes écologiques, s'ajoutent des **problèmes de communication, de hiérarchies et d'inflexibilité des institutions** en charge de la gestion de l'environnement qui restreignent les possibilités de modularité (Kleiman et al. 2000). Paradoxalement, l'évaluation locale des actions de gestion n'est pas contrainte par la hiérarchie. En conséquence, les programmes de suivis diffèrent entre territoires et la généralisation de données récoltées différemment est souvent ardue (*e.g.* Tome III chapitre 4; Ruette et al. 2015). Une impulsion serait donc nécessaire pour favoriser la standardisation des méthodes d'évaluations. Seule une force institutionnelle pourrait *a priori* organiser une mise en relation et en conformité des différents contextes locaux.

De plus, la gestion des populations animales requièrent souvent la résolution de conflits entre les différents acteurs des territoires en opposition de valeurs et d'intérêts (cf. chapitre 3). Malheureusement, les décisions prises en ce contexte se font souvent de manière opaque, sous la pression de groupes d'acteurs dont l'influence varie dans le temps et l'espace. La variation interannuelle et interdépartementale dans le classement des espèces nuisibles en est bon exemple, car souvent détachée des préconisations de l'ONCFS. Favoriser une gestion modulable remplacerait ce système de prise de décision serait à même de résoudre les conflits et les enjeux de gestion. Seulement, les pouvoirs publics devront faire preuve d'une **combinaison difficile entre une volonté politique forte, un engagement de transparence et l'adoption d'une éthique écocentrale**, en se portant garants et instigateurs d'une gestion modulable des populations animales à l'échelle de leur juridiction (Ferraro and Pattanayak 2006).

Le manque de formation scientifique à l'évaluation

Malheureusement, les pouvoirs publics, comme l'ensemble des gestionnaires, des investisseurs, et de certains experts, n'auraient pas acquis **la culture scientifique** requise pour se familiariser aux méthodes d'évaluation et rendre possible ce changement de pratique (Ferraro and Pattanayak 2006). Ils seraient d'ailleurs plus intéressés par les retours en termes de publicité que par les effets véridiques des actions menées (Kapos et al. 2008). Enfin, l'évaluation peut parfois apporter des suggestions qui ne voudraient pas être considérées, confrontées à la peur du changement ou d'une opinion négative de l'autre (Kleiman et al. 2000). Elle peut ainsi générer des conflits d'interprétation ou d'appropriation subjective des résultats. Tant est si bien qu'au final, il n'y a généralement ni les fonds, ni la demande pour évaluer.

Enfin, la gestion de l'environnement nécessite des compétences multidisciplinaires (ou la collaboration de scientifiques spécialisés) en écologie, sociologie, économie, mais aussi en

¹⁶ Les pouvoirs publics pourront aussi favoriser la collaboration entre chercheurs et gestionnaires (cf. Chapitre 4 iii)

communication, didactique. Les principes de l'évaluation doivent eux aussi être transversaux pour que tous se mettent d'accord sur une même méthodologie (Laurance et al. 2012). Or, les **frontières existantes entre les disciplines empêchent la constitution d'un accord sur quoi, qui, comment pourquoi évaluer** (Ferraro and Pattanayak 2006)

En résumé, des différents points abordés jusqu'à présent, il semble qu'une amélioration de l'efficacité des actions de gestion repose sur trois principaux éléments que je vais détailler:

- Une amélioration des échanges entre gestionnaires et chercheurs (parties suivantes).
- Une volonté politique forte pour favoriser un changement de pratique.
- Une modification des formations initiales pour favoriser l'évaluation scientifique en tout domaine et l'apprentissage des systèmes complexes (Chapitre 5).

ii. Comprendre le fossé entre recherche et gestion

Puisque mon doctorat s'est appuyé sur de multiples collaborations avec des chercheurs et des gestionnaires, je me suis intéressé aux causes du fossé existant entre science et gestion, pointé du doigt par de nombreux auteurs comme principal responsable du blocage à la mise en place d'une gestion éclairée et modulable (Knight et al. 2008, Sunderland et al. 2009, Arlettaz et al. 2010). J'aimerais présenter ici les bras de levier ayant été présentés comme susceptibles de combler un tel fossé. En effet, minimiser les délais entre l'acquisition des connaissances et la mise en œuvre des politiques publiques en gestion de l'environnement est un grand défi (Roux et al. 2006). Les auteurs précédemment cités ont commencé par rappeler les causes de ce fossé liées aux manques d'échanges et d'accès à l'information.

Accessibilité et pertinence de la littérature scientifique en gestion

La réflexion sur la nécessité d'une gestion éclairée s'est initiée avec la prise de conscience que les connaissances présentées dans la littérature scientifique n'étaient que peu utilisées pour orienter les décisions de gestion (Sutherland et al. 2004). La question de l'accessibilité de la littérature scientifique a alors été posée, soit à cause des coûts de la souscription trop élevés pour les associations gestionnaires (Sunderland et al. 2009, Gossa et al. 2014), soit à cause du vocabulaire scientifique et de l'utilisation de l'anglais qui en complexifient la lecture (Arlettaz et al. 2010).

Un second élément déterminant de ce fossé est la distance qui existe entre les articles publiés dans les revues d'écologie appliquées et les préoccupations des gestionnaires (Fazey et al. 2005, Knight et al. 2008, Matzek et al. 2014, cf. Tome I chapitre 2). Certains auteurs ont pu qualifier d'opportuniste la publication dans les revues d'écologie appliquée sans qu'aucune recommandation pratique ne soit proposée, sans que le contexte socio-économique ne soit précisé, sans réflexion sur

l'optimisation de l'efficience des recommandations. Ils s'inquiétaient du manque d'engagement des chercheurs, résultant en partie d'une évaluation de leur activité basée une publication productiviste à l'origine d'une compétition laissant peu de place aux activités parallèles (Arlettaz et al. 2010).

Plus encore qu'un problème de publication, il y aurait **divergence entre l'agenda de recherche et les attentes des gestionnaires** (Braunisch et al. 2012). Alors que la production de connaissance scientifique en gestion devrait être pertinente aux yeux des deux parties, ces dernières n'en ont pas la même définition (Cook et al. 2013).

Un manque d'échange au-delà de la littérature

Cette divergence dans la manière de voir ce qui est prioritaire dans l'acquisition des connaissances nécessaires à la gestion souligne un manque d'échanges d'idées et de visions entre chercheurs et gestionnaires, qui dépassent le cadre simple de la publication et de ces contraintes. Pour de nombreux auteurs, **rares sont les scientifiques investis dans l'application concrète de leurs travaux**. Au mieux, ils ont espoir que leur travail soit un jour appliqué (Gibbons et al. 2008, Arlettaz et al. 2010, Laurance et al. 2012). En outre, certains soulignent l'isolement du travail de recherche par rapport à la communauté socio-économico-écologique qu'ils étudient (Garnett et al. 2009). Ce détachement s'agrandit lors des échanges avec les sociétés traditionnelles non-occidentales (Born et al. 2009).

De l'autre côté, le **recours à l'évaluation scientifique** a été relevé comme **minoritaire** par rapport à l'importance de l'expérience personnelle **dans le monde de la gestion** (Sunderland et al. 2009, Cook et al. 2010). La question était alors de comprendre les raisons de cet impossible échange d'information entre ces deux corps de métier.

Etat des lieux : un choc de culture entre recherche et gestion

Des études sociologiques ont établi que ce manque d'échanges était initié par une profonde différence de culture entre recherche et gestion. Selon elles, un **long héritage de fragmentation des disciplines du savoir** aurait créé incompréhension, frustrations et différentes formes de conflits (Roux et al. 2006). Le travail fondamental de Roux et al. (2006) a formalisé ce que beaucoup ressentaient sur le terrain, à savoir **deux visions schématiques et caricaturales en opposition** : « Les scientifiques disposent de l'ensemble du savoir et les gestionnaires n'ont qu'à leur demander ; ils n'ont aucune excuse à prendre les mauvaises décisions » vs. « Les scientifiques ne réussissent pas à apporter des solutions utiles aux défis environnementaux actuels et les gestionnaires n'ont pas d'autres options que de mettre en place des politiques de leur propre chef » (deux citations entendus par les auteurs lors d'un congrès). A ces deux grandes idées s'ajoute la vision plus générale qu'un corps a de l'autre. Les chercheurs penseraient que les gestionnaires ont une pauvre connaissance des

processus écologiques, dont ils ne savent pas apprécier la complexité, parce qu'ils sont noyés dans les occupations quotidiennes. A l'opposé, les gestionnaires considéreraient les chercheurs comme renfermés dans leur discipline, sans intérêt, hormis leur curiosité intellectuelle, pour contribuer aux partages des connaissances et à la construction de solutions pratiques permettant de résoudre les problèmes du monde réel. Enfin, ces divergences de considération sont complétées par une divergence dans les attentes que chaque corps a de l'autre lors de leurs interactions (Gibbons et al. 2008). Ainsi, les chercheurs pourraient être motivés par des applications concrètes à leur travail si elles se traduisaient en publications de fort impact qui grandiraient leur réputation dans la communauté gestionnaire et les médias, ou en activités de recherche sur le long-terme génératrices de données et de résultats pouvant être valorisés. A l'inverse, les gestionnaires seraient intéressés par favoriser des recherches qui faciliteraient le travail quotidien en apportant des recommandations applicables sur le terrain, clairement expliquées et dont les effets auraient été démontrés (Gibbons et al. 2008). Au final, il semble donc exister une **réelle différence d'attentes, de culture et de philosophie de travail entre ces deux corps.**

L'origine de ce fossé serait la **séparation précoce qu'il a eu lieu entre l'apprentissage des connaissances scientifiques et des compétences pratiques** (Roux et al. 2006), à la fois dans la formation initiale mais aussi dans la formation continue et le recrutement de compétences bien ciblées. Cette séparation se serait accrue par la division du travail à l'échelle des organisations publiques, certaines générant le savoir scientifique, et d'autres les avancées pratiques sur le terrain. Cette séparation des domaines a été particulièrement frappante en France, où les cursus scolaires sont segmentés en parcours professionnels et généraux, puis en parcours scientifique et littéraire. De même, les cursus universitaires sont séparés en parcours professionnel ou recherche, et les institutions publiques ont été initialement clairement divisées entre centres de recherche (CNRS, INRA...) et en organismes gestionnaires (ONF, ONCFS...). Par la suite, des années de compétition de compétences, de préjugés et d'incompréhension, ont creusé ce fossé entre chercheurs et gestionnaires alors que leur interdépendance, au moins en gestion des populations était évidente.

Un fossé supplémentaire entre écologie et statistiques

La gestion modulable implique des défis conceptuels quant à la prise de décision en fonction de notre connaissance d'un système et du niveau d'incertitude. Pour certaines chercheurs, il est nécessaire d'avoir recours à une approche théorique de la prise de décision optimale, notamment par inférence itérative bayésienne (McCarthy and Possingham 2007). Pourtant, les enquêtes sur les attentes des gestionnaires en terme de connaissances à acquérir montrent clairement qu'il serait avant tout prioritaire de combler des manques importants sur les bases de l'écologie des espèces gérées, de leur dynamique, et des effets de la gestion sur celle-ci (Braunisch et al. 2012). Il y a donc

un grand décalage entre l'attente des gestionnaires, fonction de la réalité de terrain, et l'apparente complexité que souhaiterait apporter la recherche en écologie statistique dans le mécanisme de gestion. Ce fossé supplémentaire est bien illustré par la citation suivante : « *Our collective fascination with ever refining computer-based conservation assessment techniques must be tempered by the need to develop techniques that can deliver products that are useful for implementation* »(Knight et al. 2008).

Ce fossé a de profondes implications en gestion des populations car le recours à des méthodes rigoureuses d'échantillonnage et d'analyse des données récoltées est fondamental pour comprendre le fonctionnement des populations et leurs réponses à la gestion. Or, leurs développements reposent nécessairement sur des outils statistiques et mathématiques plus ou moins complexes (Besnard 2013). Le travail de doctorat que j'ai présenté ici illustre bien ce nécessaire recours à de tels outils pour améliorer la gestion. Pourtant, ces considérations méthodologiques sont souvent perçues comme trop complexes, notamment à cause du recours à des formules, ou à du vocabulaire comme « probabilité », « détectabilité », « aléatoire »... Ainsi, le fossé déjà important entre la gestion et la recherche est accentué par l'écart existant entre écologie biologique (biologie, éthologie, physiologie...) et écologie statistique (démographie, interactions, modélisation...) nécessitant des outils mathématiques. En effet, le processus de fragmentation des cursus déjà souligné à générer cette séparation, au sein même des chercheurs, entre ceux qui aiment les mathématiques et ceux qui les rejettent. Alors que les écologues et les statisticiens partagent une culture scientifique commune de l'expérience et de l'évaluation qui peuvent les rapprocher, de même que les écologues et les gestionnaires partagent une connaissance du milieu naturel, le rapprochement entre les gestionnaires et les développeurs d'outils méthodologiques pourtant nécessaires à la gestion est difficile à réaliser (Besnard 2013). Ce fossé décuplé est souvent identifié comme la **principale raison au manque d'évaluation** et de propension à évoluer vers une gestion modulable des populations animales.

iii. Les solutions proposées pour améliorer le transfert de connaissances entre recherche et gestion

On le dit souvent, reconnaître un problème, poser la question, c'est déjà apporter une solution. Il est évident qu'une première solution pour résorber cette incompréhension entre recherche et gestion a été d'avoir reconnu et analysé le problème (Knight et al. 2008). Les nombreux articles ayant été publiés à ce sujet, dont nous venons de faire une relecture non exhaustive, ne peuvent être que remerciés d'avoir soulevé des bras de levier permettant à l'avenir de combler ce fossé. Dans un premier temps, les solutions proposées se sont focalisées sur les manières d'**améliorer le transfert de connaissances** entre les deux pôles que constituent la recherche et la gestion (Roux et al. 2006).

Les chercheurs ont, en effet, élaboré des **stratégies pour délivrer les savoirs acquis dans le monde gestionnaire** (*Knowledge push, sensu* Roux et al. 2006), stratégies réparties en 5 points:

- **Améliorer la communication : bénéfices des revues systématiques et perspectives.**

Ce premier élément réside dans l'effort concernant une communication claire, non ambiguë, synthétisée et évitant le recours à un jargon scientifique qui en empêche la compréhension (Roux et al. 2006, Gibbons et al. 2008, Arlettaz et al. 2010). Le tome I Chapitre 2 a déjà présenté les solutions qui avaient été proposées au problème de l'accessibilité aux connaissances, au travers du recours aux revues systématiques. Les premiers reculs sur ces efforts de partage et de synthèse des connaissances acquises en gestion indiquent que **la stratégie des revues systématiques semble être bénéfique à l'amélioration des pratiques de gestion**, puisque de nombreux gestionnaires interrogés ont exprimé leur volonté de les changer lorsque la lecture de résumé systématique indiquait de meilleures alternatives que celles réalisées (Walsh et al. 2014). Cependant, les auteurs de cette première enquête ont noté de nombreux biais résiduels : i) une volonté de changer ne signifie pas forcément un changement en pratique, ii) les gestionnaires anglo-saxons qui ont répondu à ce questionnaire ont un accès plus facile à la littérature scientifique et plus généralement au monde de la recherche, et iii) les gestionnaires sceptiques n'ont probablement pas répondu au questionnaire, (Walsh et al. 2014). De nouvelles enquêtes moins biaisées doivent donc se succéder pendant quelques années pour analyser les bénéfices de ce recours aux revues systématiques.

Plus particulièrement, j'ai identifié, au cours de mon doctorat, un levier important qui permettrait **d'améliorer les bénéfices de ces revues systématiques**. Comme l'indique l'enquête précédemment citée, seuls ont été interrogés des gestionnaires anglo-saxons, ayant bénéficié des efforts de communication des groupes de travail de William Sutherland et d'Andrew Pullin. Or, j'ai remarqué au fil des collaborations, réunions et colloques que les gestionnaires et étudiants francophones n'avaient pas forcément connaissance de ces revues systématiques, pourtant en libre-accès sur Internet. A mon sens, **la langue est un frein à la démocratisation de la pratique d'une gestion éclairée**. En parallèle, il paraît important que les organismes publics incitent les gestionnaires à utiliser de tels outils. C'est dans cette optique que, lors des collaborations et des congrès auxquels j'ai participé, j'ai souvent indiqué l'existence de ces sites et revues systématiques aux gestionnaires et étudiants rencontrés. Ensuite, j'ai discuté à Cambridge et lors du colloque BES-SFE de Lille avec Jessica Walsh, alors post-doctorante dans l'équipe de W. Sutherland, au sujet de l'importance d'envisager la traduction des sites et revues systématiques en différentes langues, en particulier, le français, l'espagnol et le chinois. Ces traductions auraient pour bénéfice d'étendre la pratique d'une gestion éclairée. Elles permettraient également **d'ajouter des expériences issues d'autres contextes** que ceux des paysages américano-anglo-saxons, jusqu'alors prédominants dans

les études appliquées à la gestion. En plus de cela, un fonctionnement plus ouvert de ces revues permettrait d'intégrer de la littérature grise provenant du milieu gestionnaire, voire des expériences non publiées, par une soumission directe des gestionnaires aux référents des revues systématiques.

En parallèle, j'ai discuté avec des membres de la Fondation pour la Recherche en Biodiversité (FRB), dont l'action est justement de promouvoir sur le terrain l'application des connaissances accumulées en recherche pour une meilleure gestion de la biodiversité. Bien que cette fondation travaille déjà à rédiger des guides simplifiés de recommandations à l'adresse du monde de la gestion, ils ne semblaient pas encore connaître le travail réalisé par nos voisins d'autre-manche pour améliorer l'accès à la littérature scientifique. J'ai suggéré qu'une **institution d'Etat** comme la FRB (ou l'Agence française pour la biodiversité) pourrait **porter le financement d'une traduction des revues systématiques** anglophones pour le monde francophones, et en échange alimenter la base de données anglophones par des expériences ayant été accumulées sur le sol francophone. Après avoir mis ces deux pôles en relation, j'espère voir la création dans les années à venir d'une **plateforme collaborative internationale**, où les revues systématiques seront traduites en plusieurs langues (à l'image des revues Cochrane en médecine), où chaque institution nationale gèrera la traduction et l'intégration des nouvelles études faites sur son territoire, avant qu'elles ne soient synchronisées sur l'ensemble de la plateforme (Figure 92). Dans le cas où les contacts aient du mal à se réaliser, je tacherai de participer personnellement à la création d'un projet similaire.

- **Renforcer l'investissement des chercheurs dans la gestion au quotidien...**

Pour combler l'attente des chercheurs à ce que leurs études soient concrètement appliquées ainsi que le besoin criant d'une gestion efficiente éclairée par les travaux de recherche, certains auteurs ont appelé à la **nécessaire implication directe des chercheurs dans la mise en œuvre des recommandations** qu'ils peuvent proposer suite à leur travaux (Gibbons et al. 2008, Arlettaz et al. 2010). L'illustration de ce que représente cette implication directe est apportée par deux études que nous avons présentées en introduction (Catry et al. 2009, Arlettaz et al. 2010). Par une collaboration directe avec les acteurs locaux (gestionnaires, agriculteurs, riverains, pouvoirs publics...) dans le suivi et la récolte des données, les chercheurs sont les propres acteurs de la réalisation des actions de gestion et de leur évaluation. Le chercheur qui fait cet effort supplémentaire se retrouve souvent gagnant par les questions et les résultats que cela apporte à l'essor des connaissances fondamentales (Laurance et al. 2012). L'implication des chercheurs permettrait aussi de dépasser les conflits entre acteurs locaux en tant que médiateurs permettant de lever certains préjugés sociaux. Par exemple, dans l'étude d'Arlettaz et al. 2010, les agriculteurs se sont finalement montrés plus intéressés par l'observation des oiseaux dans leur exploitation que par les bénéfices agricoles que pouvait leur apporter l'augmentation de la prédation des criquets dévastateurs de cultures par les huppes. Au vu

des résultats obtenus, ces chercheurs appellent à un **changement de paradigme en recherche appliquée à la gestion** : la finalité de celle-ci ne devrait pas résider dans la seule publication des résultats de leur évaluation des actions de gestion et des recommandations théoriques qui en découlent, mais devrait se prolonger à **l'application concrète et efficiente de ces recommandations jusqu'à la mise en œuvre et au suivi des politiques** d'aménagement qu'elles induisent (Arlettaz et al. 2010). Il ne s'agit pas de favoriser la recherche appliquée au détriment de la recherche fondamentale mais que toute affiche d'application soit concrète et non opportuniste. Pour ces auteurs, le fossé recherche/gestion pourrait être comblé par ce changement de paradigme.

Au cours de mon doctorat, j'ai eu la chance de travailler avec des chercheurs qui reconnaissent et mettent en pratique ce changement de paradigme (Alexandre Millon, Aurélien Besnard, Sébastien Devillard...). Tous participent ainsi au travail de réflexion en amont des projets de gestion, en tant que collaborateurs des gestionnaires ou conseillers scientifiques de plans de gestion d'espèces ou d'espaces protégés. Une partie de leur temps de travail est aussi dévolue au travail de terrain avec les gestionnaires, en particulier sur le suivi des populations. Enfin, ils prennent le temps nécessaire à l'explication des analyses réalisées et la mise en accord des interprétations et conclusions que l'on peut en faire. Comme précisé en introduction, participer à cet effort de partage et de collaboration était un des objectifs de ma thèse. J'espère y être parvenu au travers des discussions que j'ai pu avoir avec nos collaborateurs et des articles de vulgarisation que nous rédigerons ensemble pour communiquer notre travail à la communauté des gestionnaires impliqués dans les problèmes de gestion étudiés.

Cependant, cette implication dans une recherche réellement collaborative et appliquée à la gestion m'a aussi proposé un avant-goût de ce que mes encadrants et collaborateurs scientifiques, ainsi que d'autres auteurs, ont souligné comme **l'inconfort de se retrouver à l'interface entre gestion et recherche fondamentale** (Laurance et al. 2012, Besnard 2013). Ce positionnement difficile est lié à trois éléments principaux : i) il y a d'abord la difficulté de valoriser les résultats de ces collaborations par des publications internationales de fort impact. En effet, le système de publication est tel qu'il est difficile de publier des résultats simples, sans nouveauté méthodologique ou conceptuelle, mais qui font rapidement avancer les problèmes de gestion quotidienne voir les résultats de celle-ci en terme de maintien de la biodiversité. ii) De cette difficulté de publication découle un manque de reconnaissance, d'abord de la part du reste de la communauté scientifique qui ne cesse de se comparer selon les critères de publication (nombres d'articles, nombres de citations, facteur h...), mais aussi de la part de l'institution de recherche qui évalue les chercheurs, et leur attribue primes et financements sur les mêmes critères. En effet, cette situation à l'interface, et le temps passé à la collaboration, empêche la spécialisation dans un domaine de prédilection. Or, l'attribution d'une étiquette de compétence par les collègues est une condition *sine qua non* à la

reconnaissance dans un système de recherche spécialisée et performante (cf. Chapitre 5 et Besnard 2013). Enfin, iii) ce manque de reconnaissance du milieu de la recherche peut se doubler d'un manque de reconnaissance par le milieu gestionnaire qui peut parfois considérer le chercheur comme un prestataire payé pour l'aider dans les analyses de données, et non comme un partenaire dans l'amélioration des pratiques de gestion.

- **... en valorisant cet investissement**

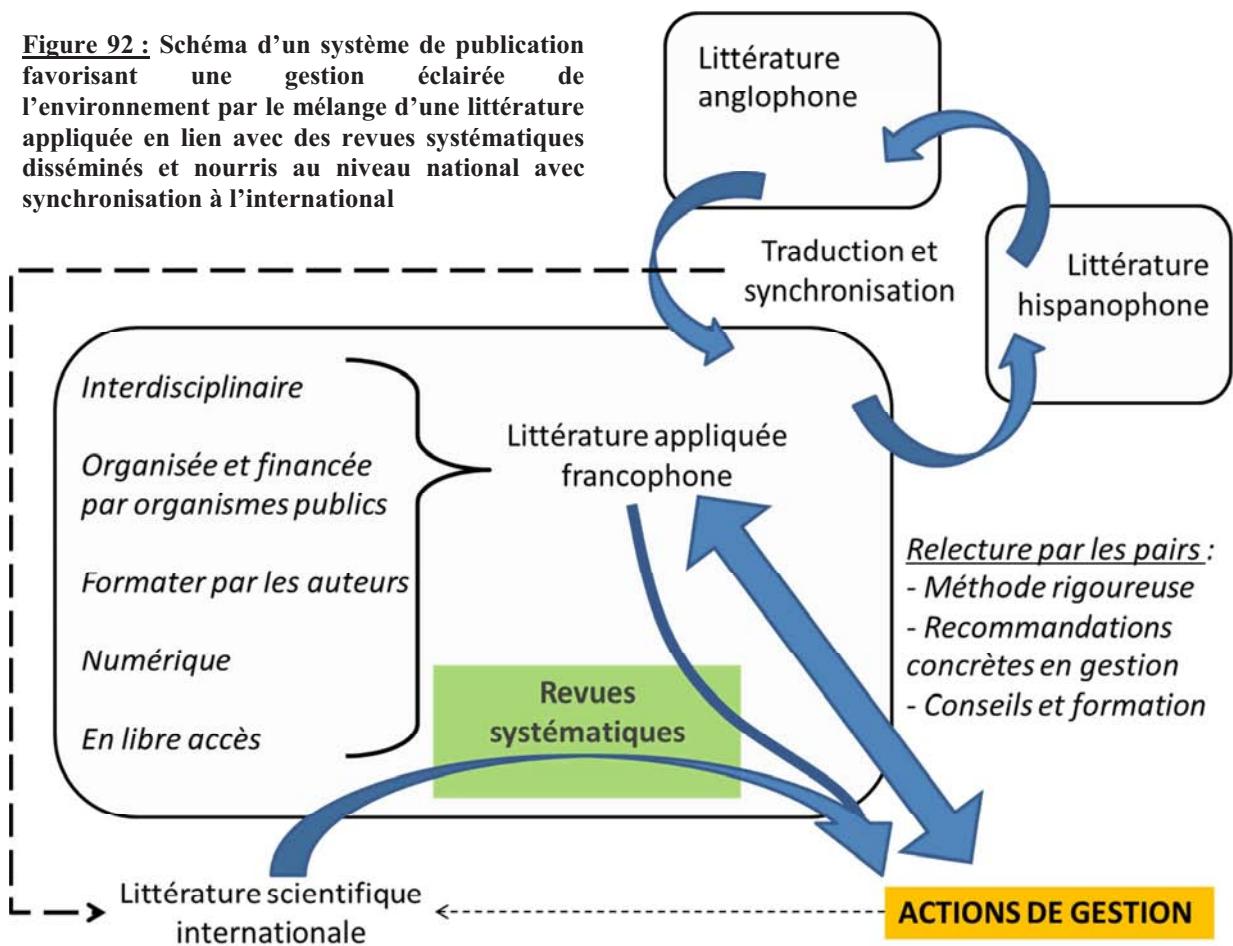
C'est ce malaise généré par une implication concrète des chercheurs en gestion de la biodiversité qui fait penser qu'un levier fondamental à la résolution du décalage entre recherche et gestion serait une **modification profonde du système de publication mais surtout de l'évaluation des chercheurs** par les politiques publiques (Knight et al. 2008, Esler et al. 2010, Arlettaz et al. 2010). Il existe une incohérence entre l'« *impact factor* », et le faible impact des études publiées sur les pratiques de gestion (Sunderland et al. 2009).

Cette incohérence naîtrait de la **difficulté exprimée pour publier les résultats des travaux de recherche appliquée** peu innovants. Depuis la prise de conscience du fossé recherche/gestion et ses conséquences sur l'érosion continue de la biodiversité, plusieurs revues scientifiques (*Journal of Applied Ecology*, *Biological conservation*, *Oryx*...) se sont engagées à favoriser la publication d'études répondant aux critères d'une gestion éclairée et collaborative (Memmott et al. 2010, Milner-Gulland et al. 2010, Hulme 2011, Gossa et al. 2014) même si elles ne sont pas assez innovantes en terme d'impacts. Il s'agit de types d'articles ou de sections spéciales dédiés aux comptes-rendus de ce genre de travaux, créant ainsi une niche ouverte pour de nombreux scientifiques (Laurance et al. 2012). Malheureusement, il est permis de douter des bénéfices de ces efforts consentis par les grandes en écologie appliquée tant qu'apporter des recommandations concrètes et démontrées comme faisables ne sera pas une condition nécessaire à la publication d'un article dans ce domaine. Des enquêtes auprès des gestionnaires devraient être renouvelées d'ici quelques années pour évaluer les bénéfices potentiels de ces politiques de publication. A l'heure qu'il est, il n'est pas certain que les articles publiés, par exemple dans la revue *Journal of Applied Ecology*, particulièrement investie dans cet effort, apportent en majorité des recommandations claires et directement applicables. C'est peut-être là le contrecoup du point de vue généraliste de cette revue dont nous avons souligné l'importance pour réunir les différents mondes de la gestion. Du fait de cette étiquette généraliste, la revue a opté pour soutenir la nouveauté, en particulier méthodologique, et la portée générale des travaux soumis dans plusieurs contextes de gestion, peut-être au détriment d'une pertinence concrète des recommandations proposés dans un contexte précis. Le fonctionnement du système de publication explique ce compromis entre la pertinence des recommandations concrètes et la précision du contexte de gestion. Dans la même idée, nous avons

noté la difficulté de soumettre des articles qui proposent à la fois des implications pratiques en gestion, et des questionnements méthodologiques. A mon avis, cette segmentation contrainte par le système de publication n'est pas cohérente avec la volonté de renforcer les liens entre recherche et gestion, en particulier sur le partage de méthodologies rigoureuses pour évaluer les actions menées.

De cette réflexion, et celles de bien d'autres auteurs (e.g. Knight et al. 2008, Arlettaz et al. 2010, Matzek et al. 2014) ressort un réel **besoin d'un nouveau moyen de publication** qui réponde mieux aux différents éléments nécessaires pour favoriser une gestion éclairée et modulable : accès libre et gratuit, valorisation des chercheurs et des gestionnaires libre du filtre de l'impact, traduction en différentes langues, rigueur scientifique, recommandations pratiques proposées, implications en méthodologie et en écologie fondamentale, rédaction ou co-rédaction par les gestionnaires eux-mêmes (Figure 92).

Figure 92 : Schéma d'un système de publication favorisant une gestion éclairée de l'environnement par le mélange d'une littérature appliquée en lien avec des revues systématiques disséminés et nourris au niveau national avec synchronisation à l'international



On peut ainsi imaginer une plateforme en accès-libre sur laquelle seraient déposés des articles édités par les auteurs eux-mêmes pour éviter tout frais de publication. Le dépôt serait seulement soumis à l'accord de plusieurs pairs (biostatisticiens, écologues strictes et gestionnaires) qui vérifieraient la conformité du manuscrit par rapport aux contraintes de rigueur scientifique et de format (résumé, présentation du contexte, objectifs de l'étude, système étudié, suivi, expérience et méthodes d'analyses, résultats, discussion, implications en écologie, en méthodologie, et en gestion avec recommandations concrètes prêtes à être testé sur le terrain). Cette relecture par les pairs

permettrait, sans rejeter les publications, de les améliorer au fur et à mesure, en soumettant des propositions supplémentaires et en demandant que les auteurs se forment mieux pour améliorer leurs connaissances en méthodologie d'échantillonnage et d'analyses statistiques. Pour être viable, ce moyen de publication devrait être soutenu à moindre frais par les institutions nationales en charge de la gestion de l'environnement, en collaboration pour synchroniser et traduire les différentes études (Figure 92).

Néanmoins, il est insuffisant de travailler à limiter les problèmes générés par le système de publication si l'évaluation des activités de recherches et de gestion n'est pas revue par les organismes d'état. L'essentiel du système de recrutement, de financement et de promotion de la recherche est basé sur la quantité et l'impact des publications. Ce système, qui a été largement critiqué mais qui continue de contraindre la recherche internationale est particulièrement limitant pour favoriser le lien recherche/gestion (Gibbons et al. 2008, Esler et al. 2010, Arlettaz et al. 2010). En effet, nombreux chercheurs s'impliquant au maximum dans l'amélioration des pratiques de gestion se sentent étouffés par ce système. Un système qui peut défavoriser ceux qui s'investissent le plus dans le partage de la démarche scientifique n'est pas satisfaisant. Il est aussi urgent de **valoriser les scientifiques qui s'engagent dans la mise en pratique de leurs travaux**. Cette revalorisation ne peut se réaliser sans l'appui majeur des pouvoirs publics, puisqu'ils définissent les codes d'évaluation et d'attributions des financements (Esler et al. 2010). Il serait intéressant de pondérer les métriques d'évaluation des chercheurs par leur implication dans l'application de leurs travaux lorsqu'ils bénéficient de données de gestion. Une solution alternative serait que les institutions financent dispositions ou congés sabatique pour que le chercheur demandeur se focalise quelques temps sur ses collaborations avec le monde la gestion (Gibbons et al. 2008). Mais cette possibilité arrêterait les activités de recherche et la mise à jour des connaissances, de même qu'elle contribuerait à segmenter recherche fondamentale et appliquée.

- **S'investir dans la formation initiale et continue des gestionnaires**

L'enquête récente s'intéressant aux progrès réalisés sur l'accessibilité des connaissances scientifiques aux gestionnaires a montré que les plus jeunes avaient la même connaissance de la littérature que les plus âgés (Walsh et al. 2014). Ceci suggère que les plus jeunes ont compensé leur manque d'expérience par une lecture plus approfondie de la littérature, suite à l'amélioration des parcours de formation en gestion de la nature, incorporant maintenant des aspects scientifiques (Courter 2012). Ainsi, une autre façon qu'ont les enseignants chercheurs de s'investir dans l'amélioration des pratiques de gestion est **d'accompagner la formation des gestionnaires en insistant sur les aspects qui fondent une gestion éclairée et modulable à savoir la réalisation de protocoles de suivis rigoureux, une utilisation pertinente des méthodes d'analyses de données et la mise en œuvre de la démarche scientifique**. Cette formation des gestionnaires peut se faire

initialement lors de leur cursus universitaire (**formation initiale**) ou par des stages de formation au cours de leur carrière professionnelle (**formation continue**).

Là encore, les différents enseignants-chercheurs avec qui j'ai travaillé sont tous investis dans la formation des gestionnaires, que ce soit au sein de Masters professionnels « gestion de la biodiversité », ou au sein de stages de formation continue comme ceux des Ateliers techniques des espaces naturels (ATEN ; Besnard 2013). Toujours dans l'optique de répondre à l'un de mes objectifs de thèse, j'ai pris plaisir à seconder mon directeur de thèse dans ces enseignements de formation initiale dans le cadre de mon activité complémentaire d'enseignement. Compléter la formation initiale des étudiants est fondamentale car s'ils savent généralement bien décrire un environnement, ils ont plus de difficultés à intégrer la démarche scientifique (Knight et al. 2008). Dans cette optique, il se trouve qu'Alexandre Millon s'investit dans une solution qui paraît avantageuse, à savoir des stages de terrain de plusieurs jours, durant lesquels les étudiants doivent, en collaboration avec un gestionnaire du territoire, mettre en place un protocole de suivi permettant d'orienter au mieux les pratiques de gestion ; ils ont ensuite à récolter les données selon le protocole établi puis à analyser ces données avec les méthodes statistiques adaptées pour finalement proposer des stratégies de gestion et/ou des améliorations au protocole de suivi réalisé.

Néanmoins, là encore, le lourd investissement que requiert cette pratique de l'enseignement devrait être mieux valorisé afin qu'elle soit encouragée et faite de bon cœur. Or, le système de publication et d'évaluation de la recherche est aussi connu pour ne pas complètement tenir compte de l'investissement des chercheurs dans la transmission des connaissances. D'autant plus qu'il s'agit souvent des mêmes qui s'impliquent dans l'application. Ainsi, la pondération des métriques d'évaluation devrait être complétée sur ce point.

- **Favoriser les relations de personnes à personnes**

La compréhension du fossé entre recherche et gestion a mis en évidence l'importance des enjeux de considération, de respect et de confiance mutuelle. Leur séparation initiale s'est progressivement accentuée de préjugés et de rancœur au fur et à mesure de l'évolution des deux pratiques, la recherche vers plus de productivité et la gestion vers plus de résultats. Certains chercheurs ayant historiquement utilisé les données gestionnaires à leur profit de productivité sans en faire partager les gestionnaires et sans proposer des applications pratiques ont ainsi augmenté la méfiance dans les relations bilatérales. Malgré ces faits connus de tous, ce n'est qu'assez récemment que les auteurs ont souligné l'importance de **favoriser les relations de personnes à personnes** pour combler le fossé recherche/gestion (Gibbons et al. 2008, Knight et al. 2008). Il paraît fondamental de casser tout sentiment de hiérarchie : le gestionnaire ne doit pas être limité par un sentiment d'infériorité du fait qu'il ne comprenne pas le vocabulaire ou les méthodes scientifiques. Le chercheur doit donc s'efforcer de travailler avec humilité et éviter tout élément de

langage pouvant créer une barrière cognitive. L'idéal serait d'être sincèrement intéressé par les enjeux de gestion sur l'efficacité des actions plutôt que sur l'efficacité des algorithmes (Knight et al. 2008). **Construire une relation de confiance** est effectivement essentielle pour permettre une collaboration durable qui soit en mesure d'avoir une influence sur les pratiques quotidiennes. Or, cette confiance se base souvent sur des rapprochements en termes de préférences culturelles, sociales ou idéologiques. Il est particulièrement important de connaître l'autre, et en particulier le système d'évaluation propre à sa profession, afin de reconnaître la présence de deux cultures différentes aux objectifs parfois divergents. Dans cette optique-là, passer du temps ensemble pour partager les défis, voire inverser les rôles est nécessaire, d'autant plus que la fréquence d'interactions est corrélée à la confiance mutuelle (Gibbons et al. 2008).

Sur ce point des relations de confiance, ma thèse a aussi bénéficié de la bonne entente, voire des relations amicales préexistantes dans les couples chercheur/gestionnaire des différents projets. J'ai été entouré d'un investissement fort des deux côtés pour augmenter la fréquence des rencontres, pour mettre à plat les problèmes dès qu'ils émergeaient, pour inclure l'autre à tous les niveaux importants dans la progression du travail. Personnellement, j'espère avoir participé à ce climat de confiance, en tant qu'étudiant plus disponible qu'un chercheur permanent pour de multiples réunions, en expliquant le plus clairement possible les analyses que je menais et les interprétations que nous en faisions, tout en invitant au nécessaire retour et avis des gestionnaires dans la réflexion sur les conclusions et les implications pratiques. Bien que l'investissement de chacun dans la qualité des relations personnelles ne puisse pas être mesuré, il est en grande partie responsable sur la qualité finale de la collaboration, qui, elle, peut être valorisée par une amélioration des pratiques et par la publication de ces améliorations.

Dans le sens inverse, les **gestionnaires ont aussi élaboré des stratégies pour favoriser l'intégration des savoirs acquis par la recherche** dans leur pratique (*Knowledge pull, sensu* Roux et al. 2006). Je propose de regrouper ces stratégies en 3 points:

- **Améliorer la mise à jour des connaissances**

La prise de conscience de l'importance de l'utilisation des connaissances établies pour orienter plus efficacement les actions de gestion a conduit à une augmentation du travail de mise à jour bibliographique, notamment en lien avec la rédaction des plans d'actions qui nécessite une description claire de ce qui est connu du problème (e.g. Burger et al. 2013, Constantin et al. 2014).

Néanmoins, l'ancre au territoire et à sa diversité d'acteurs ont favorisé une préférence nette des gestionnaires pour la communication de face à face, le débat et le partage d'expériences. Ainsi,

la difficulté d'une lecture et synthèse personnelle de la littérature a en partie été levée par **l'organisation récurrente de colloques et de réunions**, regroupant les différents acteurs d'un plan de gestion, dont les chercheurs, pour faire un point sur les avancées en connaissances et en perspectives de travail (*e.g.* Scher and Lecacheur 2011). Par la mise en relation directe des partenaires, ces colloques offrent la possibilité de partager les connaissances et limitent le temps passé par chacun dans leur apprentissage. Ils évitent aussi, à la manière d'un cours universitaire, la redondance de travail entre les différents acteurs. Malgré l'investissement que représente l'organisation de ce type de réunion, il est probable que leur renouvellement récurrent (prévu dans les actuels plans d'action de grands rapaces) soit bénéfique à la mise à jour des savoirs de chacun.

- **Promouvoir la gestion modulable en renforçant le lien gestion / recherche**

En liant action et recherche, la gestion modulable promeut une plus forte collaboration entre science pure et pratique de terrain et réconcilie les deux pôles opposés (Salafsky et al. 2002). Elle requiert, certes, l'implication des chercheurs mais aussi des gestionnaires, qui doivent devenir des chercheurs en participant à la connaissance et en faisant émerger de leur travail des questions scientifiques pour améliorer *in fine* les pratiques sur le terrain (Knight et al. 2008). Cependant, si des membres de la communauté gestionnaire s'investissent dans un travail de chercheur et avec le chercheur, ils vont certes y gagner en apprentissage mais l'investissement compromettra le travail de gestion quotidienne. En effet, l'activité de recherche ne sera pas valorisée sur un profil gestionnaire. C'est pourquoi certains auteurs appellent à **un partage des responsabilités de la part des gestionnaires en recrutant au sein de leur structure des chercheurs de formation**, qui seconderaient la construction des protocoles de suivis, prendraient en charge l'analyse des données récoltées, participeraient à leur interprétation et leur intégration dans les décisions de gestion, et enfin feraient le lien entre la communauté interne des gestionnaires et la communauté externe des chercheurs (Garnett et al. 2009). Cet accueil de chercheurs gestionnaires devrait promouvoir le développement d'une gestion modulable en incitant au lien entre recherche et gestion, et il équilibrerait par la même occasion le partage des pouvoirs comme des savoirs dans le domaine de la gestion. Cela permettrait aussi d'améliorer la réflexion sur le besoin gestionnaire en terme de savoir et donc d'infléchir de manière plus efficace les politiques d'innovation en recherche appliquée, jusqu'à présent souvent en décalage avec la réalité du terrain (Braunisch et al. 2012).

Un exemple notable d'organisation gestionnaire ayant recruté en son sein des chercheurs de formation est l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). Organisme public visant initialement à contrôler et donc à gérer les activités cynégétiques et la régulation des espèces considérées nuisibles à l'échelle du territoire français, l'ONCFS s'est doté depuis maintenant 30 ans d'une composante de recherche appliquée par le recrutement d'ingénieurs ayant une formation de

chercheur. Elle a pour mission de combler la demande des acteurs gestionnaires du territoire (chasseurs regroupés en fédérations départementales) via un renforcement des savoirs de bases en biologie, écologie et dynamique de la diversité d'espèces gérées (ongulés, lagomorphes, carnivores, avifaune...), renforcement que la recherche académique avait du mal à réaliser, puisqu'engagée dans une voie de production de savoirs innovants et pointus plus ou moins en lien avec la réalité des besoins. De manière générale, cette composante recherche remplit les objectifs décrits plus haut, concernant le renforcement des liens entre gestion et recherche et l'amélioration de la rigueur des suivis réalisés sur le terrain. Si l'implémentation d'une gestion modulable n'est pas encore de mise sur le territoire français comme en Europe, ce développement de la recherche au sein d'un organisme gestionnaire a initié de nombreuses modifications de pratique et l'instauration d'une gestion modulable ne saurait se faire sans elles.

- **Former et recruter des compétences spécifiques**

De manière plus générale, les organismes et associations gestionnaires ont pu renforcer les liens avec le monde de la recherche et promouvoir une gestion modulable en formant ou recrutant les profils bien spécifiques qu'elle nécessite : planifier la gestion, mettre en pratique les actions envisagées, suivre les résultats de la gestion, analyser ces résultats et les communiquer. Or, ces différentes fonctions demandent des personnes aux compétences techniques, administratives et scientifiques bien spécifiques (Salafsky et al. 2002). Comme cette multiplicité de tâches est souvent vécue et décrite comme incompatible avec l'effort intense que nécessite le travail de terrain, une solution d'avenir pourrait être un partage des responsabilités et le recrutement de personnes de formations diverses sur des postes spécifiques. Même si le recours à des prestataires extérieurs est parfois envisagé, il ne s'agit pas réellement d'une stratégie durable pour améliorer les pratiques de gestion. On peut donc s'attendre à la poursuite d'une diversification des profils au sein des organismes gestionnaires (déjà en cours pour les plus importants d'entre eux, e.g. ONCFS). Cette diversification ne saura être bénéfique qu'en générant une multiplicité de regards, des débats compréhensifs et au final une gestion éclairée par des avis différents mais partageant les mêmes objectifs pratiques puisqu'appartenant au même organisme.

En résumant les causes à l'origine du fossé entre recherche et gestion et en y associant les solutions qui ont été proposées pour y remédier et les propositions que j'ai personnellement appuyées, la figure 93 apporte une conclusion à ce chapitre tout en faisant le lien avec le suivant.

<u>Causes</u>	<u>Solutions proposées</u>	<u>Propositions supplémentaires</u>
• Accès à la littérature	• Revues systématiques	
• Pertinence de la littérature	• Revues d'écologie appliquée	• Figure 92
• Implication des chercheurs	• Autre système de publication et d'évaluation	
• Fossé entre écologie et statistiques	• Stages de formations avec terrain et analyses	• Favoriser l'apprentissage de la démarche plutôt que le langage statistique
• Différence de culture en chercheur et gestionnaires	• Renforcement des relations amicales et partage des responsabilités	• Rénover une formation initiale généraliste pour favoriser les relations de travail et les compétences pluridisciplinaires
• Fragmentation des disciplines	• Groupes de pratique interdisciplinaires	

Figure 93 : Récapitulatif des principaux points abordés dans les chapitres 4 et 5 concernant le rapprochement entre chercheurs et gestionnaires. Les solutions proposées dans la littérature sont mises en relation avec les causes ayant été identifiées au fossé recherche-gestion. Quelques propositions supplémentaires, sur lesquelles la discussion générale insiste, sont enfin ajoutées.

Chapitre 5 : Limiter la fragmentation de la pensée issue de la spécialisation des compétences et favoriser le recours à l'évaluation en toutes circonstances

i. Le transfert de connaissances limité par la spécialisation des compétences

Les solutions proposées pour combler le fossé recherche/gestion passent par une amélioration du transfert de connaissances entre chercheurs et gestionnaires. Or, pour que ce transfert soit effectif, est requise l'adoption du savoir transmis dans sa dimension implicite et personnelle, une dimension souvent oubliée dans l'amélioration de la transmission des connaissances.

La dimension implicite de la construction du savoir (Roux et al. 2006)

Une composante importante du savoir existe en effet sous une forme implicite, très personnelle et difficile à formaliser comme à partager. Cette connaissance est enracinée dans l'expérience, les valeurs et les émotions de la personne. En étant verbalisée puis écrite, cette connaissance est codifiée et perd en substance en devenant explicite. Ainsi toute création de connaissance implique conversion cyclique entre le tacite et l'explicite : i) ce savoir tacite se partage en groupe restreint grâce aux relations de confiances entre personnes s'écoulant mutuellement (socialisation). ii) Il est ensuite explicité en une forme codifiée par le groupe (externalisation), avant iii) d'être combiné avec les autres savoirs explicites pour les enrichir (combinaison). Enfin, iv) les nouvelles connaissances doivent être internalisées de nouveau par chaque personne grâce à un apprentissage pratique mais selon une réactivité qui dépend des caractéristiques de la personne. Et ainsi de suite.

Cette explication théorique des processus cognitifs pourrait paraître bien éloignée si elle n'intervenait pas directement comme un moyen de résoudre le fossé entre recherche et gestion. D'une part, parce qu'un transfert efficace de connaissances requiert de **reconnaître cette part implicite dans l'appropriation d'un savoir**, cette prise de conscience **renforce la justification d'un investissement des chercheurs comme des gestionnaires dans la construction de relations de confiance** et d'amitié. En effet, créer un sentiment de partenariat favorise le développement d'une connaissance explicite partagée (avec les codes et le langage qu'elle sous-entend) à partir des savoirs implicites des différents partenaires.

D'autre part, en vertu de cette part implicite, **le savoir est créé autant par les gestionnaires que par les chercheurs**. Il diffère simplement par le degré de codification et de mise en application. Au cours de ma thèse, j'ai particulièrement ressenti cette construction collaborative des connaissances à partir des données construites par les gestionnaires, des analyses que nous en avons faites côté recherche et des interprétations et applications établies ensuite en commun. C'est la raison pour laquelle le transfert des connaissances ne saura être qu'unidirectionnel puisque que

chaque groupe dispose de connaissances à partager. Seulement, **les différents niveaux de codification entre les groupes et les personnes sont une barrière**, et l'internalisation des savoirs en chaque personne de manière différente en est une autre. Ces barrières doivent être levées pour considérer la pluralité des points de vue et apporter de nouveaux concepts.

Le problème posé par la pensée spécialiste et fragmentée

Il existe toujours une interface entre deux corps de savoirs, ayant un degré commun de compréhension. C'est sur une telle interface que peut se développer le partage de connaissances. Or, au lieu de cultiver l'interface, un processus commun tend à favoriser les sujets en lien avec ce que l'on sait déjà, et plus le point de vue d'une personne est cadré par un champ défini, plus il devient difficile de faire cadrer des connaissances émergeant d'autres disciplines dans son schéma personnel. Tel est **le processus entretenu de spécialisation** et de repli sur soi, semblable à l'isolement reproductif des spéciations.

En plusieurs lieux de cette discussion générale, j'ai déjà souligné les conséquences manifestes de cette fragmentation des modes de pensée et des conventions de langage :

- Alors que la gestion de la biodiversité s'applique à tous les êtres vivants de notre planète, nous avons rappelé que les études scientifiques étaient majoritairement biaisées en faveur des animaux de manière générale, plus particulièrement focalisées sur des vertébrés (oiseaux et mammifères surtout).
- Alors que la biologie de la conservation (que nous cherchons ici à élargir en biologie de la gestion) se définit comme une discipline réunissant de multiples champs de recherche (écologie, économie, sociologie, mathématiques, géologie...), rares sont les études publiées réellement interdisciplinaires (Fazey et al. 2005).
- De même, j'ai longuement présenté la séparation entre conservation des espèces menacées et gestion cynégétique comme un frein à l'amélioration des connaissances et des pratiques.
- La difficulté de concilier messages méthodologiques, conceptuels et appliqués dans une même présentation d'un travail scientifique (article, présentation...) a été notée.
- Le découpage entre les différentes composantes de la dynamique des populations a conduit des décennies d'études scientifiques à omettre plus ou moins consciemment les effets des processus de dispersion.
- Enfin, l'adoption d'une éthique écocentrale et l'application d'une gestion modulable des populations sont empêchées par le découpage de la complexité de la réalité en une multitude d'éléments simples mis bout à bout à grand peine.

Malgré cela, la progression de notre connaissance du monde n'a jamais été autant entravée qu'aujourd'hui par la spécialisation des activités et de la fragmentation des champs disciplinaires. Malheureusement, cette opinion n'est pas partagée par la communauté scientifique. D'aucuns pensent que cette fragmentation est nécessaire à l'acquisition de nouvelles connaissances dans leur discipline et plus encore qu'elle a permis une vraie indépendance entre la Science et la société, gagnant en objectivité et en évitant les biais (Roux et al. 2006). Il s'agit d'un important paradigme, d'une idée de la Science fortement implantée qui conditionne sa pratique. Pourtant, la spécialisation peut aussi être perçue comme un artefact à la recherche de performance et d'ego, qui n'a pas réellement favorisé l'indépendance, faible au demeurant, de la Science vis-à-vis des marchés de financement et des modes sociétales. C'est pourquoi, un changement de paradigme est attendu, où la recherche serait au service de la société et où la société aurait en retour conscience que la solution évidente à un problème n'existe pas, que des innovations sont nécessaires et que seule une approche scientifique et objective leur permettra d'apparaître. Dans ce contexte, un fort intérêt pour la complexité du monde et la transdisciplinarité a la capacité d'être porteur d'innovations encore plus importantes (Cook et al. 2013).

D'un point de vue personnel, mon cursus universitaire et, en particulier, mon travail de recherche, à travers cette discussion générale, ont pu m'ouvrir les yeux sur les égarements de ce paradigme, qui, en générant des barrières de langage et de concept, empêchent toute interdisciplinarité et tout échange entre corps professionnels différents, pourtant nécessaires à une gestion scientifique des problèmes environnementaux en particulier, comme de tous les problèmes de société. Pour ne pas être trop long sur ce point, j'accompagne mon propos de diverses citations qui vont dans le sens de ce constat:

« *La structure même de l'enseignement en Biologie (y compris celui qui a pour objet la faune) vise à perpétuer la mainmise des professionnels de la recherche. Aux amateurs, on n'accorde que des pseudo-voyages de découverte, afin de vérifier ce que les autorités ont déjà établi.* » Aldo Leopold

« *Notre Université forme à travers le monde une proportion trop grande de spécialistes de disciplines prédéterminées, donc artificiellement bornées, alors qu'une grande partie des activités sociales, comme le développement même de la science, demande des hommes capables à la fois d'un angle de vue beaucoup plus large et d'une focalisation en profondeur sur les problèmes et des progrès nouveaux transgressant les frontières historiques des disciplines* » André Lichnerowicz

« *L'admirable progrès des connaissances s'est accompagné d'une régression de la connaissance par la domination de la pensée parcellaire et compartimentée au détriment de toute vision d'ensemble. Ainsi les développements de notre civilisation conduisent-ils à un nouveau sous-développement intellectuel.* » Edgar Morin

« *Il est bien plus beau de savoir quelque chose de tout que de savoir tout d'une chose.* » Pascal

« *Mieux vaut une tête bien faite qu'une tête bien pleine.* » Montaigne

Bien que cette fragmentation de la pensée soit accélérée par le système d'évaluation et de publication, je ne reviens pas sur ces éléments qu'il faudrait modifier en profondeur pour favoriser les interactions entre les disciplines scientifiques, et entre recherche et gestion, pour *in fine* améliorer la gestion des enjeux environnementaux.

Du transfert au partage de connaissances à l'interface

A la place, je préfère détailler ici les recommandations pratiques qui ont pu être proposées pour passer d'un transfert unidirectionnel à un réel partage des connaissances grâce à un renforcement de l'interface entre champs disciplinaires et corps professionnels.

Une première proposition, que je vais recentrer dans un contexte de gestion, est la mise en place de **groupes de pratique** (*community of practice, sensu* Roux et al. 2006) où des personnes se réunissent de manière informelle (*i.e.* sans gêne de ne pas savoir ou de se tromper...) pour échanger autour d'un enjeu de gestion. Ces réseaux ont l'avantage de réunir des individus indépendamment de leurs groupes sociaux, libérant ainsi des statuts officiels et hiérarchiques (Roux et al. 2006). Ils comptent différents degrés de participation avec un cœur qui détermine les orientations et une périphérie qui participe occasionnellement au partage d'informations comme à la mise en pratique. Les réseaux de suivis autour des espèces menacées que j'ai étudiées au cours de ma thèse pourraient illustrer cette notion de groupe de pratique, tant les acteurs y sont divers et que la communication y est relativement libre. Ils leur manque néanmoins un réel partenariat de responsabilité où chaque acteur peut prendre part aux décisions et ils sont peut-être trop restreints aux réseaux d'observateurs alors qu'ils devraient inclure tous les acteurs du territoire (chasseurs, professionnels du tourisme, élus locaux...). Pour autant, l'intérêt fondamental de ce type de groupe est le développement d'une confiance mutuelle assurant la possibilité d'apprendre des autres et de leurs intérêts particuliers. Si l'efficacité de tels réseaux peut s'afficher au travers de rapports et d'actions pratiques, ils n'ont de sens que part l'adoption de connaissances par l'ensemble des membres et la mise en œuvre de changements de pratiques. Ainsi, plus qu'un transfert de savoir, il peut y avoir au sein de tels groupes co-production de connaissances.

Cet élément fondamental se complète d'une seconde recommandation majeure : pour atteindre les objectifs de gestion, le cœur du groupe d'interface doit être constitué de personnes, elles même à l'interface, vouées à la transdisciplinarité. Seul ce type de profil généraliste permettrait de faciliter le passage entre des codes et des langages différents, en traduisant ce qui est

dit de part et d'autre du groupe. Par exemple, il pourrait s'agir de chercheur-gestionnaires, spécialement formés aux enjeux de la gestion comme de la recherche. Ce cœur du groupe d'interface devrait être à la fois externe et neutre mais fin connaisseur des enjeux de gestion du territoire. Son travail serait indemnisé par l'opérateur du problème de gestion, et reconnu pour leur rôle intellectuel comme sociétal par l'ensemble des participants au groupe (Garnett et al. 2009).

Plus précisément, la transdisciplinarité serait d'un grand avantage pour pouvoir envisager différentes approches de gestion grâce à leur connaissance d'une grande diversité de notion. Or, ce travail préliminaire de réflexion à large spectre (concept de « *solution scanning* ») a récemment été proposé comme un élément déterminant la mise en place d'une gestion éclairée (Sutherland et al. 2014). A l'avenir, je serais intéressé par tester avec des questionnaires l'hypothèse que des profils généralistes seraient avantagés pour réaliser ce travail de balayage de toutes les questions et stratégies possibles. Par exemple, on pourrait construire un projet de gestion type qui nécessiterait une grande diversité de point de vue (écologie, dynamique de population, génétique, comportement, physiologie, écotoxicologue, économie, politique, sociologie, éducation...) puis proposer à différents acteurs de la gestion de faire ce travail à l'aveugle. Il serait ainsi possible d'évaluer la capacité à chercher des informations dans de nombreux domaines différents, en fonction du cursus universitaires des personnes voire d'autre covariable évaluant leur niveau de curiosité et de culture qu'ils auraient pu développer hors du milieu universitaire.

Enfin, de manière plus générale, c'est-à-dire pas forcément dans le contexte de la gestion, un **renforcement des cursus généralistes et exigeants** dans le secondaire et à l'université, serait nécessaire pour former des personnes capables de faire le lien entre les disciplines et de faire émerger ainsi de nouvelles pistes d'innovations. Ces cursus devraient s'accompagner de postes de recherche fléchée pour ces généralistes dont la mission, outre l'enseignement, sera clairement de participer à l'émulation scientifique aux seins des laboratoires, en stimulant le développement de nouvelles idées, de nouvelles collaborations, et en favorisant l'application des travaux réalisés à des problèmes concrets. Plus précisément, des dizaines de doctorant sont souvent formés dans un domaine très précis. S'il paraît important de recruter l'un d'entre eux pour remplacer la génération précédente dans ce domaine, que faire néanmoins de tous les autres ? A l'opposé, il y a un besoin important de chercheurs à l'interface entre recherche et gestion. Une solution concrète serait de **réallouer une partie de l'argent et l'énergie affectés à la formation de spécialistes sans déboucher réels au recrutement de chercheurs généralistes** là où il y en a le besoin. Je précise que, de la même manière qu'il ne s'agissait pas de privilégier la recherche appliquée, l'idée ici n'est pas de mettre fin à la pratique d'une Science disciplinaire mais plutôt de la compléter en rajoutant les liens nécessaires.

En attendant, partant du présupposé que des profils généralistes seraient bénéfique à la mise en œuvre d'une gestion éclairée et modulable, en unifiant gestionnaires et chercheurs, mais aussi chercheurs entre eux, il reste le problème majeur que **le contexte actuel empêche de former de tels profils**. En effet, les rares personnes à l'interface sont déjà marginalisées. Lors de son habilitation à diriger des recherches, Aurélien Besnard a décrit cette situation inconfortable à l'interface, tant que celle-ci n'est pas clairement indiquée par une fiche de recrutement et valorisée en tant que telle. Dans la partie suivante, je vais présenter l'encadrement d'étudiant à l'interface recherche-gestion comme l'un des meilleurs atouts pour combler ce manque.

ii. Repenser la formation initiale pour enrayer la fragmentation de la pensée

« *Ce dont la jeunesse a besoin, c'est qu'on lui dise qu'il y a un bateau en construction dans sa propre cale sèche mentale, et que ce bateau est destiné à prendre la mer* » Aldo Leopold, Almanach d'un comté des sables (GF Flammarion p236).

La formation initiale des étudiants, un trait d'union entre recherche et gestion.

Plusieurs auteurs ont récemment mis en valeur le grand rôle que peuvent et pourront jouer les étudiants en gestion dans un meilleur partage des connaissances et un renforcement du lien entre gestion et recherche. De manière générale, parce qu'ils font du terrain avec les gestionnaires, et qu'ils les côtoient donc plus, parce qu'ils sont moins encombrés de tâches administratives, parce qu'ils sont généralement plus ouvert à échanger et à apprendre que les chercheurs permanents, et enfin parce qu'ils sont très motivés pour avoir un rôle à jouer en conservation, les étudiants ont un **fort potentiel pour favoriser la mise en œuvre des solutions précédent détaillées** à l'échelle du couple chercheur-gestionnaire uniquement (Duchelle et al. 2009) :

- Tout d'abord, la communication est directement facilitée au travers du travail et de l'encadrement d'un étudiant. Ainsi, inclure les gestionnaires partenaires dans la relecture des rapports, dans les comités d'évaluation et de direction de thèse, ne ferait que favoriser la fréquence des rencontres entre chercheurs et gestionnaires au bénéfice de leur bonne entente (Courter 2012).
- L'étudiant peut aussi faciliter l'implication de ses encadrants en le secondant dans de nombreuses tâches (travail de terrain, rédaction de courrier, réunions, rapports...) et en lui libérant du temps pour à la fois améliorer son implication dans les décisions dans la gestion (construction de protocoles, méthodes d'analyse, interprétations...) et continuer à exercer son activité indépendante de recherche qu'il peut facilement valoriser. De son côté, l'étudiant en gagne en autonomie et en pratique quotidienne de la recherche.

- Le rôle de l'étudiant est crucial dans le transfert d'information, par une explication dénouée de tout vocabulaire (l'étudiant présente ces analyses et explique ces résultats aux gestionnaires avec ces mots propres), et la construction de compétences par le travail en commun (discussion autour des interprétations, des recommandations qui en découlent...). Tout cela exige du temps, de la flexibilité et de la motivation, trois éléments que l'étudiant possède davantage que le chercheur (Duchelle et al. 2009, Pietri et al. 2013).
- Enfin, l'étudiant peut faciliter l'accès des gestionnaires à la littérature scientifique, d'une part en rédigeant des comptes-rendus clairs pouvant être publiés sur des revues dédiées (cf. Figure 92), d'autre part, en réalisant la synthèse de la littérature qui les touchent directement et en la partageant de manière concise à ses collaborateurs gestionnaires.

Au cours de ma thèse, comme j'ai profité de collaborations de qualité déjà existantes entre chercheurs et gestionnaires, mon apport en tant qu'étudiant a été limité quant à sa capacité à servir de catalyseur entre les deux partenaires. Néanmoins, j'ai essayé de m'impliquer au mieux dans le partage de mon travail avec les gestionnaires, au travers de réunions et discussions multiples pour discuter des protocoles d'analyses et des interprétations qui en étaient issues, mais aussi lors de colloque au public plus large (e.g. invitation au CIC Wildlife). De plus, en parallèle de la rédaction d'articles soumis à des revues internationales, nous avons travaillé ensemble sur la rédaction d'un article en français à destination des gestionnaires (cf. Tome III Chapitre 4). Dans les mois qui viennent, la vulgarisation des analyses démographiques des populations de renard (Tome III Chapitre 3) sera aussi réaliser pour la revue *Faune Sauvage*.

Comment former les étudiants au partage de savoirs avec les gestionnaires ?

Les étudiants en gestion de l'environnement sont à la fois les chercheurs permanents et les gestionnaires de demain. S'intéresser à leur formation, à la leur condition de travail, et promouvoir leur projets et investissement, c'est favoriser les liens recherche-gestion de demain (Pietri et al. 2013). Cependant, ils sont soumis aux mêmes et à d'autres contraintes les empêchant de s'impliquer plus activement et durablement. Quelles sont les solutions pour que les étudiants soient libérés de ces contraintes et puissent développer ou donner libre cours à leur intérêt pour une recherche appliquée ?

Le premier point de contrainte est le **faible support des institutions** et parfois des encadrants même dans l'implication des étudiants à la mise en application de leur travail. Là encore, à cause de la nécessité d'une travail productif en terme d'articles, nombreux sont les étudiants empêchés ou au minimum non encouragés à s'investir dans la relation avec les partenaires gestionnaires (Pietri et al. 2013). En effet, de nombreux travaux de thèse, pourtant nourris par des données récoltées à des fins

gestionnaires, ne comportent aucune recommandation pratique. Face à cela, les institutions de recherche et de gestion devraient favoriser l’implication des étudiants, *e.g.* i) en introduisant des gestionnaires dans les cursus universitaires et dans les jurys d’évaluations des étudiants ; ii) en demandant que les travaux issus de données de gestion contiennent une recherche des applications concrètes ; iii) en finançant l’accès aux congrès ou aux réunions de groupes de gestion, que l’encadrant ou le laboratoire ne souhaite pas financer ; ou encore iv) en valorisant l’implication des étudiants en décomptant certains heures passées à l’échange avec les gestionnaires comme des heures de formation professionnelle obligatoire par ailleurs.

En outre, Pietri et al. (2013) recommandent aux étudiants de surmonter ces contraintes et de favoriser les liens entre recherche et gestion sans attendre un effort des institutions. Ces auteurs mettent en avance la constitution de groupes étudiants formant des clubs encourageant les débats et le dialogue entre recherche et société, et soutenant la création de projets de recherche appliquée autofinancés dont ils porteraient l’entièvre responsabilité et la mise en œuvre, aux cours d’année de césure ou de stages de fins d’études.

Le second élément est le **nécessaire renforcement d’une formation transdisciplinaire pour faciliter le transfert de connaissances** (cf. plus haut). Or en France comme ailleurs, la majorité des cursus sont divisés, d’abord en parcours professionnel ou recherche, puis au sein de chaque parcours, en champs disciplinaires distincts. A la suite des citations que j’ai proposée précédemment, de nombreux auteurs appellent i) à favoriser un cursus d’apprentissage en commun entre étudiants, venant de contexte et de disciplines différentes (Duchelle et al. 2009), ii) à encourager les congrès de gestion pour les étudiants intéressés par la recherche fondamentale, et les congrès en recherche fondamentale pour les étudiants intéressés par la gestion (Courter 2012), et enfin iii) à modifier les enseignements académiques pour tendre vers une formation interdisciplinaires avec une grande variété de disciplines entremêlées (écologie, sociologie, économie, politique, rhétorique) et réunis par l’application à la gestion de l’environnement (Duchelle et al. 2009). D’après ces derniers, le dynamisme de la jeunesse a de forte chance de faire percoler cette interdisciplinarité si on ne l’étouffe pas dans l’œuf. Pour preuve, nombre d’étudiants incluaient des éléments dans leurs rapports sur les portées socio-économiques de leur travail.

En tant que futur enseignant, je voudrais apporter un éclairage personnel sur ce dernier point, en prenant l’exemple de **l’apprentissage de la démarche scientifique et des outils méthodologiques utilisés en gestion des populations**. Comme je l’ai souligné précédemment, il s’agit du principal point de crispation pour mettre en place une gestion éclairée et modulable. Aujourd’hui, la majorité des cursus formant les futurs gestionnaires d’espaces et de populations abordent une multitude de domaines de compétences auxquels ils pourront être confrontés :

écologie bien sûr, mais aussi biostatistique, sociologie, juridique, communication, économie, politique... Et tous les étudiants montrent un grand intérêt pour tous ces aspects de la gestion. Tous sauf un. Réussir à former des étudiants à l'utilisation des outils méthodologiques nécessaires à la construction et à l'analyse des données de suivi des pratiques de gestion paraît insurmontable. Quand tous les efforts sont réalisés pour faciliter cet apprentissage, notamment par le biais des stages de terrain que j'ai déjà décrit, ce constat paraît décourageant. Aurélien Besnard suggère sur ce point que le seul moyen réellement durable et efficace pour transmettre ces éléments essentiels réside dans **l'accompagnement personnalisé d'étudiants** en Master puis en doctorat, à la fois intéressé par la gestion concrète et par l'apport des outils méthodologiques. Seuls ceux-là auront le temps d'intégrer durablement une pratique des méthodes d'analyses pour la partager et l'appliquer ensuite lorsqu'ils seront recrutés par des organismes gestionnaires (Besnard 2013). Bien que j'aie pu vérifier la véracité de ce propos par mon propre travail à la frontière entre écologie statistique et gestion appliquée, je pense que cet effort trop localisé ne suffira pas à combler les besoins immenses qui sont requis pour lever ce blocage existentiel à la vue d'une formule mathématique, empêchant toute expansion de la démarche scientifique. Pour alimenter la discussion à ce sujet, je voudrais proposer deux différents leviers potentiels d'amélioration :

- J'ai d'abord pu constater que l'apprentissage des outils mathématiques et statistiques en écologie ne pouvait se dégager d'un vocabulaire entretenu et des formules qui lui sont associées. Or, il est des concepts comme la vraisemblance, la parcimonie, ou la loi binomiale, qui peuvent être introduits en français courant sans avoir recours à des éléments de blocage. De même, cet apprentissage paraît aujourd'hui indissociable de celui d'un langage informatique nécessaire à l'utilisation de logiciels. L'apprentissage d'un tel langage ne semble pas améliorer l'acquisition de la démarche scientifique. Au contraire, il empêche sa compréhension car les étudiants se focalisent sur l'aspect technique de l'utilisation du logiciel. Par rapport à cela, je renouvelle mon appel aux développeurs de logiciels pour générer des interfaces permettant de traduire graphiquement ou en langage courant ce qu'exprime le langage informatique. L'idée est remplacer l'apprentissage de « `summary(glm(data$succès_repro~data$prec))` » par la démarche « je voudrais connaître l'effet des variations interannuelles de précipitations sur le succès reproducteur moyen des couples de vautours, exprimé en proportion de couples ayant réussi à pondre »
- En parallèle, il y a le blocage d'une majorité d'étudiants en biologie pour toute formule et concept mathématiques. Ce blocage ne pourra pas être levé au dernier niveau universitaire avant la vie professionnelle sans qu'il ne soit levé de l'ensemble du système éducatif français. Le fait d'utiliser les mathématiques comme outil de sélection d'élèves performants et non comme outil de compréhension du monde, puis d'arrêter tout enseignement des mathématiques aux élèves qui n'en sont pas dignes est insatisfaisant. Il faut travailler à une dédiabolisation des mathématiques sans en

réduire les compétences, par exemple en les utilisant dans de multiples situations concrètes en biologie, comme dans la vie professionnelle quotidienne. Le raisonnement est similaire pour l'acquisition de la démarche scientifique. Dans le cadre de ma future activité enseignante, j'essaierai de démontrer, à partir de la progression de mes élèves, la possibilité de partager la démarche scientifique et la méthodologie qui lui est associée sans avoir recours au langage mathématique qui en laisse plus d'un sur le côté de la route.

iii. Renforcer le recours à la démarche scientifique en toute circonstance

« L'écologie a changé le regard que nous portons sur la nature. [...] Comparé à un écologiste compétent, on peut dire que Boone (pionnier américain face à la nature vierge) ne voyait que la surface des choses [...] N'en concluons pas hâtivement que la personne lambda doit soutenir un doctorat en écologie avant de pouvoir « voir » son pays. Au contraire, le docteur peut devenir aussi insensible qu'un entrepreneur de pompes funèbres aux mystères de son office. Comme tous les trésors de l'esprit, la perception peut être fractionnée à l'infini sans rien en perdre de la qualité. [...] En bref, la perception ne s'acquiert ni par les diplômes, ni par les dollars ; elle pousse chez soi aussi bien qu'à l'étranger, et celui qui en a peu peut en faire aussi bon usage que celui qui en a beaucoup. » Aldo Leopold, Almanach d'un comté des sables

L'évaluation n'est pas du ressort du scientifique de métier

La notion de gestion modulable que nous avons appuyée tout au long de ce manuscrit est la version environnementale de l'idée générale qui cherche à introduire une réflexion scientifique basée sur l'évaluation et l'apprentissage dans tous les aspects de la société (philosophie, économie, sociologie...). Elle se raccroche à l'idée que tout le monde peut et doit faire de la science en son travail quotidien (Salafsky et al. 2001). De retour à l'environnement, les gestionnaires doivent devenir des chercheurs en testant des hypothèses sur le terrain, puis des enseignants en se les échangeant entre eux (Salafsky et al. 2002).

Si la Science conceptualise les pratiques d'évaluation et cadre les méthodologies associées, l'évaluation d'un projet n'est pas forcément du ressort d'un chercheur. C'est au porteur du projet que revient la tâche d'évaluer la portée de son travail. Cela exige d'appliquer la démarche scientifique nécessaire que chacun devrait avoir acquis suite à son instruction, mais en aucun cas d'être scientifique de métier. C'est d'ailleurs pour cela que j'ai fait attention de n'utiliser que le terme de chercheur et pas celui de scientifique, pour exprimer le fait que chercheur est une profession alors que scientifique est le qualificatif d'un état d'esprit, d'une démarche intellectuelle. Seulement, comme le soulétait déjà les citations proposées précédemment, la recherche académique s'est accaparé historiquement le seule droit de pouvoir exercer cette démarche pour en

tirer bénéfice et prestige. A cause de cela, il est aujourd’hui très difficile d’enseigner la démarche scientifique à des élèves, car dans l’inconscient collectif, scientifique est l’égal de mathématique qui est l’égal d’élite inaccessible.

Pour une pratique quotidienne de l’évaluation

Initié en médecine avec la prise de conscience d’une nécessaire évaluation des pratiques quotidienne, la démarche scientifique s’est développée dans le domaine de la gestion de la biodiversité. S’il a d’abord touché les disciplines aux enjeux de société et de santé humaine, ce retour de la démarche scientifique serait-il en train de recoloniser l’ensemble des aspects de la société ? Il est possible de l’espérer. En effet, la nécessaire évaluation des politiques publiques est désormais écrite dans la loi française. Mais qu’en est-il vraiment ? Une discussion avec l’ancienne directrice de l’IUCN (Julia Marton-Lefèvre) lors d’un congrès en conservation à Cambridge m’a laissé entendre que cette démarche consistant à se renseigner sur les avantages et les inconvénients d’une action, à décider de la meilleure stratégie en toute transparente, et à mesurer les effets des décisions prises pour les modifier en toute objectivité, était loin d’être présente dans les réunions au sommet. Dans la même idée, peut-on espérer une pratique collective et individuelle de la démarche scientifique qui fasse que chaque citoyen se renseigne sur des problèmes débattus en société avant de décider et de voter en connaissances de causes, sans s’être influencé par tel ou telles pressions sociales ?

Tout ceci nécessite une profonde modification des méthodes d’apprentissage scolaire afin que chacun dispose des outils de réflexion nécessaire, plutôt que d’engranger des connaissances sans savoir les arranger bout à bout pour évaluer la portée de ses actions. Un retour de la démarche scientifique comme une méthodologie unifiée de penser le monde permettrait à chacun de procéder à des sortes d’autoévaluation récurrente, permettant une analyse et une synthèse de ce que nous faisons quotidiennement, à l’image de ce qui est proposé en gestion de la nature (Kapos et al. 2008).

Conclusion : Vers une gestion intégrative des populations animales

De même que le terme « *evidence-based* » était issu de la médecine, l’adjectif « **intégrative** » est utilisé en médecine pour désigner le recours simultané à la médecine conventionnelle et aux médecines alternatives (non conventionnelles) dans le suivi d'un patient. Peu importe la méthode utilisée, ce qui compte, c'est le résultat médical. En conclusion de ce manuscrit, je propose l'utilisation d'un terme semblable dans le domaine de la gestion des populations et de la biodiversité en générale, afin de promouvoir tout type d'intégration, c'est-à-dire de mise en commun d'objets opposés pour une dynamique commune : chasse et naturalisme, chercheurs et gestionnaires, approche phénoménologique et mécaniste, dynamique locale et réseau de populations connectés, analyses indépendantes et modèles intégrés... La figure 94 qui suit, schématise des différents niveaux d'intégration requis à la mise en place **d'une gestion intégrative des populations animales**. Ce schéma pourra être complété au fur à mesure par l'accumulation de nouvelles connaissances et la mise en évidence de nouveaux bras de levier à l'amélioration de la gestion de l'environnement. Peu importe les dissensions, ce qui compte, c'est le bon usage des actions de gestions, pour plus d'efficacité et d'efficience, en bon accord avec des objectifs clairement définis dans un cadre éthique référencé, de préférence écocentré.

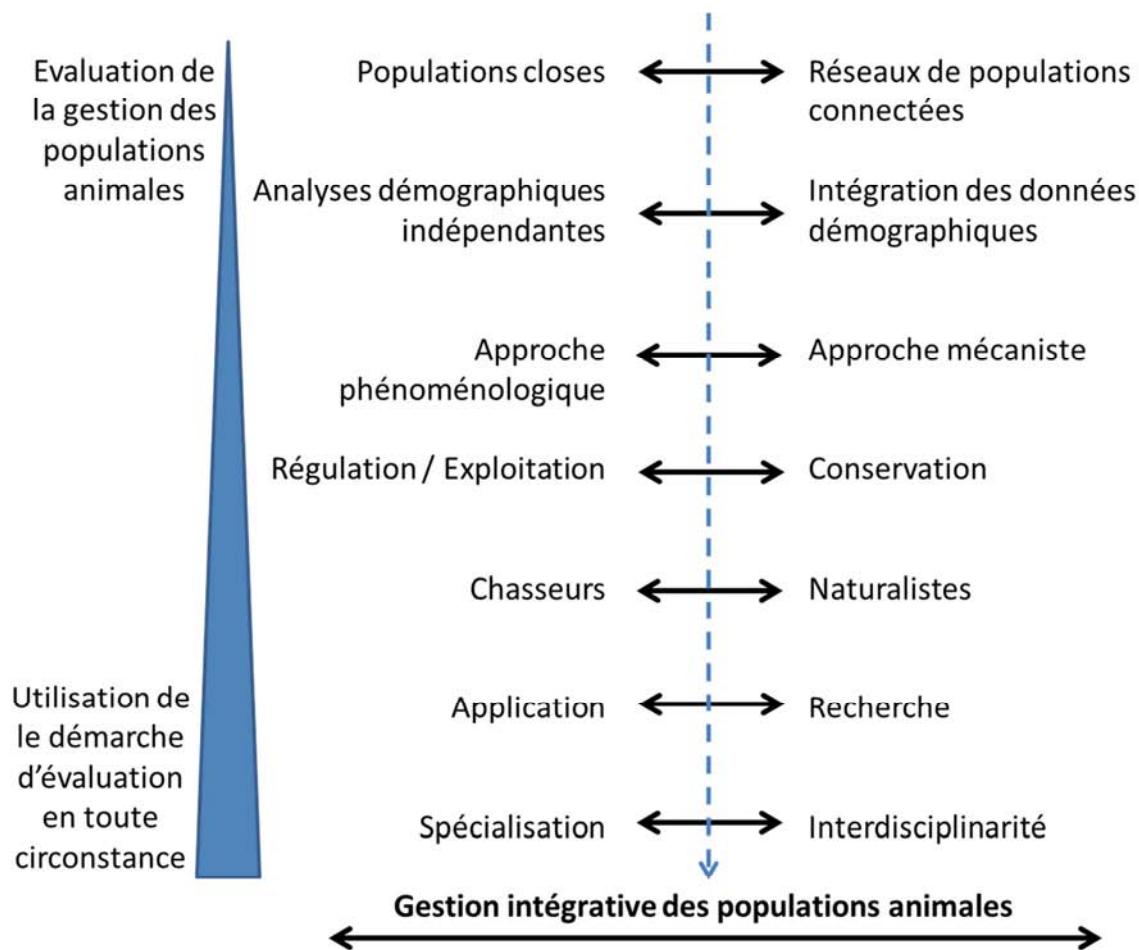


Figure 94 : Les différents niveaux d'intégration proposés pour la mise en place d'une gestion intégrative des populations animales, et de l'environnement de manière plus générale.

Références

- Abadi, F., O. Gimenez, R. Arlettaz, and M. Schaub. 2010a. An assessment of integrated population models: bias, accuracy, and violation of the assumption of independence. *Ecology* 91:7–14.
- Abadi, F., O. Gimenez, H. Jakober, W. Stauber, R. Arlettaz, and M. Schaub. 2012. Estimating the strength of density dependence in the presence of observation errors using integrated population models. *Ecological Modelling* 242:1–9.
- Abadi, F., O. Gimenez, B. Ullrich, R. Arlettaz, and M. Schaub. 2010b. Estimation of immigration rate using integrated population models. *Journal of Applied Ecology* 47:393–400.
- Aebischer, N. J., S. E. Baker, P. J. Johnson, D. W. Macdonald, and J. C. Reynolds. 2003. Ecology: hunting and fox numbers in the United Kingdom. *Nature* 423:400.
- Albaret, M., S. Ruette, and M. Guinot-Ghestem. 2014. Nouvelle enquête sur la destruction des espèces classées nuisibles en France: Saisons 2011-2012 et 2012-2013. *Faune sauvage* 305:10–16.
- Allee, W. C. 1931. Animal aggregation, a study in general sociology. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Altwegg, R., A. Jenkins, and F. Abadi. 2014. Nestboxes and immigration drive the growth of an urban Peregrine Falcon *Falco peregrinus* population. *Ibis* 156:107–115.
- Altwegg, R., A. Roulin, M. Kestenholz, and L. Jenni. 2003. Variation and covariation in survival, dispersal, and population size in barn owls *Tyto alba*. *Journal of Animal Ecology* 72:391–399.
- Altwegg, R., A. Roulin, M. Kestenholz, and L. Jenni. 2006. Demographic effects of extreme winter weather in the barn owl. *Oecologia* 149:44–51.
- Altwegg, R., M. Schaub, and A. Roulin. 2007. Age-specific fitness components and their temporal variation in the barn owl. *The American naturalist* 169:47–61.
- Andam, K. S., P. J. Ferraro, A. Pfaff, G. A. Sanchez-azofeifa, and J. A. Robalino. 2008. Measuring the effectiveness of protected area networks in reducing deforestation. *PNAS* 105:15–20.
- Andreasen, A. M., K. M. Stewart, W. S. Longland, J. P. Beckmann, and M. L. Forister. 2012. Identification of source-sink dynamics in mountain lions of the Great Basin. *Molecular Ecology* 21:5689–5701.
- Andréfouët, S., J. Aucan, H. Jourdan, P. Kench, C. Menkes, E. Vidal, and H. Yamano. 2015. Conservation of low-islands: high priority despite sea-level rise. A comment on Courchamp et al. *Trends in Ecology & Evolution* 30:1–2.
- Angelov, I., I. Hashim, and S. Oppel. 2013. Persistent electrocution mortality of Egyptian Vultures *Neophron percnopterus* over 28 years in East Africa. *Bird Conservation International* 23:1–6.
- Arlettaz, R., M. Schaub, J. Fournier, T. S. Reichlin, A. Sierro, J. E. M. Watson, and V. Braunisch. 2010. From Publications to Public Actions: When Conservation Biologists Bridge the Gap between Research and Implementation. *BioScience* 60:835–842.
- Artois, M. 1989. Le renard roux. Société Française d'Etude et de Protection des Mammifères.
- Artois, M., M. F. A. Aubert, and Y. Gerard. 1982. Reproduction du renard roux (*Vulpes vulpes*) en France: rythme saisonnier et fécondité des femelles. *Acta Oecologica. Oecologia Applicata* 3.
- Ausden, M., W. J. Sutherland, and R. James. 2001. The effects of flooding lowland wet grassland on soil macroinvertebrate prey of breeding wading birds. *Journal of Applied Ecology* 38:320–338.
- Baker, P., S. Funk, S. Harris, and P. White. 2000. Flexible spatial organization of urban foxes *Vulpes vulpes* before and during an outbreak of sarcoptic mange. *Animal Behaviour*.
- Baker, P. J., S. M. Funk, M. W. Bruford, and S. Harris. 2004. Polygynandry in a red fox population: Implications for the evolution of group living in canids? *Behavioral Ecology* 15:766–778.
- Baker, P. J., and S. Harris. 2005. Does culling reduce fox (*Vulpes vulpes*) density in commercial forests in Wales, UK? *European Journal of Wildlife Research* 52:99–108.
- Baker, P. J., S. Harris, and C. C. Webbon. 2002. Effect of British hunting ban on fox numbers. *Nature* 419:34.
- Baker, P. J., S. Harris, and P. White. 2006. After the hunt: the future for foxes in Britain. International Fund for Animal Welfare, Bristol, United Kingdom.
- Baker, P. J., C. P. J. Robertson, S. M. Funk, and S. Harris. 1998. Potential fitness benefits of group living in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Animal behaviour* 56:1411–1424.
- Baker, S. E., G. Singleton, and R. Smith. 2007. The nature of the beast: using biological processes in vertebrate pest management. Pages 173–185 in D. MacDonald and K. Service, editors. *Key topics in conservation biology*. Blackwell Publishing, Hoboken, New Jersey, USA.
- Banks, P. B. 2000. Can foxes regulate rabbit populations? *Journal of Wildlife Management* 64:401–406.
- Bartmann, R., G. White, and L. Carpenter. 1992. Compensatory mortality in a Colorado mule deer population. *Wildlife Monographs* 121:3–39.

- Battin, J. 2004. When Good Animals Love Bad Habitats: Ecological Traps and the Conservation of Animal Populations. *Conservation Biology* 18:1482–1491.
- Beasley, J. C., Z. H. Olson, W. S. Beatty, G. Dharmarajan, and O. E. Rhodes. 2013. Effects of culling on mesopredator population dynamics. *PLoS one* 8:1–9.
- Bennetts, R., J. Nichols, J. Lebreton, R. Pradel, J. E. Hines, and W. Kitchens. 2001. Methods for estimating dispersal probabilities and related parameters using marked animals. Pages 3–17 in J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt, and J. Nichols, editors. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Benton, T. G., and A. Grant. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 14:467–471.
- Berger, V., J.-F. Lemaître, J.-M. Gaillard, and A. Cohas. 2014. How do animals optimize the size-number trade-off when aging? Insights from reproductive senescence patterns in marmots. *Ecology* 96:46–53.
- Besbeas, P., S. N. Freeman, B. J. T. Morgan, and E. A. Catchpole. 2002. Integrating Mark–Recapture–Recovery and Census Data to Estimate Animal Abundance and Demographic Parameters. *Biometrics* 58:540–547.
- Besnard, A. 2013. D'une nécessaire interface entre biostatistiques et conservation de la nature. Habilitation à Diriger des Recherches. Ecole Pratique des hautes études.
- Bino, G., A. Dolev, D. Yosha, A. Guter, R. King, D. Saltz, and S. Kark. 2010. Abrupt spatial and numerical responses of overabundant foxes to a reduction in anthropogenic resources. *Journal of Applied Ecology* 47:1262–1271.
- BirdLife International and NatureServe, 0. 2014. Bird Species Distribution Maps of the World. 2013. *Aquila fasciata*. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/details/22696076/0>.
- Blanvillain, C., J. M. Salducci, G. Tutururai, and M. Maeura. 2003. Impact of introduced birds on the recovery of the Tahiti Flycatcher (*Pomarea nigra*), a critically endangered forest bird of Tahiti. *Biological Conservation* 109:197–205.
- Born, J., V. Boreux, and M. J. Lawes. 2009. Synthesis: Sharing Ecological Knowledge-The Way Forward. *Biotropica* 41:586–588.
- Bottrill, M. C., J. C. Walsh, J. E. M. Watson, L. N. Joseph, A. Ortega-Argueta, and H. P. Possingham. 2011. Does recovery planning improve the status of threatened species? *Biological Conservation* 144:1595–1601.
- Braunisch, V., R. Home, J. Pellet, and R. Arlettaz. 2012. Conservation science relevant to action: A research agenda identified and prioritized by practitioners 153:201–210.
- Broms, K., J. R. Skalski, J. J. Millspaugh, C. a. Hagen, and J. H. Schulz. 2010. Using Statistical Population Reconstruction to Estimate Demographic Trends in Small Game Populations. *Journal of Wildlife Management* 74:310–317.
- Brooks, S. P., R. King, and B. J. T. Morgan. 2004. A Bayesian approach to combining animal abundance and demographic data. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:515–529.
- Brown, J. H. J. H., and A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58:445–449.
- Brown, J. L., and M. W. Collopy. 2012. Immigration stabilizes a population of threatened cavity-nesting raptors despite possibility of nest box imprinting. *Journal of Avian Biology* 43:01–08.
- Bryce, R., M. K. Oliver, L. Davies, H. Gray, J. Urquhart, and X. Lambin. 2011. Turning back the tide of American mink invasion at an unprecedented scale through community participation and adaptive management. *Biological Conservation* 144:575–583.
- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham, and J. L. Laake. 1993. Distance sampling: estimating abundance of biological populations. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- Buechner, M. 1987. Conservation in insular parks: simulation models of factors affecting the movement of animals across park boundaries. *Biological Conservation* 41:57–76.
- Burger, J., N. Hiessler, C. Ponchon, and N. Vincent-Martin. 2013. Plan national d'actions en faveur de l'aigle de Bonelli *Aquila fasciata* (2014–2023). Page 167. Ministère de l'environnement et du développement durable et de l'énergie.
- Burnham, K. P. 1993. A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data. Pages 199–213 in J.-D. Lebreton and P. M. North, editors. *Marked Individuals in the Study of Bird Population*. Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 1984. Tests of compensatory vs. additive hypotheses of mortality in mallards. *Ecology* 65:105–112.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, New York, USA.
- Butchart, S. H. et al. 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328:1164–1168.
- Byrom, A. E. 2002. Dispersal and survival of juvenile feral ferrets *Mustela furo* in New Zealand. *Journal of Applied Ecology* 39:67–78.
- Cadahía, L., J. Juan, and V. Urios. 2007. Low mitochondrial DNA diversity in the endangered Bonelli's Eagle (*Hieraetus fasciatus*) from SW Europe (Iberia) and NW Africa. *Journal of Ornithology* 148:99–104.

- Caniglia, R., E. Fabbri, S. Cubaynes, O. Gimenez, J.-D. Lebreton, and E. Randi. 2012. An improved procedure to estimate wolf abundance using non-invasive genetic sampling and capture–recapture mixture models. *Conservation Genetics* 13:53–64.
- Cardillo, M., D. Macdonald, and S. Rushton. 1999. Predicting mammal species richness and distributions: testing the effectiveness of satellite-derived land cover data. *Landscape Ecology* 14:423–435.
- Carrete, M., J. A. Donázar, and A. Margalida. 2006. Density-dependent productivity depression in Pyrenean Bearded Vultures: implications for conservation. *Ecological Applications* 16:1674–82.
- Carrete, M., J. A. Sánchez-Zapata, J. R. Benítez, M. Lobón, and J. A. Donázar. 2009. Large scale risk-assessment of wind-farms on population viability of a globally endangered long-lived raptor. *Biological Conservation* 142:2954–2961.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, US.
- Catry, I., R. Alcazar, A. M. a. Franco, and W. J. Sutherland. 2009. Identifying the effectiveness and constraints of conservation interventions: A case study of the endangered lesser kestrel. *Biological Conservation* 142:2782–2791.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63:215–244.
- Cavallini, P., and S. Lovari. 1991. Environmental factors influencing the use of habitat in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Journal of Zoology* 223:323–339.
- Cavallini, P., and S. Santini. 1996. Reproduction of the red fox *Vulpes vulpes* in Central Italy. *Annales Zoologici Fennici* 33:267–274.
- Cave, V. M., R. King, and S. N. Freeman. 2010. An integrated population model from constant effort bird ringing data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 15:119–137.
- Chamaillé-Jammes, S., H. Fritz, M. Valeix, F. Murindagomo, and J. Clobert. 2008. Resource variability, aggregation and direct density dependence in an open context: the local regulation of an African elephant population. *Journal of Animal Ecology* 77:135–144.
- Chambert, T., D. Pardo, R. Choquet, V. Staszewski, K. D. McCoy, T. Tveraa, and T. Boulinier. 2012. Heterogeneity in detection probability along the breeding season in Black-legged Kittiwakes: Implications for sampling design. *Journal of Ornithology* 152:371–380.
- Chevalier, C., A. Hernandez-Matias, R. Joan, N. Vincent-Martin, A. Ravayrol, and A. Besnard. 2015. Retrofitting of power lines effectively reduces mortality by electrocution in large birds: an example with the endangered Bonelli's eagle. *Journal of Applied Ecology*. doi: 10.1111/1365-2664.12476
- Clobert, J., E. Danchin, A. Dhondt, and J. Nichols. 2001. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Clobert, J., C. M. Perrins, R. H. McCleery, and A. G. Gosler. 1988. Survival rate in the great tit *Parus major* in relation to sex, age, and immigration status. *Journal of Animal Ecology* 57:287–306.
- Clutton-Brock, T., and M. Lonergan. 1994. Culling regimes and sex ratio biases in Highland red deer. *Journal of Applied Ecology* 31:521–527.
- Clutton-Brock, T., and B. C. Sheldon. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* 25:562–73.
- Cohen, J. 1988. *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. Page 567. Second. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey, U.S.
- Constantin, P., E. Kobierzycki, and E. Montes. 2014. Plan national d'actions en faveur du vautour percnoptère *Neophron percnopterus* (2015-2024). Page 162. nement et du développement durable et de l'énergie, Paris.
- Cooch, E., and G. White. 2015. Program MARK: a gentle introduction. Free download at <http://www.phidot.org/software/mark>. 14th edition.
- Cook, C. N., M. Hockings, and R. W. Carter. 2010. Conservation in the dark? The information used to support management decisions. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8:181–186.
- Cook, C. N., M. B. Mascia, M. W. Schwartz, H. P. Possingham, and R. A. Fuller. 2013. Achieving conservation science that bridges the knowledge-action boundary. *Conservation Biology* 27:669–678.
- Cooley, H. S., R. B. Wielgus, G. M. Koehler, H. S. Robinson, and B. T. Maletzke. 2009. Does hunting regulate cougar populations? A test of the compensatory mortality hypothesis. *Ecology* 90:2913–2921.
- Cortés-Avizanda, A., M. Carrete, and J. A. Donázar. 2010. Managing supplementary feeding for avian scavengers: Guidelines for optimal design using ecological criteria. *Biological Conservation* 143:1707–1715.
- Cortés-Avizanda, A., O. Ceballos, and J. A. Donázar. 2009. Long-Term Trends in Population Size and Breeding Success in the Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) in Northern Spain. *Journal of Raptor Research* 43:43–49.
- Cortés-Avizanda, A., R. Jovani, M. Carrete, and J. A. Donázar. 2012. Resource unpredictability promotes species diversity and coexistence in an avian scavenger guild: a field experiment. *Ecology* 93:2570–9.
- Côté, I., and W. Sutherland. 1997. The effectiveness of removing predators to protect bird populations. *Conservation Biology* 11:395–405.

Références

- Cote, J., and J. Clobert. 2007. Social information and emigration: lessons from immigrants. *Ecology Letters* 10:411–417.
- Coulson, T., E. A. Catchpole, S. D. Albon, B. J. Morgan, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, M. J. Crawley, and B. T. Grenfell. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* 292:1528–1531.
- Courchamp, F., L. Berec, and J. Gascoigne. 2008. Allee Effects in Ecology and Conservation. Page 256. Oxford University Press.
- Courchamp, F., B. D. Hoffmann, J. C. Russell, C. Leclerc, and C. Bellard. 2014. Climate change, sea-level rise, and conservation: keeping island biodiversity afloat. *Trends in Ecology & Evolution* 29:127–130.
- Courchamp, F., M. Langlais, and G. Sugihara. 1999. Cats protecting birds: Modelling the mesopredator release effect. *Journal of Animal Ecology* 68:282–292.
- Courter, J. R. 2012. Graduate students in conservation biology: Bridging the research–implementation gap. *Journal for Nature Conservation* 20:62–64.
- Croak, B. M., J. K. Webb, and R. Shine. 2013. The benefits of habitat restoration for rock-dwelling velvet geckos *Oedura lesuerii*. *Journal of Applied Ecology* 50:432–439.
- Danchin, E., D. Heg, and B. Doligez. 2001. Public information and breeding habitat selection. Pages 243–258 in J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt, and J. Nichols, editors. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Demerdzhiev, D., S. Stoychev, D. Dobrev, S. Spasov, and S. Oppel. 2014. Studying the demographic drivers of an increasing Imperial Eagle population to inform conservation management. *Biodiversity and Conservation* 24:627–639.
- Devenish-Nelson, E. S. 2012. Sarcoptic mange and the demography of the red fox *Vulpes vulpes*. PhD Thesis. Durham University.
- Devenish-Nelson, E. S., S. Harris, C. D. Soulsbury, S. A. Richards, and P. A. Stephens. 2012. Demography of a carnivore, the red fox, *Vulpes vulpes*: what have we learnt from 70 years of published studies? *Oikos* 122:705–716.
- Devineau, O., R. Choquet, and J.-D. Lebreton. 2006. Planning Capture—Recapture Studies: Straightforward Precision, Bias, and Power Calculations. *Wildlife Society Bulletin* 34:1028–1035.
- Doligez, B., E. Danchin, and J. Clobert. 2002. Public Information and Breeding Habitat Selection in a Wild Bird Population. *Science* 297:1168–1170.
- Donald, P., F. Sanderson, and I. Burfield. 2007. International conservation policy delivers benefits for birds in Europe. *Science*:1–26.
- Doncaster, C. P., J. Clobert, B. Doligez, L. Gustafsson, and E. Danchin. 1997. Balanced dispersal between spatially varying local populations: an alternative to the source-sink model. *The American naturalist* 150:425–445.
- Doxa, A., A. Besnard, A. Bechet, C. Pin, J.-D. Lebreton, and N. Sadoul. 2013. Inferring dispersal dynamics from local population demographic modelling: the case of the slender-billed gull in France. *Animal Conservation* 16:684–693.
- Duchelle, A. E., K. Biedenweg, C. Lucas, A. Virapongse, J. Radachowsky, D. J. Wojcik, M. Londres, W. Bartels, D. Alvira, K. A. Kainer, and R. D. Marreiros. 2009. Graduate students and knowledge exchange with local stakeholders : possibilities and preparation. *Biotropica* 41:578–585.
- Englund, J. 1970. Some aspects of reproduction and mortality rates in Swedish foxes (*Vulpes vulpes*), 1961 - 63 and 1966 - 69. *Sweden wildlife* 8:1–82.
- Englund, J. 1980. Population dynamics of the red fox (*Vulpes vulpes* L., 1758) in Sweden. Pages 107–121 *The Red Fox*. Springer.
- Esler, K. J., H. Prozesky, G. P. Sharma, and M. McGeoch. 2010. How wide is the “knowing-doing” gap in invasion biology? *Biological Invasions* 12:4065–4075.
- Evan, A. T., C. Flamant, C. Lavaysse, C. Kocha, and A. Saci. 2014. Water Vapor–Forced Greenhouse Warming over the Sahara Desert and the Recent Recovery from the Sahelian Drought. *Journal of Climate* 28:108–123.
- Ezard, T. H. G., J. M. Bullock, H. J. Dagleish, A. Millon, F. Pelletier, A. Ozgul, and D. N. Koons. 2010. Matrix models for a changeable world: The importance of transient dynamics in population management. *Journal of Applied Ecology* 47:515–523.
- Fazey, I., J. Fischer, and D. B. Lindenmayer. 2005. What do conservation biologists publish? *Biological Conservation* 124:63–73.
- Ferraro, P. J., and S. K. Pattanayak. 2006. Money for nothing? A call for empirical evaluation of biodiversity conservation investments. *PLoS biology* 4:e105.
- Ferrer, M., and J. Donazar. 1996. Density-dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of Spanish imperial eagles. *Ecology* 77:69–74.
- Ferrer, M., I. Newton, and E. Casado. 2006. How to test different density-dependent fecundity hypotheses in an increasing or stable population. *Journal of Animal Ecology* 75:111–117.
- Ferrer, M., I. Newton, R. Muriel, G. Báguena, J. Bustamante, M. Martini, and V. Morandini. 2014. Using manipulation of density-dependent fecundity to recover an endangered species: the bearded vulture *Gypaetus barbatus* as an example. *Journal of Applied Ecology* 51:1255–1263.
- Fieberg, J. R., K. W. Shertzer, P. B. Conn, K. V Noyce, and D. L. Garshelis. 2010. Integrated Population

- Modeling of Black Bears in Minnesota: Implications for Monitoring and Management. PLoS ONE 5:1–12.
- Fletcher, K., N. J. Aebsicher, D. Baines, R. Foster, and A. N. Hoodless. 2010. Changes in breeding success and abundance of ground-nesting moorland birds in relation to the experimental deployment of legal predator control. Journal of Applied Ecology 47:263–272.
- Fonnesbeck, C. J., and M. J. Conroy. 2004. Application of integrated Bayesian modeling and Markov chain Monte Carlo methods to the conservation of a harvested species. Animal Biodiversity and Conservation 27:267–281.
- Fournier, J., and R. Arlettaz. 2001. Food provision to nestlings in the Hoopoe *Upupa epops*: implications for the conservation of a small endangered population in the Swiss Alps. Ibis 143:2–10.
- Franco, A. M., J. T. Marques, and W. J. Sutherland. 2005. Is nest-site availability limiting Lesser Kestrel populations? A multiple scale approach. Ibis 147:657–666.
- Frederiksen, M., J.-D. Lebreton, R. Pradel, R. Choquet, and O. Gimenez. 2014. Identifying links between vital rates and environment: a toolbox for the applied ecologist. Journal of Applied Ecology 51:71–81.
- Gaillard, J., D. Allaine, and D. Pontier. 1994. Senescence in natural populations of mammals: a reanalysis. Evolution 48:509–516.
- Gaillard, J., D. Delorme, J. Boutin, G. van Laere, B. Boisaubert, and R. Pradel. 1993. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. Journal of Animal Ecology 62:778–791.
- Gaillard, J., and N. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? Ecology 84:3294–3306.
- Gaillard, J.-M., P. Duncan, D. Delorme, G. Van Laere, N. Pettorelli, D. Maillard, and G. Renaud. 2003. Effects of hurricane Lothar on the population dynamics of European roe deer. The Journal of wildlife management:767–773.
- Gaillard, J.-M., A. J. Sempéré, J.-M. Boutin, G. Van Laere, and B. Boisaubert. 1992. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). Canadian Journal of Zoology 70:1541–1545.
- Gaillard, J.-M., N. G. Yoccoz, J.-D. Lebreton, C. Bonenfant, S. Devillard, A. Loison, D. Pontier, and D. Allaine. 2005. Generation time: a reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations. The American naturalist 166:119–23; discussion 124–8.
- Gallardo, M. 2002. Plan national d'actions en faveur du vautour percnoptère *Neophron percnopterus* (2002–2007). Page 76. Ministère de l'environnement et de l'aménagement du territoire, Paris.
- Gamelon, M., A. Besnard, J. Gaillard, S. Servanty, E. Baubet, S. Brandt, and O. Gimenez. 2011. High hunting pressure selects for earlier birth date: wild boar as a case study. Evolution 65:3100–3112.
- García-Ripollés, C., and P. López-López. 2011. Integrating effects of supplementary feeding, poisoning, pollutant ingestion and wind farms of two vulture species in Spain using a population viability analysis. Journal of Ornithology 152:879–888.
- García-Ripollés, C., P. López-López, and V. Urios. 2010. First description of migration and wintering of adult Egyptian vultures *Neophron percnopterus* tracked by GPS satellite telemetry. Bird Study:261–265.
- Garnett, S. T., G. M. Crowley, H. Hunter-Xenie, W. Kozanayi, B. Sithole, C. Palmer, R. Southgate, and K. K. Zander. 2009. Transformative knowledge transfer through empowering and paying community researchers. Biotropica 41:571–577.
- Gauthier, G., P. Besbeas, J.-D. Lebreton, and B. J. T. Morgan. 2007. Population growth in snow geese: a modeling approach integrating demographic and survey information. Ecology 88:1420–1429.
- Geldmann, J., M. Barnes, L. Coad, I. D. Craigie, M. Hockings, and N. D. Burgess. 2013. Effectiveness of terrestrial protected areas in reducing habitat loss and population declines. Biological Conservation 161:230–238.
- Gentle, M. N., G. R. Saunders, and C. R. Dickman. 2007. Poisoning for production: how effective is fox baiting in south-eastern Australia? Mammal Review 37:177–190.
- Gibbons, P., et al.. 2008. Some practical suggestions for improving engagement between researchers and policy-makers in natural resource management. Ecological Management and Restoration 9:182–186.
- Gilbert, M., R. T. Watson, S. Ahmed, M. Asim, and J. A. Johnson. 2007. Vulture restaurants and their role in reducing diclofenac exposure in Asian vultures. Bird Conservation International 17:63–77.
- Gilroy, J. J., and W. J. Sutherland. 2007. Beyond ecological traps: perceptual errors and undervalued resources. Trends in Ecology & Evolution 22:351–6.
- González, L. M., A. Margalida, R. Sánchez, and J. Oria. 2006. Supplementary feeding as an effective tool for improving breeding success in the Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*). Biological Conservation 129:477–486.
- Goodrich, J., and S. Buskirk. 1995. Control of abundant native vertebrates for conservation of endangered species. Conservation Biology 9:1357–1364.
- Gossa, G., M. Fisher, and E. J. Milner-Gulland. 2014. The research–implementation gap: how practitioners and researchers from developing countries perceive the role of peer-reviewed literature in conservation science. Oryx:1–8.

- Gosselink, T. E., K. A. Piccolo, T. R. Deelen, R. E. Warner, and P. C. Mankin. 2010. Natal dispersal and philopatry of red foxes in urban and agricultural areas of Illinois. *Journal of Wildlife Management* 74:1204–1217.
- Le Gouar, P., A. Robert, J.-P. Choisy, S. Henriet, P. Lecuyer, C. Tessier, and F. Sarrazin. 2008. Roles of survival and dispersal in reintroduction success of Griffon vulture (*Gyps fulvus*). *Ecological Applications* 18:859–872.
- Gove, N. E., J. R. Skalski, P. Zager, and R. L. Townsend. 2002. Statistical models for population reconstruction using age-at-harvest data. *Journal of Wildlife Management* 66:310–320.
- Grande, J. M. 2006. Natural and Human Induced Constraints on the Population Dynamics of Long-Lived Species: The Case of the Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) in the Ebro Valley. PhD Thesis. University of Sevilla, Sevilla.
- Grande, J., D. Serrano, G. Tavecchia, M. Carrete, O. Ceballos, R. Diaz-Delgado, J. L. Tella, and J. Donazar. 2009. Survival in a long-lived territorial migrant: effects of life-history traits and ecological conditions in wintering and breeding areas. *Oikos* 118:580–590.
- Grosbois, V., O. Gimenez, J. M. Gaillard, R. Pradel, C. Barbraud, J. Clobert, A. P. Møller, and H. Weimerskirch. 2008. Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological reviews* 83:357–399.
- Grøtan, V., B.-E. Sæther, S. Engen, J. H. van Balen, A. C. Perdeck, and M. E. Visser. 2009. Spatial and temporal variation in the relative contribution of density dependence, climate variation and migration to fluctuations in the size of great tit populations. *Journal of Animal Ecology* 78:447–459.
- Gundersen, G., E. Johannessen, H. P. Andreassen, and R. A. Ims. 2001. Source-sink dynamics: how sinks affect demography of sources. *Ecology Letters* 4:14–21.
- Guo, Q., M. Taper, M. Schoenberger, and J. Brandle. 2005. Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin. *Oikos* 108:47–57.
- Hanks, J. 1972. Reproduction of elephant, *Loxodonta africana*, in the Luangwa Valley, Zambia. *Journal of Reproduction and Fertility* 30:13–26.
- Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press.
- Hanski, I. 2001. Population dynamic consequences of dispersal in local populations and in metapopulations. Pages 287–301 in J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt, and J. Nichols, editors. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hanski, I., J. Alho, and A. Moilanen. 2000. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology* 81:239–251.
- Hanski, I., and D. Simberloff. 1997. The Metapopulation Approach, its History, Conceptual Domain and Application to Conservation. Pages 5–25 in I. Hanski and M. Gilpin, editors. *Metapopulation Biology*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Harding, E. K., D. F. Doak, and J. D. Albertson. 2001. Evaluating the effectiveness of predator control: the non-native red fox as a case study. *Conservation Biology* 15:1114–1122.
- Harris, S. 1979. Age-related fertility and productivity in red foxes, *Vulpes vulpes*, in suburban London. *Journal of Zoology* 187:195–199.
- Harris, S., and G. C. Smith. 1987. Demography of two urban fox (*Vulpes vulpes*) populations. *Journal of Applied Ecology* 24:75–86.
- Hauser, C. E., A. R. Pople, and H. P. Possingham. 2006. Should managed populations be monitored every year? *Ecological Applications* 16:807–19.
- Henry, C. 2001. Biologie des populations animales et végétales. Page 709. Dunod, Paris.
- Hernández, M., and A. Margalida. 2009. Poison-related mortality effects in the endangered Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) population in Spain. *European Journal of Wildlife Research* 55:415–423.
- Hernández-Matías, A., J. et al. 2013. From local monitoring to a broad-scale viability assessment: a case study for the Bonelli's Eagle in western Europe. *Ecological Monographs* 83:239–261.
- Hernandez-Matias, A., J. Real, and R. Pradel. 2011. Effects of age, territoriality and breeding on survival of Bonelli's Eagle *Aquila fasciata*. *Ibis* 153:846–857.
- Hernández-Matías, A., J. Real, R. Pradel, A. Ravayrol, N. Vincent-Martin, F. Bosca, and G. Cheylan. 2010. Determinants of territorial recruitment in Bonelli's eagle (*Aquila fasciata*) populations. *The Auk* 127:173–184.
- Herrando-Pérez, S., S. Delean, B. W. Brook, and C. J. A. Bradshaw. 2012a. Decoupling of component and ensemble density feedbacks in birds and mammals. *Ecology* 93:1728–40.
- Herrando-Pérez, S., S. Delean, B. W. Brook, and C. J. A. Bradshaw. 2012b. Density dependence: an ecological Tower of Babel. *Oecologia* 170:585–603.
- Hewison, A. J. M., and J. M. Gaillard. 2001. Phenotypic quality and senescence affect different components of reproductive output in roe deer. *Journal of Animal Ecology* 70:600–608.
- Hewson, R. 1986. Distribution and density of fox breeding dens and the effects of management. *Journal of Applied Ecology* 23:531–538.
- Heydon, M., and J. Reynolds. 2000. Demography of rural foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to cull intensity in three contrasting regions of Britain. *Journal of Zoology* 251:265–276.

- Hilborn, R., and M. Mangel. 1997. *The Ecological Detective: Confronting Models with Data*. Princeton University Press, New Jersey.
- Hildén, O. 1965. Habitat selection in birds: a review. *Annales Zoologici Fennici* 2:53–75.
- Hoffmann, M., C. et al. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* (New York, N.Y.) 330:1503–9.
- Hone, J. 1999. On rate of increase (r): patterns of variation in Australian mammals and the implications for wildlife management. *Journal of Applied Ecology* 36:709–718.
- Hooten, M. B., and N. T. Hobbs. 2014. A guide to Bayesian model selection for ecologists. *Ecological Monographs* 85:3–28.
- Horvitz, C. 1997. The relative “importance” of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. Pages 247–271 in S. Tuljapurkar and H. Caswell, editors. *Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. Chapman and Hall, New York, NY.
- Howe, R. W., G. J. Davis, and V. Mosca. 1991. The demographic significance of “sink” populations. *Biological Conservation* 57:239–255.
- Hoyle, S., and M. Maunder. 2004. A bayesian integrated population dynamics model to analyze data for protected species. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:20.
- Hulme, P. E. 2011. Practitioner’s perspectives: Introducing a different voice in applied ecology. *Journal of Applied Ecology* 48:1–2.
- Inchausti, P., and H. Weimerskirch. 2002. Dispersal and metapopulation dynamics of an oceanic seabird, the wandering albatross, and its consequences for its response to long-line fisheries. *Journal of Animal Ecology* 71:765–770.
- Inigo, A. I., B. Barov, C. Orhun, and U. Gallo-Orsi. 2008. Species action plan for the Egyptian Vulture *Neophron percnopterus* in the European Union. http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/wildbirds/action_plans/neophron_percnopterus.pdf.
- Iossa, G., C. D. Soulsbury, P. J. Baker, K. J. Edwards, and S. Harris. 2009. Behavioral changes associated with a population density decline in the facultatively social red fox. *Behavioral Ecology* 20:385–395.
- Jenouvrier, S., C. Barbraud, and H. Weimerskirch. 2003. Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology* 72:576–587.
- Johnson, H. E., L. Scott Mills, J. D. Wehausen, and T. R. Stephenson. 2010. Combining ground count, telemetry, and mark-resight data to infer population dynamics in an endangered species. *Journal of Applied Ecology* 47:1083–1093.
- Jones, M. E., A. Cockburn, R. Hamede, C. Hawkins, H. Hesterman, S. Lachish, D. Mann, H. McCallum, and D. Pemberton. 2008a. Life-history change in disease-ravaged Tasmanian devil populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:10023–7.
- Jones, O. R., et al. 2008b. Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecology letters* 11:664–73.
- Jorgenson, J., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, and W. Wishart. 1997. Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* 78:1019–1032.
- Kapos, V., A. Balmford, R. Aveling, P. Bubb, P. Carey, A. Entwistle, J. Hopkins, T. Mulliken, R. Safford, A. Stattersfield, M. Walpole, and A. Manica. 2008. Calibrating conservation: new tools for measuring success. *Conservation Letters* 1:155–164.
- Katzner, T. E., E. A. Bragin, and E. J. Milner-Gulland. 2006. Modelling populations of long-lived birds of prey for conservation: A study of imperial eagles (*Aquila heliaca*) in Kazakhstan. *Biological Conservation* 132:322–335.
- Kendall, W. L., P. B. Conn, and J. E. Hines. 2006. Combining multistate capture-recapture data with tag recoveries to estimate demographic parameters. *Ecology* 87:169–77.
- Kendall, W. L., and J. D. Nichols. 2004. On the estimation of dispersal and movement of birds. *The Condor* 106:720–731.
- Kéry, M., and M. Schaub. 2012. *Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective*. Academic Press.
- Kleijn, D., M. Rundlöf, J. Scheper, H. G. Smith, and T. Tscharntke. 2011. Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends in ecology & evolution* 26:474–81.
- Kleiman, D., R. Reading, B. Miller, T. Clark, J. Scott, J. Robinson, R. Wallace, R. Cabin, and F. Felleman. 2000. Improving the evaluation of conservation programs. *Conservation ...* 14:356–365.
- Knight, A. T., R. M. Cowling, M. Rouget, A. Balmford, A. T. Lombard, and B. M. Campbell. 2008. Knowing but not doing: selecting priority conservation areas and the research-implementation gap. *Conservation Biology* 22:610–7.
- Kretzmann, M. B., N. Capote, B. Gautschi, J. A. Godoy, J. Donazar, and J. J. Negro. 2003. Genetically distinct island populations of the Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*). *Conservation genetics* 4:697–706.
- Laake, J. L. 2013. *RMark: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with MARK*. Page 25. Seattle

- Lagrange, P., R. Pradel, M. Béslie, and O. Gimenez. 2014. Estimating dispersal among numerous sites using capture-recapture data. *Ecology* 95:2316–2323.
- Lahoz-Monfort, J. J., M. P. Harris, B. J. T. Morgan, S. N. Freeman, and S. Wanless. 2014. Exploring the consequences of reducing survey effort for detecting individual and temporal variability in survival. *Journal of Applied Ecology* 51:534–543.
- Lambin, X. 1994. Natal philopatry, competition for resources, and inbreeding avoidance in Townsend's voles (*Microtus townsendii*). *Ecology* 75:224–235.
- Lampila, S., M. Orell, E. Belda, and K. Koivula. 2006. Importance of adult survival, local recruitment and immigration in a declining boreal forest passerine, the willow tit *Parus montanus*. *Oecologia* 148:405–413.
- Larrère, C., and R. Larrère. 1997. Du bon usage de la nature: pour une philosophie de l'environnement. Page 84 Champs essais. Flammarion.
- Larrère, R. 2003. Le conflit entre les chasseurs et les protecteurs de la nature. *La ricerca folklorica*:45–51.
- Laurance, W. F., H. Koster, M. Grooten, A. B. Anderson, P. A. Zuidema, S. Zwick, R. J. Zagt, A. J. Lynam, M. Linkie, and N. P. R. Anten. 2012. Making conservation research more relevant for conservation practitioners. *Biological Conservation* 153:164–168.
- Lavery, T. J., B. Roudnew, P. Gill, J. Seymour, L. Seuront, G. Johnson, J. G. Mitchell, and V. Smetacek. 2010. Iron defecation by sperm whales stimulates carbon export in the Southern Ocean. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 277:3527–31.
- Lawton, J. H. 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 8:409–413.
- Lebreton, J. D., and J. Clobert. 1991. Bird population dynamics, management and conservation: the role of mathematical modelling. Pages 105–125 in C. Perrins, J.-D. Lebreton, and G. Hirons, editors. *Bird population studies; relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Lebreton, J. D., J. E. Hines, R. Pradel, J. D. Nichols, and J. A. Spendelow. 2003. Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. *Oikos* 101:253–264.
- Lebreton, J. D., J. D. Nichols, R. J. Barker, R. Pradel, and J. A. Spendelow. 2009. Modelling individual animal histories with multistate capture-recapture models. *Advances in Ecological Research* 41:87–173.
- Lebreton, J., and R. Pradel. 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* 29:353–369.
- Lebreton, J.-D. 2005. Dynamical and statistical models for exploited populations. *Australian & New Zealand Journal of Statistics* 47:49–63.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Lehman, R. N., P. L. Kennedy, and J. A. Savidge. 2007. The state of the art in raptor electrocution research: A global review. *Biological Conservation* 136:159–174.
- Lesbarrères, D., C. R. Primmer, T. Lodé, and J. Merilä. 2006. The effects of 20 years of highway presence on the genetic structure of *Rana dalmatina* populations. *Ecoscience* 13:531–538.
- Levêque, L. 2015. Analyse de faisabilité d'un plan de translocation du monarque de Tahiti (*Pomarea nigra*). Rapport de Master 2. Aix-Marseille Université, Université de Bourgogne.
- Liberatori, F., and V. Penteriani. 2001. A long-term analysis of the declining population of the Egyptian vulture in the Italian peninsula: distribution, habitat preference, productivity and conservation. *Biological conservation* 101:381–389.
- Lieury, N., S. Ruette, S. Devillard, M. Albaret, F. Drouyer, B. Baudoux, and A. Millon. 2015. Compensatory immigration challenges predator control: An experimental evidence-based approach improves management. *The Journal of Wildlife Management* 79:425–433.
- Lieury, N., Gallardo, Ponchon, Besnard, & Millon, (2015). Relative contribution of local demography and immigration in the recovery of a geographically-isolated population of the endangered Egyptian vulture. *Biological Conservation*, 191, 349-356
- Lindberg, M. S. 2012. A review of designs for capture-mark-recapture studies in discrete time.
- Lindstrom, E. 1989. Food limitation and social regulation in a red fox population. *Ecography* 12:70–79.
- Lloyd, H. 1980. *The red fox*. BT Batsford.
- Loveridge, A. J., J. C. Reynolds, and E. J. Milner-Gulland. 2007a. Does sport hunting benefit conservation? Pages 224–240 in D. MacDonald and K. Service, editors. *Key topics in conservation biology*. Blackwell Publishing, Hoboken, New Jersey, USA.
- Loveridge, A., A. Searle, F. Murindagomo, and D. Macdonald. 2007b. The impact of sport-hunting on the population dynamics of an African lion population in a protected area. *Biological Conservation* 134:548–558.
- Lunn, D. J., A. Thomas, N. Best, and D. Spiegelhalter. 2000. WinBUGS - A Bayesian modelling framework: concepts, structure and extensibility. *Statistics and Computing* 10:325–337.
- Macdonald, D. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*.
- Macdonald, D., and D. Johnson. 2001. Dispersal in theory and practice: consequences for conservation biology. Pages 361–374 in J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt, and J. Nichols, editors. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Macdonald, D., and P. Johnson. 1996. The impact of sport hunting: a case study. The exploitation of mammal populations. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Manel, S., M. K. Schwartz, G. Luikart, and P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution* 18:189–197.
- Marboutin, E., and Y. Bray. 2003. Population dynamics in European hare: breeding parameters and sustainable harvest rates. *Journal of Applied* 40:580–591.
- Margalida, A., and J. Benítez. 2012. Long-term relationship between diet breadth and breeding success in a declining population of Egyptian Vultures *Neophron percnopterus*. *Ibis*:184–188.
- Margalida, A., M. A. Colomer, and D. Oro. 2014. Man-induced activities modify demographic parameters in a long-lived species: effects of poisoning and health policies. *Ecological Applications* 24:436–44.
- Margalida, A., M. À. Colomer, and D. Sanuy. 2011. Can wild ungulate carcasses provide enough biomass to maintain avian scavenger populations? An empirical assessment using a bio-inspired computational model. *PloS one* 6:e20248.
- Margalida, A., J. A. Donázar, M. Carrete, and J. A. Sánchez-Zapata. 2010. Sanitary versus environmental policies: fitting together two pieces of the puzzle of European vulture conservation. *Journal of Applied Ecology* 47:931–935.
- Margoluis, R., C. Stem, N. Salafsky, and M. Brown. 2009. Design alternatives for evaluating the impact of conservation projects. Pages 85–96 in M. Birnbaum and P. Mickwitz, editors. Environmental program and policy evaluation: Addressing methodological challenges. *New Directions for Evaluation*.
- Marlow, N. J., P. C. Thomson, D. Algar, K. Rose, N. E. Kok, and J. A. Sinagra. 2000. Demographic characteristics and social organisation of a population of red foxes in a rangeland area in Western Australia. *Wildlife Research* 27:457–464.
- Marques, T., L. Thomas, S. G. Fancy, and S. T. Buckland. 2007. Improving estimates of bird density using multiple-covariate distance sampling. *Auk* 124:1229–1243.
- Martínez-Abrán, A., and D. Oro. 2013. Preventing the development of dogmatic approaches in conservation biology: A review. *Biological Conservation* 159:539–547.
- Martínez-Abrán, A., G. Tavecchia, H. M. Regan, J. Jiménez, M. Surroca, and D. Oro. 2012a. Effects of wind farms and food scarcity on a large scavenging bird species following an epidemic of bovine spongiform encephalopathy. *Journal of Applied Ecology* 49:109–117.
- Martínez-Abrán, A., G. Tavecchia, H. M. Regan, J. Jiménez, M. Surroca, and D. Oro. 2012b. Effects of wind farms and food scarcity on a large scavenging bird species following an epidemic of bovine spongiform encephalopathy. *Journal of Applied Ecology* 49:109–117.
- Matthysen, E. 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* 28:403–416.
- Matzek, V., J. Covino, J. L. Funk, and M. Saunders. 2014. Closing the Knowing-Doing Gap in Invasive Plant Management: Accessibility and Interdisciplinarity of Scientific Research. *Conservation Letters* 7:208–215.
- Maurer, B. A. 1999. Untangling ecological complexity: the macroscopic perspective. University of Chicago Press, Chicago.
- McCarthy, M. A., and H. P. Possingham. 2007. Active Adaptive Management for Conservation Manejo Adaptativo Activo para Conservar. *Conservation Biology* 21:956–963.
- McCarthy, M. A., C. J. Thompson, and S. T. Garnett. 2008. Optimal investment in conservation of species. *Journal of Applied Ecology* 45:1428–1435.
- McCarthy, M. A., C. J. Thompson, C. Hauser, M. A. Burgman, H. P. Possingham, M. L. Moir, T. Tiensin, and M. Gilbert. 2010. Resource allocation for efficient environmental management. *Ecology Letters* 13:1280–1289.
- McCrea, R. S., B. J. T. Morgan, O. Gimenez, P. Besbeas, J. D. Lebreton, and T. Bregnballe. 2010. Multi-site integrated population modelling. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 15:539–561.
- McDonald-Madden, E., P. W. J. Baxter, R. A. Fuller, T. G. Martin, E. T. Game, J. Montambault, and H. P. Possingham. 2010. Monitoring does not always count.
- McDonald-Madden, E., P. W. J. Baxter, R. A. Fuller, T. G. Martin, E. T. Game, J. Montambault, and H. P. Possingham. 2011. Should we implement monitoring or research for conservation? *Trends in Ecology & Evolution* 26:108–109.
- McIlroy, J., G. Saunders, and L. A. Hinds. 2001. The reproductive performance of female red foxes, *Vulpes vulpes*, in central-western New South Wales during and after a drought. *Canadian Journal of Zoology* 79:545–553.
- McLeod, S. R., and G. R. Saunders. 2001. Improving management strategies for the red fox by using projection matrix analysis. *Wildlife Research* 28:333–340.
- Memmott, J., M. Cadotte, P. E. Hulme, G. Kerby, E. J. Milner-Gulland, and M. J. Whittingham. 2010. Putting applied ecology into practice. *Journal of Applied Ecology* 47:1–4.
- Meyburg, B.-U., M. Gallardo, C. Meyburg, and E. Dimitrova. 2004. Migrations and sojourn in Africa of Egyptian vultures (*Neophron percnopterus*) tracked by satellite. *Journal of Ornithology* 145:273–280.

- Migot, P. 1992. Demographic-changes in French herring gull *Larus-argentatus* populations: a modeling approach and hypotheses concerning the regulation of numbers. *Ardea* 80:161–169.
- Mihoub, J. B., O. Gimenez, P. Pilard, and F. Sarrazin. 2010. Challenging conservation of migratory species: Sahelian rainfalls drive first-year survival of the vulnerable Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Biological Conservation* 143:839–847.
- Millar, R. B., and R. Meyer. 2000. Bayesian state-space modeling of age-structured data: fitting a model is just the beginning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:43–50.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Pages 1–100. Island Press, Washington, D.C.
- Millon, A., S. J. Petty, and X. Lambin. 2010. Pulsed resources affect the timing of first breeding and lifetime reproductive success of tawny owls. *Journal of Animal Ecology* 79:426–435.
- Millon, A., S. J. Petty, B. Little, O. Gimenez, T. Cornulier, and X. Lambin. 2014. Dampening prey cycle overrides the impact of climate change on predator population dynamics: A long-term demographic study on tawny owls. *Global Change Biology* 20:1770–1781.
- Milner-Gulland, E., M. Fisher, S. Browne, K. H. Redford, M. Spencer, and W. J. Sutherland. 2010. Do we need to develop a more relevant conservation literature? *Oryx* 44:1–2.
- Monserrat, S., S. Benhamou, F. Sarrazin, C. Bessa-Gomes, W. Bouten, and O. Duriez. 2013. How predictability of feeding patches affects home range and foraging habitat selection in avian social scavengers? *PLoS one* 8:e53077.
- Naidoo, R., A. Balmford, P. J. Ferraro, S. Polasky, T. H. Ricketts, and M. Rouget. 2006. Integrating economic costs into conservation planning. *Trends in Ecology & Evolution* 21:681–7.
- Nelson, B. B., and J. A. Chapman. 1982. Age determination and population characteristics of red foxes from Maryland. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 47:296–311.
- Newman, K. B., S. T. Buckland, B. J. T. Morgan, R. King, D. L. Borchers, D. J. Cole, P. Besbeas, O. Gimenez, and L. Thomas. 2014. Modelling Population Dynamics: Model Formulation, Fitting and Assessment using State-Space Methods. Springer New York, New York, NY.
- Newsome, T. M., M. S. Crowther, and C. R. Dickman. 2014. Rapid recolonisation by the European red fox: how effective are uncoordinated and isolated control programs? *European Journal of Wildlife Research* 60:749–757.
- Newsome, E., A. 1995. Socio-ecological models for red fox populations subjects to fertility control in Australia. *Annales Zoologici Fennici* 32:99–110.
- Nichols, J. D., F. A. Johnson, and B. K. Williams. 1995. Managing North American Waterfowl in the Face of Uncertainty.
- Nichols, J. D., M. C. Runge, F. A. Johnson, and B. K. Williams. 2007. Adaptive harvest management of North American waterfowl populations: a brief history and future prospects. *Journal of Ornithology* 148:343–349.
- Nichols, J. D., and B. K. Williams. 2006. Monitoring for conservation. *Trends in ecology & evolution* 21:668–73.
- Nichols, J., and A. Kaiser. 1999. Quantitative studies of bird movement: a methodological review. *Bird Study* 49:289–298.
- Nichols, J., and K. Pollock. 1990. Estimation of recruitment from immigration versus in situ reproduction using Pollock's robust design. *Ecology* 71:21–26.
- Norbury, G., and C. Jones. 2015. Pests controlling pests: does predator control lead to greater European rabbit abundance in Australasia? *Mammal Review* 45:79–87.
- Novaro, A. J., M. C. Funes, and R. S. Walker. 2005. An empirical test of source-sink dynamics induced by hunting. *Journal of Applied Ecology* 42:910–920.
- Nussey, D. H., H. Froy, J.-F. Lemaitre, J.-M. Gaillard, and S. N. Austad. 2013. Senescence in natural populations of animals: widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing research reviews* 12:214–225.
- O'Connell, A. F., J. D. Nichols, and K. U. Karanth. 2010. Camera traps in animal ecology: methods and analyses. Springer, Tokyo.
- O'Hara, R. B., S. Lampila, and M. Orell. 2009. Estimation of rates of births, deaths, and immigration from mark-recapture data. *Biometrics* 65:275–81.
- O'Mahony, D., X. Lambin, J. L. MacKinnon, and C. F. Coles. 1999. Fox predation on cyclic field vole populations in Britain. *Ecography* 22:575–581.
- Oppel, S., G. Hilton, N. Ratcliffe, C. Fenton, J. Daley, G. Gray, J. Vickery, and D. Gibbons. 2014. Assessing population viability while accounting for demographic and environmental uncertainty. *Ecology* 95:1809–1818.
- Orabi, P. 2008. Restoration of the population of Egyptian vulture in south-eastern France. Final report of the Life Nature Program : LIFE03NAT/F/000103; http://ec.europa.eu/environment/life/project/Projects/in dex.cfm?fuseaction=search.dspPage&n_proj_id=2471.
- Oro, D. 2003. Managing seabird metapopulations in the Mediterranean: constraints and challenges. *Scientia Marina* 67:13–22.
- Oro, D., E. Cam, R. Pradel, and A. Martínez-Abrán. 2004. Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird.

- Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 271:387–396.
- Oro, D., A. Margalida, M. Carrete, R. Heredia, and J. A. Donázar. 2008. Testing the goodness of supplementary feeding to enhance population viability in an endangered vulture. *PloS one* 3:e4084.
- Oro, D., and A. Martínez-Abrán. 2007. Deconstructing myths on large gulls and their impact on threatened sympatric waterbirds. *Animal Conservation* 10:117–126.
- Ortega, E., S. Mañosa, A. Margalida, R. Sánchez, J. Oria, and L. M. González. 2009. A demographic description of the recovery of the Vulnerable Spanish imperial eagle *Aquila adalberti*. *Oryx* 43:113.
- Peakall, D. B. 1993. DDE-induced eggshell thinning: an environmental detective story. *Environmental Reviews* 1:13–20.
- Pech, R., G. M. Hood, J. McIlroy, and G. Saunders. 1997. Can foxes be controlled by reducing their fertility? *Reproduction, Fertility and Development* 9:41–50.
- Peery, M. Z., B. H. Becker, and S. R. Beissinger. 2006. Combining demographic and count-based approaches to identify source-sink dynamics of a threatened seabird. *Ecological Applications* 16:1516–1528.
- Péron, G. 2013. Compensation and additivity of anthropogenic mortality: life-history effects and review of methods. *Journal of Animal Ecology* 82:408–417.
- Péron, G., P.-A. Crochet, P. F. Doherty, and J.-D. Lebreton. 2010. Studying dispersal at the landscape scale: efficient combination of population surveys and capture–recapture data. *Ecology* 91:3365–3375.
- Péron, G., and D. N. Koons. 2012. Integrated modeling of communities: Parasitism, competition, and demographic synchrony in sympatric ducks. *Ecology* 93:2456–2464.
- Péron, G., C. A. Nicolai, and D. N. Koons. 2012. Demographic response to perturbations: the role of compensatory density dependence in a North American duck under variable harvest regulations and changing habitat. *Journal of Animal Ecology* 81:960–9.
- Pettorelli, N., J. O. Vik, A. Mysterud, J.-M. Gaillard, C. J. Tucker, and N. C. Stenseth. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution* 20:503–10.
- Pietri, D. M., G. G. Gurney, N. Benitez-Vina, A. Kuklok, S. M. Maxwell, L. Whiting, M. a Vina, and L. D. Jenkins. 2013. Practical recommendations to help students bridge the research-implementation gap and promote conservation. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology* 27:958–67.
- Pils, C. M., and M. A. Martin. 1978. Population dynamics, predator-prey relationships and management of the red fox in Wisconsin. Pages 1–56. Wisconsin Department of Natural Resources Technical Bulletin.
- Piper, S. 2005. Supplementary feeding programmes: how necessary are they for the maintenance of numerous and healthy vulture populations. Pages 41–50 *Conservation and Management of Vulture Populations*. Thessaloniki, Greece.
- Piper, S. E., A. F. Boshoff, and H. A. Scott. 1999. Modelling survival rates in the Cape Griffon Gyps coprotheres, with emphasis on the effects of supplementary feeding. *Bird Study* 46:S230–S238.
- Van de Pol, M., and S. Verhulst. 2006. Age-dependent traits: a new statistical model to separate within and between individual effects. *The American Naturalist* 167:766–773.
- Pradel, R. 1996. Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics* 52:703–709.
- Primack, R. B., F. Sarrazin, and J. Lecomte. 2012. *Biologie de la conservation*. Page 359. Dunod.
- Prugh, L. R., C. J. Stoner, C. W. Epps, W. T. Bean, W. J. Ripple, A. S. Laliberte, and J. S. Brashares. 2009. The Rise of the Mesopredator. *BioScience* 59:779–791.
- Pulliam, R. H. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 132:652–661.
- Pullin, A. S., and T. M. Knight. 2001. Effectiveness in Conservation Practice: Pointers from Medicine and Public Health. *Conservation Biology* 15:50–54.
- Pullin, A. S., and T. M. Knight. 2009. Doing more good than harm – Building an evidence-base for conservation and environmental management. *Biological Conservation* 142:931–934.
- Pullin, A. S., T. M. Knight, D. A. Stone, and K. Charman. 2004. Do conservation managers use scientific evidence to support their decision-making? *Biological Conservation* 119:245–252.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, ISBN 3-900051-07-0, Vienna, Austria.
- Ramade, F. 2012. *Eléments d'Ecologie appliquée*. Page 904. 7ème édition. Dunod.
- Real, J., and S. Mañosa. 1997. Demography and conservation of Western European Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* populations. *Biological Conservation* 79:59–66.
- Reid, J. M., E. M. Bignal, S. Bignal, D. I. McCracken, and P. Monaghan. 2003. Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: patterns and processes in a natural population. *Journal of Animal Ecology* 72:765–776.
- Reynolds, J. C., S. M. Richardson, B. J. E. Rodgers, and O. R. Rodgers. 2013. Effective control of non-native American mink by strategic trapping in a river

- catchment in mainland Britain. *Journal of Wildlife Management* 77:545–554.
- Reynolds, T., R. King, J. Harwood, M. Frederiksen, M. Harris, and S. Wanless. 2009. Integrated data analysis in the presence of emigration and mark loss. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 14:411–431.
- Robb, G. N., R. A. McDonald, D. E. Chamberlain, and S. Bearhop. 2008. Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:476–484.
- Robbins, M. M., M. Gray, K. a Fawcett, F. B. Nutter, P. Uwingeli, I. Mburanumwe, E. Kagoda, A. Basabose, T. S. Stoinski, M. R. Cranfield, J. Byamukama, L. H. Spelman, and A. M. Robbins. 2011. Extreme conservation leads to recovery of the Virunga mountain gorillas. *PloS one* 6:e19788.
- Robertson, H. A., J. R. Hay, E. K. Saul, and G. V McCormack. 1994. Recovery of the Kakerori: An Endangered Forest Bird of the Cook Islands. *Conservation Biology* 8:1078–1086.
- Robinson, H. S., R. B. Wielgus, H. S. Cooley, and S. W. Cooley. 2008. Sink populations in carnivore management: cougar demography and immigration in a hunted population. *Ecological Applications* 18:1028–1037.
- Rochette, S., O. Le Pape, J. Vigneau, and E. Rivot. 2013. A Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. *Ecological Applications* 23:1659–1676.
- Roux, D. J., K. H. Rogers, H. C. Biggs, P. J. Ashton, and A. Sergeant. 2006. Bridging the science-management divide: Moving from unidirectional knowledge transfer to knowledge interfacing and sharing. *Ecology and Society* 11.
- Royle, J. A. 2004. N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics* 60:108–115.
- Ruette, S., and M. Albaret. 2011. Reproduction of the red fox *Vulpes vulpes* in western France: does staining improve estimation of litter size from placental scar counts? *European Journal of Wildlife Research* 57:555–564.
- Ruette, S., N. Lieury, M. Albaret, J.-P. Arnauduc, and S. Devillard. 2015. Évolution des populations de renards en France: Analyse des suivis réalisés par comptages nocturnes (2004-2013). *Faune sauvage* 306:37–42.
- Ruette, S., P. Stahl, and M. Albaret. 2003. Applying distance-sampling methods to spotlight counts of red foxes. *Journal of Applied Ecology* 40:32–43.
- Rushton, S. P., M. D. F. Shirley, D. W. Macdonald, and J. C. Reynolds. 2006. Effects of culling fox populations at the landscape scale: a spatially explicit population modeling approach. *Journal of Wildlife Management* 70:1102–1110.
- Saether, B.-E., and O. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81:642–653.
- Salafsky, N., R. Margoluis, and K. Redford. 2001. Adaptive Management: A tool for conservation practitioners. Washington, D.C.
- Salafsky, N., R. Margoluis, K. H. Redford, and J. G. Robinson. 2002. Improving the Practice of Conservation: a Conceptual Framework and Research Agenda for Conservation Science. *Conservation Biology* 16:1469–1479.
- Sanz-Aguilar, A., A. Martínez-Abráin, G. Tavecchia, E. Minguez, and D. Oro. 2009. Evidence-based culling of a facultative predator: Efficacy and efficiency components. *Biological Conservation* 142:424–431.
- Sanz-Aguilar, A., J. A. Sánchez-Zapata, M. Carrete, J. R. Benítez, E. Ávila, R. Arenas, and J. A. Donázar. 2015. Action on multiple fronts, illegal poisoning and wind farm planning, is required to reverse the decline of the Egyptian vulture in southern Spain. *Biological Conservation* 187:10–18.
- Sarrazin, F., C. Bagnolini, J. L. Pinna, and E. Danchinl. 1994. Breeding biology during establishment of a reintroduced Griffon Vulture *Gyps fulvus* population. *Ibis* 138:315–325.
- Sarrazin, F., and R. Barbault. 1996. Reintroduction: Challenges and lessons for basic ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 11:474–478.
- Saunders, G., J. McIlroy, B. Kay, E. Gifford, M. Berghout, and R. Van De Ven. 2002. Demography of foxes in central-western New South Wales, Australia. *Mammalia* 66:247.
- Saunders, G. R., M. N. Gentle, and C. R. Dickman. 2010. The impacts and management of foxes *Vulpes vulpes* in Australia. *Mammal Review* 40:181–211.
- Schaub, M., and F. Abadi. 2011. Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *Journal of Ornithology* 152:227–237.
- Schaub, M., A. Aebscher, O. Gimenez, S. Berger, and R. Arlettaz. 2010. Massive immigration balances high anthropogenic mortality in a stable eagle owl population: Lessons for conservation. *Biological Conservation* 143:1911–1918.
- Schaub, M., and D. Fletcher. 2015. Estimating immigration using a Bayesian integrated population model: choice of parametrization and priors. *Environmental and Ecological Statistics*:1–15.
- Schaub, M., O. Gimenez, A. Sierro, and R. Arlettaz. 2007. Use of Integrated Modeling to Enhance Estimates of Population Dynamics Obtained from Limited Data. *Conservation Biology* 21:945–955.
- Schaub, M., H. Jakober, and W. Stauber. 2013. Strong contribution of immigration to local population regulation: Evidence from a migratory passerine. *Ecology* 94:1828–1838.

Références

- Schaub, M., and J. Lebreton. 2004. Testing the additive versus the compensatory hypothesis of mortality from ring recovery data using a random effects model. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:73–85.
- Schaub, M., T. Reichlin, F. Abadi, M. Kéry, L. Jenni, and R. Arlettaz. 2012. The demographic drivers of local population dynamics in two rare migratory birds. *Oecologia* 168:97–108.
- Schaub, M., B. Ullrich, G. Knötzsch, P. Albrecht, and C. Meisser. 2006. Local population dynamics and the impact of scale and isolation: A study on different little owl populations. *Oikos* 115:389–400.
- Scher, O., and P. Boudarel. 2014. L'aigle de Bonelli , seigneur de la Méditerranée. *Le courrier de la Nature* 285:34–41.
- Scher, O., and M. Lecacheur. 2011. La conservation de l'Aigle de Bonelli. Page 144 Actes du colloque international, 28 et 29 janvier 2010. CEN LR, CEEP, CORA FS & DREAL LR.
- Servanty, S., R. Choquet, E. Baubet, S. Brandt, J.-M. Gaillard, M. Schaub, C. Toigo, J.-D. Lebreton, M. Buoro, and O. Gimenez. 2010. Assessing whether mortality is additive using marked animals: a Bayesian state-space modeling approach. *Ecology* 91:1916–23.
- Servanty, S., J.-M. Gaillard, F. Ronchi, S. Focardi, É. Baubet, and O. Gimenez. 2011. Influence of harvesting pressure on demographic tactics: implications for wildlife management. *Journal of Applied Ecology* 48:835–843.
- Shea, K. 1998. Management of populations in conservation, harvesting and control.
- Sinclair, A. R. E., J. M. Fryxell, and G. Caughley. 2006. Wildlife ecology, conservation and management. Second. Blackwell Publishing.
- Skalski, J. R., R. L. Townsend, and B. A. Gilbert. 2007. Calibrating Statistical Population Reconstruction Models Using Catch-Effort and Index Data. *The Journal of Wildlife Management* 71:1309–1316.
- Skalski, J., K. Ryding, and J. Millspaugh. 2005. Wildlife demography: analysis of sex, age, and count data. Elsevier-Academic Press, San Diego, California, USA.
- Smith, R., A. Pullin, G. Stewart, and W. Sutherland. 2010. Is predator control and effective strategy for enhancing bird populations? CEE review 08-001 (SR38).
- Spinks, A. C., J. U. M. Jarvis, and N. C. Bennett. 2000. Comparative patterns of philopatry and dispersal in two common mole-rat populations: implications for the evolution of mole-rat sociality. *Journal of Animal Ecology* 69:224–234.
- Stahl, P. 1990. Suivi de l'abondance d'une population de renards (*Vulpes vulpes*) par comptages nocturnes: évaluation de la méthode. *Gibier Faune Sauvage* 7:293–309.
- Stamps, J. 1988. Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *The American Naturalist* 131:329–347.
- Stamps, J. 2001. Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. Pages 230–242 in J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt, and J. Nichols, editors. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Stem, C., R. Margoluis, N. Salafsky, and M. Brown. 2005. Monitoring and Evaluation in Conservation: a Review of Trends and Approaches. *Conservation Biology* 19:295–309.
- Stewart, G. B., C. F. Coles, and A. S. Pullin. 2005. Applying evidence-based practice in conservation management: Lessons from the first systematic review and dissemination projects. *Biological Conservation* 126:270–278.
- Sturtz, S., U. Ligges, and A. Gelman. 2005. R2WinBUGS: a package for running WinBUGS from R. *Journal for Statistical Software* 12:1–16.
- Sunderland, T., J. Sunderland-Groves, P. Shanley, and B. Campbell. 2009. Bridging the Gap: How Can Information Access and Exchange Between Conservation Biologists and Field Practitioners be Improved for Better Conservation Outcomes? *Biotropica* 41:549–554.
- Sutherland, W. J., et al. 2014. Solution scanning as a key policy tool: Identifying management interventions to help maintain and enhance regulating ecosystem services. *Ecology and Society* 19.
- Sutherland, W. J., A. S. Pullin, P. M. Dolman, and T. M. Knight. 2004. The need for evidence-based conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 19:305–308.
- Szostek, K. L., M. Schaub, and P. H. Becker. 2014. Immigrants are attracted by local pre-breeders and recruits in a seabird colony. *Journal of Animal Ecology*:1–10.
- Szulkin, M., and B. C. Sheldon. 2008. Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:703–711.
- Tauler, H., J. Real, A. Hernández-Matías, P. Aymerich, J. Baucells, C. Martorell, and J. Santandreu. 2015. Identifying key demographic parameters for the viability of a growing population of the endangered Egyptian Vulture *Neophron percnopterus*. *Bird Conservation International*:1–14.
- Tavecchia, G., J. Adrover, A. M. Navarro, and R. Pradel. 2012. Modelling mortality causes in longitudinal data in the presence of tag loss: application to raptor poisoning and electrocution. *Journal of Applied Ecology* 49:297–305.
- Teacher, A. G., J. a Thomas, and I. Barnes. 2011. Modern and ancient red fox (*Vulpes vulpes*) in Europe show an unusual lack of geographical and temporal structuring, and differing responses within the

- carnivores to historical climatic change. *BMC evolutionary biology* 11:214.
- Tempel, D. J., M. Z. Peery, and R. J. Gutiérrez. 2014. Using integrated population models to improve conservation monitoring: California spotted owls as a case study. *Ecological Modelling* 289:86–95.
- Tenan, S., J. Adrover, A. Muñoz Navarro, F. Sergio, and G. Tavecchia. 2012. Demographic Consequences of Poison-Related Mortality in a Threatened Bird of Prey. *PLoS ONE* 7:1–11.
- Tenan, S., R. B. O'Hara, I. Hendriks, and G. Tavecchia. 2014. Bayesian model selection: The steepest mountain to climb. *Ecological Modelling* 283:62–69.
- Terrasse, M. 2005. Long term reintroduction projects of griffon Gyps fulvus and black vultures Aegypius monachus in France. Pages 98–109 *Conservation and Management of Vulture Populations*.
- Thomas, L., S. T. Buckland, E. A. Rexstad, J. L. Laake, S. Strindberg, S. L. Hedley, J. R. Bishop, T. A. Marques, and K. P. Burnham. 2010. Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology* 47:5–14.
- Thomas, L., Laake, J.L., Rexstad, E., Strindberg, S., Marques, F.F.C., Buckland, S.T., Borchers, D.L., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Burt, M.L., Hedley, S.L., Pollard, J.H., Bishop, J.R.B. and Marques, T. A. 2009. Distance 6.0. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK.
- Thomson, P. C., N. J. Marlow, K. Rose, and N. E. Kok. 2000. The effectiveness of a large-scale baiting campaign and an evaluation of a buffer zone strategy for fox control. *Wildlife Research* 27:465–472.
- Tintó, A., J. Real, and S. Mañosa. 2010. Predicting and Correcting Electrocution of Birds in Mediterranean Areas. *Journal of Wildlife Management* 74:1852–1862.
- Trehella, W., S. Harris, and F. McAllister. 1988. Dispersal distance, home-range size and population density in the red fox (*Vulpes vulpes*): a quantitative analysis. *Journal of Applied Ecology* 25:423–435.
- Trout, R. C., and A. M. Tittensor. 1989. Can predators regulate wild Rabbit *Oryctolagus cuniculus* population density in England and Wales? *Mammal Review* 19:153–173.
- Turgeon, K., and D. L. Kramer. 2012. Compensatory immigration depends on adjacent population size and habitat quality but not on landscape connectivity. *Journal of Animal Ecology* 81:1161–1170.
- Udevitz, M. S., and E. B. Ballachey. 1998. Estimating survival rates with age-structure data. *Journal of Wildlife Management* 62:779–792.
- Udevitz, M. S., and P. J. P. Gogan. 2012. Estimating survival rates with time series of standing age-structure data. *Ecology* 93:726–732.
- Valone, T. J., and J. J. Templeton. 2002. Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 357:1549–1557.
- De Valpine, P., and A. Hastings. 2002. Fitting population models incorporating process noise and observation error. *Ecological Monographs* 72:57–76.
- Véran, S., and J.-D. Lebreton. 2008. The potential of integrated modelling in conservation biology: A case study of the black-footed albatross (*Phoebastria nigripes*). *Canadian Journal of Statistics* 36:85–98.
- Walsh, J. C., L. V Dicks, and W. J. Sutherland. 2014. The Effect of Scientific Evidence on Conservation Practitioners' Management Decisions. *Conservation biology* 29:88–98.
- Walsh, J. C., K. A. Wilson, J. Benshemesh, and H. P. Possingham. 2012. Unexpected outcomes of invasive predator control: the importance of evaluating conservation management actions. *Animal Conservation* 15:319–328.
- Ward, M. P. 2005. The role of immigration in the decline of an isolated migratory bird population. *Conservation Biology* 19:1528–1536.
- Webbon, C. C., P. J. Baker, and S. Harris. 2004. Faecal density counts for monitoring changes in red fox numbers in rural Britain. *Journal of Applied Ecology* 41:768–779.
- Williams, B. K., J. D. Nichols, and M. J. Conroy. 2002. *Analysis and Management of Animal Populations: Modeling, Estimation, and Decision Making*. Academic Press.
- Wilson, A. G., and P. Arcese. 2008. Influential factors for natal dispersal in an avian island metapopulation. *Journal of Avian Biology* 39:341–347.
- Wood, S. 2006. *Generalized additive models: an introduction with R*. CRC Press.
- Yoccoz, N. G., J. D. Nichols, and T. Boulanger. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 16:446–453.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, New York, USA.

Annexes

Article 1 — Relative contribution of local demography and immigration in the recovery of a geographically-isolated population of the endangered Egyptian vulture

Nicolas Lieury^{1,2}, Max Gallardo³, Cécile Ponchon⁴, Aurélien Besnard⁵ & Alexandre Millon^{1†}

1 – Institut Méditerranéen de Biodiversité et d’Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, UMR CNRS IRD Avignon Université, Technopôle Arbois-Méditerranée, Bât. Villemain – BP 80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 04, France

2 – Université de Lyon, F-69000, Lyon ; Université Lyon 1 ; CNRS, UMR5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, F-69622, Villeurbanne, France

3 – Parc Naturel Régional du Luberon, B.P. 122, 84404 Apt Cedex, France

4 – Conservatoire d’espaces naturels Provence-Alpes-Côtes-d’Azur, Maison de la Crau, 2 Place Léon Michaud, F-13310, Saint-Martin de Crau, France

5 – CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

† – Corresponding author email address: alexandre.millon@imbe.fr

Corresponding author phone number: +33 (0)4 42 90 84 74

Running head: Demographic response of Egyptian vulture to supplementary feeding

Keywords: Evidence-based Conservation; Integrated Population Models; Capture-Mark-Recapture; *Neophron percnopterus*; Supplementary feeding; Vulture restaurant;

Published in Biological Conservation

Abstract

In a context of increasing conservation concern and decreasing resources devoted to species management, measuring the effectiveness of actions is critically needed so as to optimise conservation practices. Long-term longitudinal data collected on marked individuals allow assessing the demographic response of a population to conservation actions, while accounting for potential counterfactuals. Here we focused on the recovery of a geographically-isolated population of the endangered Egyptian vulture, following the implementation of vulture restaurants. We investigated the effect of this conservation action on survival rates and ultimately on population dynamics, while accounting for potential variation in environmental conditions, reproduction and immigration. To do so, we combined capture-resighting data, recoveries of dead birds, breeding survey and count of territorial pairs of a 16-yr monitoring in south-eastern France into an integrated population model (IPM). The implementation of vulture restaurants improved the local survival of all age classes by about 10%. This conservation action succeeded in stabilising the local demography of Egyptian vultures, despite a reduction in average fecundity due to compensatory density feedback. However, the observed increase in population size cannot be explained without accounting for a sustained immigration. Throughout the study period indeed, about two thirds of the new recruits into the territorial population were immigrants. Our study highlights the benefit of vulture restaurants for rescuing Egyptian vulture populations from food limitation induced by major changes in habitat and sanitary legislation. We also point out the importance of estimating immigration for understanding population dynamics and that large-scale monitoring and internationally-concerted conservation should be promoted.

Introduction

An important amount of human and financial resources is currently spent for a growing number of conservation actions aiming at stopping the decline of species worldwide (Ferraro and Pattanayak 2006). The effectiveness of conservation action needs to be carefully evaluated so as to ensure that the targeted species or population are actually benefiting from the conducted actions and that the dedicated resources are therefore appropriately spent. Such evaluations are also critically needed to develop evidence-based conservation strategies (Sutherland et al. 2004). Yet, they remain relatively rare and conservation actions continue to be applied using subjective criteria. Consequently, some actions are widely used since considered undoubtedly effective while their benefit had never been properly measured (Sutherland et al. 2004, Margoluis et al. 2009).

Supplementary feeding stations for scavenger populations (hereafter vulture restaurants) is a typical example of such actions widely used without robust evaluation (Piper 2005). It consists in dispatching

carcasses of livestock over vulture foraging areas in order to limit the decrease of food supply induced by pastoralism decline and sanitary regulation. These actions are also supposed to facilitate the recolonization of abandoned areas and to provide safe food sources where carcasses are baited or treated with veterinary drugs (Oro et al. 2008, Cortés-Avizanda et al. 2010). Unfortunately, there is still little information upon which to base the design of the vulture restaurants in order to maximize their positive effects (Grande 2006, Cortés-Avizanda et al. 2010).

To build evidence in animal conservation, an usual method consists in measuring the population response to a given action in terms of population size (Margoluis et al. 2009). However, such counts may suffer from detection bias and uncertainty is rarely appropriately accounted for. Moreover, such a phenomenological approach prevents the identification of the underlying processes, therefore reducing the scope for detecting potential counterfactuals (Ferraro and Pattanayak 2006). The demographic approach is considered as a powerful alternative in evaluating conservation action effectiveness. Based on longitudinal surveys of marked animals allowing the estimation of key demographic parameters, the demographic approach identifies the relative contribution of local fecundity- and survival-related traits to the population response (Frederiksen et al. 2014).

Its use in evaluating conservation is however questioned by the spatial scale at which endangered populations exchange individuals. Indeed, survival and reproduction are usually estimated from local monitoring assuming that the focal population is closed or that emigration equilibrates immigration. However, there is recent easing evidence on the crucial role of immigration in rescuing endangered populations, which are intrinsically declining despite an apparent stability (Schaub et al. 2010, 2012, Brown and Collopy 2012, Tempel et al. 2014). Thus, the issue of the spatial scale at which conservation actions are evaluated is the issue of the scale at which conservation program are developed.

Concerning vulture restaurants, quantitative analyses of their effects on demographic parameters remain rare and contradictory. In some contexts, supplementary feeding seem to have enhanced the survival of immature bird only (+ 60% for juvenile Cape griffons, Piper et al. 1999; +20% for pre-adult Bearded vultures, Oro et al. 2008). On the contrary, they appeared ineffective in reducing griffon vultures mortality by poisoning in Spain (Martínez-Abráin et al. 2012b). Concerning reproductive performances, territorial pairs of Egyptian vultures near restaurants appeared more productive (Liberatori and Penteriani 2001, Grande 2006) while productivity decreased in a bearded vulture population due to a compensatory feedback (Carrete et al. 2006). These heterogeneous conclusions imply that the effects of supplementary feeding still need to be evaluated in different species and ecological contexts. Moreover, the importance of immigration in the contribution of population dynamics

under conservation programs has been overlooked in vulture species, mainly because their distribution range has been fragmented following population decline (but see Hernández-Matías et al. 2013).

In this study, we aim at assessing the impact of vulture restaurants implanted to rescue a small population of Egyptian vultures *Neophron percnopterus* in south-eastern France (≤ 30 pairs) after a strong decline from a hundred pairs in 1900. Since a recovery in population size was observed following the implementation of vulture restaurants (Figure 1), they have been supposed as effective. Yet, the improvement could have arisen for other confounding factors than the local actions, e.g. improved conditions on wintering grounds through climate and primary productivity change (Grande et al. 2009). Furthermore, as many species of large raptors, the Egyptian vulture have undergone dramatic reduction and fragmentation of their range, leading to geographically isolated populations. The French population we studied is isolated from other known Spanish populations at the northern limit of the species distribution range. Nonetheless, some resightings of vultures ringed in Spain and recruited in south-eastern France suggests demographic exchanges between populations. Moreover, a regular immigration is likely to have promoted the recent recovery of the Catalan population (Tauler et al. 2015). In such context, an important immigration rate from Spanish neighbourhood could have hidden a declining local dynamics in south-eastern France behind an apparent stability (e.g. Schaub et al. 2010). It also could have reinforced the recovery of the population from a stable local dynamics otherwise.

Our objective was therefore to unravel the demographic processes at work in the response of this Egyptian vulture population following the implementation of vulture restaurants. To do so, we combined multiple sources of data, i.e. Capture-Mark-Resighting, recovery of dead individuals, count and fecundity survey of occupied territories from a 16-year monitoring encompassing the conservation program into a single integrated population model (IPM; Schaub and Abadi 2011). We parameterized our IPM using existing knowledge on Egyptian vulture life histories (Grande et al. 2009, Cortés-Avizanda et al. 2009), so as to quantify the relative contribution of survival, reproduction and immigration in the recent observed recovery and to assess to what extent these demographic parameters were influenced by the onset of supplementary feeding.

Methods

Egyptian vultures in south-eastern France

The Egyptian vulture is a medium-sized and long-lived raptor characterized by a late onset of reproduction and a high elasticity of population growth rate to adult survival (Grande et al. 2009, García-Ripollés and López-López 2011). French Egyptian vultures migrate in a sub-Saharan region between Mauritania and Senegal (Meyburg et al. 2004). Fledglings pass their first summer in Africa before initiating the seasonal migration after 2-3 years old (Grande et al. 2009). There is a high variability in the age at which vultures acquire

a territory (i.e. recruit, from 3 to 11 years old) but most of them recruit at around 6 years old (Grande 2006). Birds are called floaters before recruitment. Once territorials, they are mostly faithful to their breeding site. Breeding pairs can raise one sometimes two fledgling per year (Cortés-Avizanda et al. 2009). Survival rates are known to strongly increase with age and territorial status (Grande et al. 2009).

The species has been recently listed among the 100 most worldwide threatened birds (30th rank in the EDGE list of the Zoological Society of London; www.edgeofexistence.org). In Europe, population decline has been putatively attributed to mortality induced by poisoning and electrocution (García-Ripollés and López-López 2011) and to the decline in pastoralism and sanitary regulations that have reduced the availability of carcasses in the wild (Margalida et al. 2010, Martínez-Abraín et al. 2012b). The south-eastern French population of Egyptian vultures suffered from a strong decline of both the number of territorial pairs (from ~100 in 1900 to 12 in 2000, Orabi 2008) and breeding range. It is situated on either sides of the Rhone valley (Map in Supporting Information Appendix A), occupying open habitats such as scrubland and limestone hills with cliffs for nesting. It now appears geographically isolated from the nearest ensemble of breeding areas, the French Pyrenees (72 territorial pairs in 2012), by the unsuitable Aude and Garonne valleys (Appendix A). Between 2003 and 2008, the south-eastern French population benefited from a European LIFE Nature program (LIFE03 NAT/F/000103). The main conservation action consisted in the implementation of vulture restaurants. Vulture restaurants are small open fenced places weekly supplied by butchery offal or sheep carcasses mostly in spring. They are widely used in Mediterranean countries for the conservation of vulture species: griffon *Gyps fulvus*, cinereous *Aegypius monachus*, bearded *Gypaetus barbatus* and Egyptian vultures *Neophron percnopterus* (Cortés-Avizanda et al. 2010). In south-eastern France, the first restaurant was set up in 1999 and the LIFE program enabled to progressively increase their number until more than 50 today (Fig. 1), spread according known current and historical breeding areas. At the same time, the number of territorial pairs increased from 12 territorial pairs in 2000 to 21 in 2012, suggesting a positive impact of vulture restaurants on population dynamics.

In order to properly assess this impact, a systematic breeding survey started in 1997. Each spring, known territorial pairs were monitored and a survey of the entire zone allowed the detection of new ones. We defined this count of territorial pairs as population size. Repeated visits at known breeding sites from mating to fledge enable to record the number of fledgling produced per pair, hereafter fecundity. Capture-Resighting (CR) data were collected from 1997 to 2012. During this period, 151 chicks born in the population have been ringed at the nest before fledging with a conventional metal ring. They were also fitted with three plastic coloured rings, whose combination can be read using a telescope at a distance up to 200m.

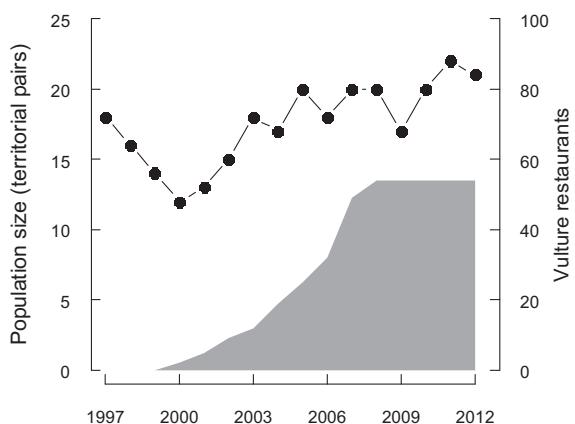


Fig. 1: Variation of the observed population size between 1997 and 2012, measured in number of territorial pairs (black dots). The progressive implementation of vulture restaurants is represented by the grey polygon.

Resighting data (171 events from 66 individuals) consist in resightings across the study area which was intensively monitored by different organization, and recoveries of dead birds ($n = 9$). Among resightings, 11 individuals were identified despite the loss of one of their rings (metal ring identification, unique combination of two rings, known territorial birds) but the probability of having resighted them might have been different. Since no data could have been obtain concerning birds having emigrated towards the Pyrenees or Spain, the analysis of the Capture-Resighting data only estimated local survival (i.e. the combination of true survival and permanent emigration).

Demographic modelling and IPM

Our approach consisted in integrating all available information sources in a single modelling framework so-called Integrated Population Model (IPM; Besbeas et al. 2002, Schaub and Abadi 2011). Our IPM is composed by a Multi-State Capture-Recapture model (MSCR) that estimates local survival, a Fecundity model that estimate fecundity variation, and a Matrix Population model (MPM) that projects vulture population dynamics (Fig. B.1.1 in Appendix B). We used a demographic approach that investigates the influence of vulture restaurants on local survival (using MSCR) and its consequence on the population dynamics (using MPM). We chose to build a single IPM structure (Hilborn and Mangel 1997), parameterized according the available scientific evidence on Egyptian vulture demography (Grande et al. 2009, Cortés-Avizanda et al. 2009, García-Ripollés and López-López 2011) and testing for an effect of vulture restaurants.

Local survival probabilities were estimated using CR data with a multi-state approach allowing combining data from resighting of live individuals and recoveries of dead birds (Lebreton et al. 2009). The recent development of these models also enable to model simultaneously the probabilities of survival, recruitment and ring loss (Tavecchia et al. 2012). The modelling of ring loss is especially important here since vultures species are known to lose their colour ring (Le

Gouar et al. 2008; Grande et al. 2009) inducing a negative bias in survival estimates. The multi-state approach consists in decomposing CR histories in a succession of state and their associated observation (Lebreton et al. 2009). In our case, vultures at a given year could have been in one of these 9 states: fledgling, floater with one, two or all ring, territorials with one, two or all ring, recently dead and recovered, long dead. These vultures could have been observed as fledgling, floater with one, two or all ring, territorials with one, two or all ring, recently dead and recovered, dead and not recovered or not observed at all. From one year to another, the individual could have moved from one state to another according to transition probabilities describing the survival, the recruitment in the territorial population, ring loss, and recovery following death. Then, for each individual at a given year, the relationship between the state and its observation depended on the resighting probability at a given state (see the state-transition and the observation matrix in Appendix B.1). We parameterized the time-invariant survival and resighting probabilities with no difference between sexes (Grande et al. 2009). Survival and resighting depend on the age and the status (floater or territorial) of an individual. The resighting probability varies according to three age classes for floaters (age 1, age 2, age 3+) and a single class for territorials (Grande et al. 2009). We checked if the resighting probability of floaters (only the class of age 3+ to have enough data) did not linearly increase during the monitoring due to the implementation of vulture restaurants, where camera-traps were installed to identify ringed individuals. We also wondered whether ring loss could have limited the detection and identification of ringed birds by estimating the resighting probability of floaters (only the class of age 3+) and territorials having lost at least one ring compared to birds having all their rings. The local probability to survive until age i varies according to four classes for floaters (age 1-2, age 3-4, age 5, age 6+) and a single class for territorials (Grande et al. 2009). Since estimation of the variation in the probability of becoming territorial was not available, we assumed that it varied according to age classes (same categorisation as for survival) but remained constant through time. This probability was fixed at 0 for age 1-2, recruitment at this age having never been observed in our studied population.

Our aim was to test for a positive linear relationship between local survival rates and the number of vulture restaurants implemented during the survey. We fitted an additive relationship similar in both floater and territorial birds (Appendix B.1). Furthermore, uncontrolled environmental variation could have caused the improvement of survival whatever conservation actions and represented potential confounding factor in the estimation of the impact of vulture restaurants. Such effect of environmental variation on survival was found at both breeding and wintering grounds (Grande et al. 2009). Following the previous evidence, we accounted for a potential influence (on both floater and territorial survival) of the variation of resource availability in their wintering ground due to climate variation, using annual values of primary production measured by the

Normalized Difference Vegetation Index as a proxy (see appendix C for details on NDVI extraction). We assumed that the implementation of vulture restaurants outweighed the variation of resource availability in the breeding area.

We estimated the annual variation in average fecundity using a Poisson model linking the number of fledgling produced each year to the number of territorial pairs (Kéry and Schaub 2011). In addition, we tested a linear compensatory density-feedback of population size on fecundity, as it is frequently observed in long-lived raptors and sometimes favoured by vulture restaurants (Carrete et al. 2006, García-Ripollés and López-López 2011).

We built a matrix population model (post-breeding census) including six different stages (Fig. B.1.1.; Caswell 2001). This MPM was female-based, assuming an even sex-ratio and similar demographic rate between sexes (Grande et al. 2006). We defined a compartment of floaters with five stages for age 1 to age 5, and a sixth stage including territorial birds of any age. The transitions incorporated demographic stochasticity by sampling survival using a binomial distribution and fecundity using a Poisson distribution. However, we did not model random annual variation around parameters to limit model complexity. We used this MPM with demographic rates estimated by the MSCR and Fecundity model to project the asymptotic population growth rate in different management situations (before/after the implementation of vulture restaurants, with/without a density feedback on fecundity). Finally, the population size projected by the MPM was compared to the annual count of territorial pairs under a Poisson distribution. The potential mismatch between count predictions and observations was used in the integrated population model to estimate the number of immigrants recruited each year as territorials (Szostek et al. 2014). The IPM estimated an average immigration rate with random annual variation. This immigration rate is defined as the number of female immigrants newly territorial in year $t+1$ per number of territorial females in year t (Abadi et al. 2010b). We also tested for a positive linear relationship between the immigration rate and the number of vulture restaurant, which could potentially have attracted dispersers.

We used a Bayesian framework to analyse the IPM, combining the joint likelihood with prior probability distributions to obtain posterior distributions of the target parameters (see Appendix B for more details). We first specified informative priors chosen from literature for demographic rates to help convergence and then checked the sensitivity of each parameter by changing for uninformative priors. The priors of the covariates effects on vital rates were uninformative but centred on 0. These effects were considered significant when the 95% of their posterior distribution did not overlap zero (Grosbois et al. 2008). We applied Markov Chain Monte Carlo (MCMC) methods to simulate observations from the posterior distributions with software WinBUGS (Lunn et al. 2000) that was run from R with package R2WinBUGS (Sturtz et al. 2005). We specified a burn-in of 50 000 and simulated 100 000 samples that were thinned by a factor of 10 and ran 2

chains with different starting values. Inference was therefore obtained from 5000 samples of posterior distributions. Convergence of the Markov chains was satisfactory in each case ($\hat{R} < 1.05$). Models and associated BUGS code are detailed in supplementary materials (Appendix B.1 & B.2).

Results

The impact of vulture restaurants on local survival and fecundity

We found that vulture local survival increased with the number of restaurant implemented in the study area, irrespective of their age (Fig.2). Both floater and territorial vultures benefited from an about 11% improvement of their survival between 1997 and 2012 (Table 1). This main result was robust to the detection of an expected improvement of the resighting probability of floater birds during the survey period, due to the progressive implementation of camera trap at restaurants (Table 1). Moreover, it accounted for changes in resource availability at wintering ground due to climate variation, using NDVI as a proxy. High NDVI indicated high primary productivity. Therefore, winters characterised by high NDVI values were rainy. The survival of floaters was significantly lower during rainy winters (Figure 3). However, we found no such effect on the survival of territorial birds (Table 1).

On the opposite, the number of fledgling raised by the population did not increase following the implementation of vulture restaurants (Figure 3). Indeed, we found a compensatory density feedback negatively affecting average female fecundity (Table 1).

All significant effects highlighted by our model were identifiable and insensitive to change in prior distribution (Appendix B.3).

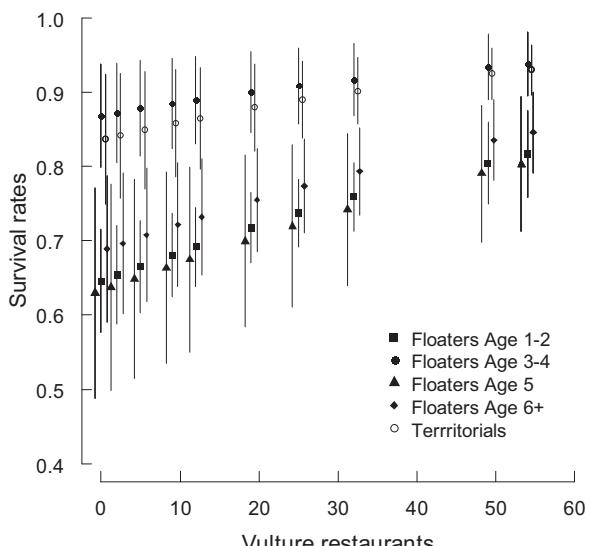


Fig. 2: Effect of vulture restaurants on class-specific survival rates. These are predictions of the relationships estimated by the integrated population model, with associated standard deviation. Points are moved on the X axis to improve visibility. See Table 1 and Appendix B.1 for more details on formulation and parametrisation of relationships.

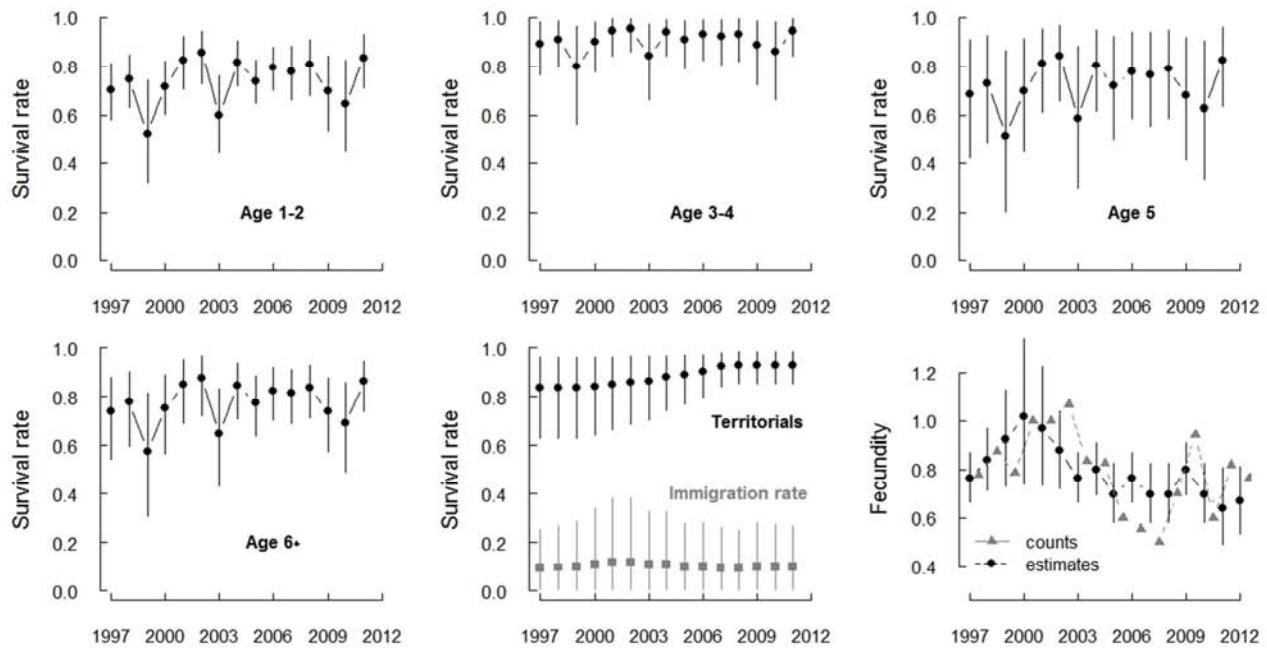


Fig. 3: Annual variations of the demographic rates (survival, fecundity and immigration, estimated with 95% CI) of the Egyptian vulture population. The estimation of floater survival (until age 1-2, age 3-4, age 5, age 6 and more) depended on variation in NDVI values at wintering grounds and on the progressive implementation of vulture restaurants. The survival of territorial birds only increased with the number of vulture restaurants. The immigration rate (in grey square) randomly varied around 9%. The variation of fecundity is negative density-dependent. Estimates of the Fecundity model are in black and compared to the annual measure in grey triangle.

Table 1: Parameter estimation (mean, SD and quartiles) from the integrated population model of Egyptian vultures in south-eastern France. Transition probabilities used in the IPM are separated from the coefficient of the potential effects acting on them. Remote-sensed and yearly averaged Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) is used as a proxy of primary productivity in wintering grounds.

Notation	Parameter	Mean	SD	2.50%	97.50%
<i>Probabilities</i>					
S_{12}	Survival of floaters until age 1 and 2	0.742	0.046	0.652	0.830
S_{34}	Survival of floaters until age 3 and 4	0.910	0.051	0.793	0.986
S_5	Survival of floaters until age 5	0.724	0.107	0.508	0.923
S_{6+}	Survival of floaters until age 6 and more	0.778	0.062	0.645	0.888
S_T	Survival of territorials of all ages	0.893	0.050	0.775	0.970
p_1	Resighting of floaters of age 1	0.026	0.015	0.005	0.062
p_2	Resighting of floaters of age 2	0.152	0.042	0.081	0.243
p_{3+}	Resighting of floaters of age 3 and more	0.325	0.045	0.241	0.417
p_T	Resighting of all territorials	0.965	0.032	0.883	0.999
α_{34}	Recruitment at age 3 and 4	0.024	0.014	0.005	0.058
α_5	Recruitment at age 5	0.124	0.054	0.040	0.248
α_{6+}	Recruitment at age 6 and more	0.199	0.056	0.103	0.320
r	Recovery of recently dead birds	0.087	0.027	0.043	0.146
L	Annual loss of one ring	0.068	0.016	0.042	0.103
p_{LF}	Resighting of floaters having lost a ring	0.232	0.099	0.088	0.467
p_{LT}	Resighting of territorials having lost a ring	0.938	0.056	0.792	0.998
<i>Coefficient</i>					
p_{time}	Temporal increase of floater resighting	0.082	0.051	-0.012	0.182
$NDVI_F$	NDVI variations on floater survival	-0.126	0.054	-0.233	-0.020
$NDVI_T$	NDVI variations on territorial survival	0.011	0.014	-0.162	0.410
$Food$	Vulture restaurants on survival	0.016	0.007	0.002	0.031
Fec	Average number of fledgling per pair	0.777	0.053	0.676	0.884
$DDFec$	Density feedback on fecundity	-0.046	0.024	-0.093	0.001
Im	Immigration rate	0.089	0.050	0.012	0.200
$ImFood$	Vulture restaurants on immigration	-0.008	0.049	-0.104	0.085
λ_{IPM}	Population growth rate	1.015	0.010	0.995	1.036

Vulture dynamics and the contribution of immigration

The French population of Egyptian vulture shifted from a strongly declining to an almost stable local dynamics ($\lambda_{1997-2003} = 0.927$ [95%CI: 0.870-0.988] vs. $\lambda_{2003-2012} = 1.008$ [0.971-1.025]; Fig. 4). Concurrently, local survival was progressively improved by the conservation plan starting in 2003. When the observed increase in territorial survival rates was modelled on the population dynamics projected with local demographic parameters estimated in 2000 (population size at the beginning of restaurant implementations) and kept constant, the projected growth rate increased from 0.945 to 1.005, indicating that conservation actions could have mainly explained the change in population dynamics. Noteworthy, the positive effect of vulture restaurants would have been masked if ring loss (annual probability of 6.8%) had not been accounted for (Table 1, Fig. 4).

Nevertheless, the projection of the local population dynamics did not match with the observed recovery of the population ($\lambda_{1997-2012} = 0.972$ [0.949-0.996] vs. $\lambda_{\text{Obs}} = 1.012$; Fig. 4). The IPM including immigration ($\lambda_{\text{IPM}} = 1.015$ [95%CI: 0.995-1.036]; Fig. 4 and Table 1), estimated that between 1 and 2 female immigrants were recruited annually (1.82 ± 0.21 SD; Table B.3.1), corresponding to an average immigration rate of $9\% \pm 5$ SD (Fig. 3 and Table 1). This estimated number of immigrants exceeded by around 1.75 times the number of local recruits, which appeared to remain low during the survey despite the improvement of survival rates (1.07 ± 0.13 SD; Table B.3.1). This might come from a 33% decrease of average fecundity observed in response to increasing population size. Although fecundity is not an important driver of vulture dynamics (5% of the elasticity of population growth rate instead of 56% for territorial survival), its reduction was enough to have limited the improvement of the local demography (Fig. 4). Concurrently to this improvement, we did not detect an effect of vulture restaurant in having increased this immigration rate (Table 1 and Fig. 3). Consequently, the improvement of local survival by vulture restaurant remained the main driver of the positive shift in the population dynamics.

Discussion

The implementation of vulture restaurants appeared as an effective conservation action for the globally endangered Egyptian vulture. Unravelling the global demography for evaluating the impact of this conservation action, we identified two main processes underpinning the observed recovery of the studied vulture population: 1) the implementation of vulture restaurant improved local survival rates enough to have halted the population decline, and 2) a reinforcement of the dynamics by immigrants recruited in the population. The observed recovery took place whereas the average fecundity substantially decreased due to a compensatory density feedback.

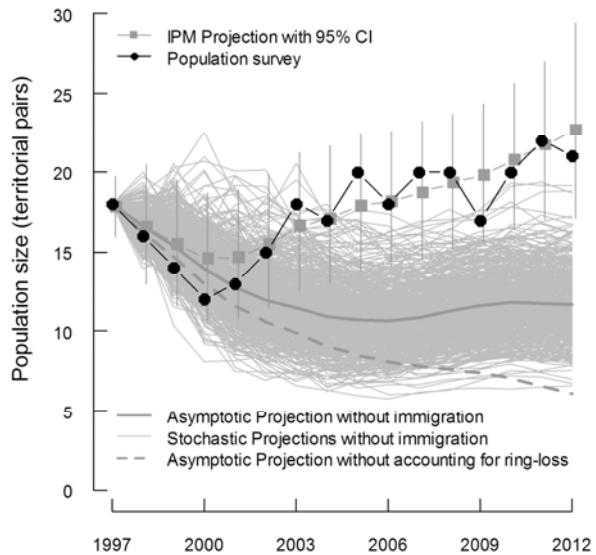


Fig. 4: Projections of the Egyptian vulture population trend compared to the count of territorial pairs monitored between 1997 and 2012. The prediction of the integrated population model (IPM, which accounts for immigration) and its 95% confidence interval match the observed trend of the population size. To compare with a model that does not account for immigration, we drew 500 stochastic projections and the asymptotic projection of the Matrix Population Model (MPM) using local survival estimated by the Multi-State Capture-Resighting model (MSCR for survival) and the annual measure of fecundity. Finally, we added an asymptotic projection of a similar model in which the resightings of birds having lost their ring was referred as not seen in order to mimic a situation where ring loss was not accounting for by any kind of doubled-marking.

The impact of vulture restaurants on Egyptian vulture population dynamics

Although the use of supplementary feeding using vulture restaurants have received considerable attention as a way to preserve species from poisoning and from starvation after sanitary legislation (Margalida et al. 2010, Cortés-Avizanda et al. 2010), few studies analysed their impact on survival rates. A 60% increase in the survival of juvenile Cape griffons was identified after the implementation of vulture restaurants (Piper et al. 1999). An experimental setting confirmed that providing safe food halved the mortality rate of Asian vultures due to veterinary drug poisoning (Gilbert et al. 2007). Finally, supplementary feeding increased pre-adult survival by 20% (Oro et al. 2008) while the closure of restaurants after sanitary legislation reduced the survival of birds irrespective of their age (Margalida et al. 2014). To date, their impact on Egyptian vulture survival has not been directly quantified.

Here, we found that the implementation of supplementary feeding improved vulture local survival whatever the age and territorial status. Local survival of territorial vultures increased by approx. 11 % (from 0.84 to 0.98; Appendix B.3). Given that immigration was

likely to remain constant during the survey period, this survival improvement was entirely responsible for halting the historical decline of the Egyptian vulture population in south-eastern France. This conclusion is in line with the fact that survival of territorial adults is the main driver of the species dynamics, like other long-lived raptors (Oro et al. 2008, Tauler et al. 2015). This first empirical evidence of the benefit of vulture restaurants on the survival of Egyptian vultures confirms the predictions of a previous population viability analysis suggesting that a 10% increase in survival entailed by supplementary feeding would lead to a positive population trend (García-Ripollés and López-López 2011). The increase in local survival can be due to two non-mutually exclusive processes: an improvement in true survival and/or the reduction of permanent emigration. Indeed, the study area might have become more attractive to local birds, therefore reducing their probability to disperse outside the study area, but also to immigrant birds. Indeed, conspecific attraction is an important mechanisms of settlement choice in some birds (Oro et al. 2008, Szostek et al. 2014). Interspecific attraction may also have played a role as the number of griffon vultures in south-eastern France increased throughout the study period following a reintroduction program. Griffon vultures are known to favour the presence of Egyptian vultures by facilitating the detection of carcasses and ensuring their cutting up (Cortés-Avizanda et al. 2010). Nevertheless, the bulk of the Egyptian vulture in Southern France currently breeds in areas without griffon vultures. The effect of vulture restaurant might thus be direct.

Before concluding on this effect, we carefully evaluated potential confounding effects in the identification of conservation benefits. First, trans-Saharan migrating Egyptian vulture are known to be affected by environmental variations in wintering grounds (Grande et al. 2009). Contrary to results from Grande et al. (2009) in Spain, territorial vultures were not affected and the survival of floaters was lower during rainy winters identified by NDVI-measured higher primary productivity in a Sub-Sahara. In the Spanish study, variance induced the potential effects of poisoning and supplementary feeding could have been absorbed by the covariate of winter environmental variations. Our own results may be explained a lower availability of carcasses during rainy winters that reduce the survival of migrant vultures, due to reduced mortality of cattle and wild ungulates. Second, we detected an improvement in resighting probability due to camera traps set up at vulture restaurants. This could have overestimated the effect of supplementary feeding. Third, not accounting for ring loss could have prevented from identifying this effect. We thus call for a systematic double-marking of vultures (Le Gouar et al. 2008) avoiding combination of coloured plastic rings easily lost.

Compensatory density feedback on fecundity:

Contrary to its benefit on survival, the conservation program did not succeed in one of its objectives, i.e. the increase of vulture reproduction. Yet,

a higher fecundity of territorial pairs closed to vulture restaurants had already been shown in this species (Liberatori and Penteriani 2001, Grande 2006). On the contrary, such benefit has not been identified in the griffon and bearded vultures (Carrete et al. 2006, Martínez-Abraín et al. 2012b). Moreover, vulture restaurants can favour compensatory density feedback on fecundity at the population level (Carrete et al. 2006, Ferrer et al. 2014). Here, we detected a similar compensatory density feedback affecting Egyptian vultures following the recovery of the population. Two alternative mechanisms can explain this density feedback: the aggregation of floaters inducing interference (Individual Adjustment Hypothesis) or the colonisation of new low-quality habitats (Heterogeneous Habitat Hypothesis). Intra-specific competition by interference may increase when attracting numbers of floater at a restaurant, which is in fact crucial for a breeding pairs. The spatial distribution of restaurants may also increase the heterogeneity of available habitats. In our case, the density feedback induced a 33% decrease of average fecundity since the minimum population size in 2000 (from 1 to 0.67 averaged fledgling per territorial pairs). We showed how this reduced fecundity buffered the benefit of survival improvement and made fragile the recovered stability of the population. While the benefit on survival encourages the use of vulture restaurants, this second result suggests that their spatial setting may be improved to limit the onset of the compensatory feedback (Cortés-Avizanda et al. 2010). Focusing the food supply on poor quality territory may be a relevant option to be tested in the field after having better understood the local determinant of reproductive success (Ferrer et al. 2014).

The importance of immigration in the dynamic of endangered vulture populations

The projected population trends according to the demographic parameters estimated locally indicated a halt of the historical decline and a stabilisation around a dozen of territorial pairs. This did not match the count of territorial pairs, which progressively increased to reach more than 20 pairs in 2012. The IPM annually estimated about 1.75 immigrants by local recruits, corresponding to an average 9% immigration rate relative to the population size. Overall, our analysis brings us to the conclusion that the studied population was demographically connected with surrounding populations despite its relative geographic isolation at the northern range margin of the species' distribution. We also provided a direct quantification of this connexion from local monitoring data in line with a recent prediction of viability analyses suggesting that the annual immigration of 1 or 2 birds should have partly driven the increase of the Catalan population (Tauler et al. 2015). These results contrast with the general idea that Egyptian Vultures were considered highly philopatric according to CR data (average natal dispersal distance: 36 ± 42 km; range = 0–150 km; n=22; Grande 2006), inducing populations to be modelled as demographically closed in a previous study (García-Ripollés and López-López 2011). However, the

paucity of CR survey in Pyrenees and Iberian Peninsula implied a low detection of long-distance dispersers whereas some birds could disperse among populations, as showed by the increasing proportion of non-ringed birds seen at restaurants and the recent identification of three territorials in our studied population that were birds born and ringed in Spain (M.Gallardo and C.Ponchon, *unpublished data*). Our study innovates by analysing the impact of those few birds dispersing among populations and our finding participate to the growing evidence and the awareness of a crucial role of immigration in shaping the dynamics of endangered population (Schaub et al. 2012, Brown and Collopy 2012, Tempel et al. 2014), especially in long-lived raptors (Schaub et al. 2010, Hernández-Matías et al. 2013, Tauler et al. 2015).

What are the consequences of this awareness in terms of conservation practices? Some populations apparently stable would decline without immigration (Schaub et al. 2010, 2013, Brown and Collopy 2012), which therefore hides existing threats on population from the manager's eyes. In our case, ignoring it may have led to overestimate the program success while improvement could be made. Thus, the fact that immigration supply depends on processes occurring outside of managed areas challenges the idea that conservation could entirely determine population dynamics (Tempel et al. 2014). In our case, conservation will be ineffective if immigration stops because of declining source populations or stronger mortality of dispersing birds (wind farms casualties, poaching...). Yet, emigration could also decrease and partially compensate for a potential immigration break. Investigating the mechanism underlying immigration is therefore needed to adopt adaptive management strategy for responding quickly to new threats (Salafsky et al. 2002). In our study case, the implementation of vulture restaurants could have increased immigration by attracting dispersing birds towards food or mate resources (Oro et al. 2008, Szostek et al. 2014). These recruited immigrants could also have generated the density feedback on fecundity. Testing these hypotheses would confirm the ability of immigration to regulate isolated population via density-feedback (Schaub et al. 2013). Unfortunately, we found no trends in the immigration rate linked to vulture restaurants, although large confidence intervals prevented from robust interpretation of year-to-year variations. Yet, local monitoring data were insufficient to reach a higher level of accuracy to investigate variations in this trait. We therefore call for a shift from local monitoring to broad-scale demographic assessments of mobile species like long-lived raptors or colonial seabirds (Oro 2003, Hernández-Matías et al. 2013).

As a first step, sharing data on CR and fecundity survey will help in quantifying long-distance demographic exchanges and their consequences on each population dynamics using multi-site CR models or IPM (Kéry and Schaub 2012). For instance, the western Europe populations of Bonelli's eagles seems to constitute a dynamical source-sink system, on which conservation action could be prioritized in favour of

source populations (Hernández-Matías et al. 2013). In this study, French Bonelli's eagles isolated at the northern margin of the species distribution range appeared to behave like a sink population fed by an immigration flow from Andalusia. Although being similarly isolated at range-margin, the Egyptian vulture population we studied cannot be considered as a sink population, since its local demography was stable to slightly increasing without immigration. This is also the case for the neighbour Catalan population (Tauler et al. 2015). On the contrary, the declining Spanish core population had lower survival rates than the French and Catalan populations (Fig. B.3.2; Grande et al., 2009). Thus, range-margin populations cannot be systematically considered as sink without a proper understanding of the local vs. global (locals and immigrants) demography. Otherwise, any prioritization of conservation actions could be misled.

Conclusion

By improving local survival and population dynamics of the Egyptian vulture in South-Eastern France, ongoing food supplementation seems to ensure short-term viability of the population until a new system of dispatched natural quartering is implemented and/or the recovery of wild ungulate populations provide enough food (Margalida et al. 2011). However, the spatial setting of restaurants may be improved to limit the onset of the compensatory feedback (Ferrer et al. 2014). Finally, we hope to have raised the issue of distinguishing the relative contribution of immigration (global) and local population dynamics in evaluating conservation programs. The highlighted importance of immigration calls for cross-border joint effort in monitoring population for sharing knowledge, building scientific evidence and optimising the use of resources (Oro 2003, Hernández-Matías et al. 2013).

Acknowledgements

We are grateful to the local network of volunteers and collaborators helping in monitoring the Egyptian vulture population since 1997. We warmly thank LPO Mission Rapaces for efficient support in organizing the fieldwork. S. Devillard improved first draft of this manuscript and O. Gimenez provided precious advices for analyses. The ringing program is ethically approved by CRBPO (PP n°457). This study was funded by the European LIFE Nature program (LIFE03 NAT/F/000103) between 2003 and 2008, and otherwise by PNR Luberon and CEN PACA-LR.

References

All references are included in the bibliography of the thesis manuscript

Supporting information:

Appendixes are included in the Tome II of the thesis manuscript

Appendix A: Map of the study area

Appendix B: Detailed structure of the model used

Appendix C: Use and extraction of NDVI values of wintering grounds

Article 2 — Conservation actions drove the recovery of a range-margin population of Bonelli's eagles in addition to immigration

Nicolas Lieury^{1,2}, Aurélien Besnard³, Cécile Ponchon⁴, Alain Ravayrol⁵ & Alexandre Millon^{1†}

1 – Institut Méditerranéen de Biodiversité et d’Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, UMR CNRS IRD Avignon Université, Technopôle Arbois-Méditerranée, Bât. Villemin – BP 80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 04, France

2 – Université de Lyon, F-69000, Lyon ; Université Lyon 1 ; CNRS, UMR5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, F-69622, Villeurbanne, France

3 – CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5, France.

4 – Conservatoire d’espaces naturels Provence-Alpes-Côtes-d’Azur, Maison de la Crau, 2 Place Léon Michaud, F-13310, Saint-Martin de Crau, France

5 – La Salsepareille, 7 rue Lieutenant Fernand Pio, F-34800, Clermont-l’Hérault, France

† – Corresponding author email address: alexandre.millon@imbe.fr

postal address: IMBE - Aix-Marseille Université
bât. Villemin, BP50
Technopole Arbois-Méditerranée
13545 Aix-en-Provence, France

Corresponding author phone number: +33 (0)4 42 90 84 74

Running head: Rescuing immigration in Bonelli’s eagles

Keywords: Aquila fasciata; Capture-Mark-Recapture; Compensatory immigration; Evidence-based Conservation; Integrated Population Models; Retrofitting of power lines; Raptor electrocution;

For consideration in Animal Conservation

Abstract

The evaluation of species conservation actions typically consists in identifying potential benefit on local demography, e.g. survival and reproduction. Yet, evidence is accumulating on the crucial role of dispersal-related traits, especially immigration, in driving the viability of a managed population. Nevertheless, the interplay of conservation impacts and immigration has been rarely accounted for when performing population viability analysis or deriving practical guidelines. In particular, geographically isolated populations at the margin of species distribution are typically viewed as sink systems on unfavourable habitats sustained by immigrants from core source areas. Although this view often questions the relevance of their conservation, empirical assessments are lacking due to a lack of monitoring data to disentangle the effect of local conservation actions from the potential support of unmanaged immigration. We took advantage of a 24-yr monitoring program on the French population of Bonelli's eagles, which encompass conservation plans, known to have reduced bird mortality due to electrocution. We combined all available information sources (capture-resighting and recovery data, a breeding survey and the count of territorial pairs) in an integrated population model for quantifying the variation in immigration rate in addition to local demography. Retrofitting of power lines increased local survival rates across all ages and halted the decline of the population. Population projections derived from local demography were found to be almost stable ($\lambda = 0.975$). Throughout the study period, a sustained immigration rate first prevented the population to go extinct ($\lambda = 0.940$ before retrofitting) and then to recover slightly ($\lambda = 1.022$ after retrofitting). The number of immigrants was about 1.1–1.5 times higher than local recruitment rate throughout the study period. We found no evidence for temporal change in immigration rate, and this despite a slight increase in local recruitment rates. The fact that local conservation actions drove the population recovery in mitigating anthropogenic perturbations revealed that range margin populations should not be systematically considered as sink populations on their way towards extinction, without a careful understanding of the local demography by long-term longitudinal survey.

Introduction

The evaluation of species conservation plans often relies on the data analysis of demographic surveys owing to identify the relative contribution of fecundity- and survival-related traits in the population response to conservation actions or environmental variations (Frederiksen et al. 2014). However, when they leave the survey area, emigrants escape further detections and emigration rate cannot be estimated without an extension of the survey for resightings or dead recoveries (Kendall et al. 2006), such survey being rarely achieved. Furthermore, the immigration rate is rarely known since a proportion of local individuals are often not marked and cannot be physically distinguished from immigrants (Abadi et al. 2010b). Consequently,

demographic exchanges with surroundings are rarely investigated in both fundamental and applied contexts. Strong assumptions are therefore classically made on the closure of a managed population when evaluating conservation actions. Yet, empirical evidence is accumulating on the influence of dispersal-related traits on population dynamics, especially in their ability to rescue geographically isolated populations (Schaub et al. 2010, 2012, 2013, Brown and Collopy 2012, Altwege et al. 2014). Therefore, proper evaluation procedures should now be implemented so as to tease apart the relative contribution of immigration and conservation actions in observed change in the population dynamics (Schaub et al. 2010, Demerdzhiev et al. 2014, Altwege et al. 2014, Tauler et al. 2015).

Integrating immigration in the evaluation of local conservation seems particularly relevant for the case of geographically isolated populations situated at the margin of a species range. Indeed, the ecological niche concept suggests that range-margin at sub-optimal environments should dynamically behave like sink populations sustained by immigrants from source populations located in the core area (Pulliam 1988, Lawton 1993, Guo et al. 2005). This consideration typically questions the relevance of their conservation, since its long-term efficiency completely depend on the persistence of the immigration supply, and because local actions may attract animal into sink habitats, acting as ecological traps (Battin 2004, Gilroy and Sutherland 2007). If such source-sink dynamics at a range scale appears as a field evidence, reallocate the conservation efforts at range margin in favour of the persistence of source core populations could be argued when financial support are dispatched at an international scale.

The western Mediterranean populations of Bonelli's eagles seems to be part of such a source-sink system at a relatively large spatial scale (Portugal-Spain-France; Fig.1; Hernández-Matías et al. 2013). Reduction in numbers and range over Europe has been putatively linked to anthropogenic mortality of adults in particular, mainly due to electrocution in addition to some illegal killing (Chevalier et al. 2015) and to the decline of their main preys (rabbit, partridge) due to recurrent diseases and habitat closure (Real and Mañosa 1997). In order to halt the historical decline of the species at the northern margin of its range, the French population we studied benefited from two species action plans between 1999 and 2009 which mainly consisted in retrofitting power lines (Chevalier et al. 2015). If this last study identified a strong improvement of survival rates and a halt of the decline following the conservation action, the discrepancy between population projections from locally estimated demographic parameters and the observed trend in the number of pairs suggested that immigration was going on.

Our objective here was to quantify the relative contribution of local survival, fecundity, recruitment and immigration to the observed recovery in the French population of Bonelli's eagle and specifically to determine to what extent this was influenced by immigration. To implement such a demographic approach, we combined multiple sources of data (Capture-Mark-Resighting, recovery of dead

individuals, a count of the number of occupied territories and a fecundity survey) into a unique modelling framework (Integrated Population Models, IPM; Besbeas et al. 2002, Schaub and Abadi 2011). IPMs allow the quantification of immigration without direct information on it, but also testing its variations against a set of putative covariates (Abadi et al. 2010b, Szostek et al. 2014). Given that the French population of Bonelli's eagle is likely to be connected to Spanish populations (i.e. immigration rate > 0 , Hernández-Matías et al. 2013, Chevalier et al. 2015), despite being geographically isolated, the specific objectives of this study were to 1) estimate immigration rate comparatively to local recruitment rate and 2) investigate the variation of immigration rate throughout the study period, taking advantage of the quasi-experimental setting offered by the recovery of the population following a severe decline. In this context, we were particularly interested in balancing two competing hypotheses: an increasing immigration rate due to a process of conspecific attraction (Szostek et al. 2014); versus a decreasing immigration rate due to a compensatory density feedback (Schaub et al. 2013) driven by the improvement of the local recruitment following the reduction in mortality by electrocution. Although both hypotheses highlight the crucial importance of immigration for this geographically isolated population, they have inverse implication for conservation: the first one would suggest that the persistence of this range-margin population is a by-product of source populations on which conservation efforts should be prioritized, whereas the second would emphasize the potential of local conservation to promote a self-supported population by eliminating anthropogenic threats that immigration contributed to buffer, but also to contribute to a healthy network of connected population (Howe et al. 1991).

Methods

Bonelli's eagles in southern France

The Bonelli's eagle is a medium-sized, long-lived raptor characterized by a relatively late onset of reproduction (4 years old in average; Hernández-Matías et al. 2010) and a high elasticity of population growth rate to adult survival (Chevalier et al. 2015). Both survival and fecundity rates are known to increase with the age of individuals and their experience in reproduction (Hernández-Matías et al. 2011). Although this species is currently at least conservation concern thanks a wide distribution range, populations monitored in western Europe are declining owing to continuous habitat degradation, declining prey species, direct persecution and particularly electrocution at electric pylons (Real and Mañosa 1997, BirdLife International 2014)

The southern French population of Bonelli's eagle suffered from a strong decline of the number of territorial pairs (from ~80 in 1960 to 23 in 2000, CEN-LR 2014) and a contraction of the breeding range. It is restricted to the French Mediterranean basin (Fig.1c) occupying open habitats such as scrubland and limestone hills with cliffs for nesting. It now appears

geographically isolated from the nearest ensemble of breeding areas in Spanish Catalonia by the Pyrenees (Fig.1c). Between 1999 and 2009, the south-eastern French population benefited from two national species action plans, which main conservation action consisted in the retrofitting of power lines (Burger et al. 2013). Survival rates increased thanks an efficient reduction of mortality by electrocution and the population recovered until 30 pairs in 2014, probably with an immigration supply (Chevalier et al. 2015).

Population monitoring

In order to properly assess this impact of immigration and its variations, we took advantage of a systematic breeding survey started in 1990. Each spring, known territorial pairs were monitored and a survey of the entire zone allowed searching new ones. We defined this count of territorial pairs as population size. Repeated visits at known breeding sites from mating to fledging periods enable to record the number of fledgling produced per pair, hereafter fecundity. Capture-Resighting (CR) data were collected from 1990 to 2013. During this period, 524 chicks born in the population have been ringed at the nest before fledging with a conventional metal ring and a Darvik plastic ring with a short alphanumeric code that can be read using a telescope at a distance up to 200m. Resighting data (212 events from 80 individuals) consist in resightings across the study area which was intensively monitored by different organizations, and recoveries of dead birds ($n = 56$). Among resightings, a majority of individuals were identified despite the loss of their darvik ring. An intensive survey for metal ring identification reduced the consequence of this lost on the resighting probability (Chevalier et al. 2015). However, since only scarce data could have been obtained concerning birds having emigrated through the Pyrenees, the analysis of the Capture-Resighting data only estimated local survival (i.e. the combination of true survival and permanent emigration).

Demographic modelling and Integrated Population Model

Our approach consisted in integrating all available information sources in a single modelling framework so-called Integrated Population Model (IPM; Besbeas et al. 2002, Schaub and Abadi 2011). Our IPM is composed of a Multi-State Capture-Recapture model (MSCR) that estimates local survival, a Fecundity model that estimate variation in fecundity, and a Matrix Population model (MPM) that projects eagle population size over time (Supplemental Material C). We used a demographic approach that investigates the influence of conservation plans on local survival (using MSCR) and its consequence on the population dynamics (using MPM), before estimating the immigration rate and its variations. We chose to build a single IPM structure (Hilborn and Mangel 1997), parameterized according the available scientific evidence on Bonelli's eagle demography (Hernández-Matías et al. 2010, Hernandez-Matias et al. 2011, Chevalier et al. 2015), to test for trends in immigration.

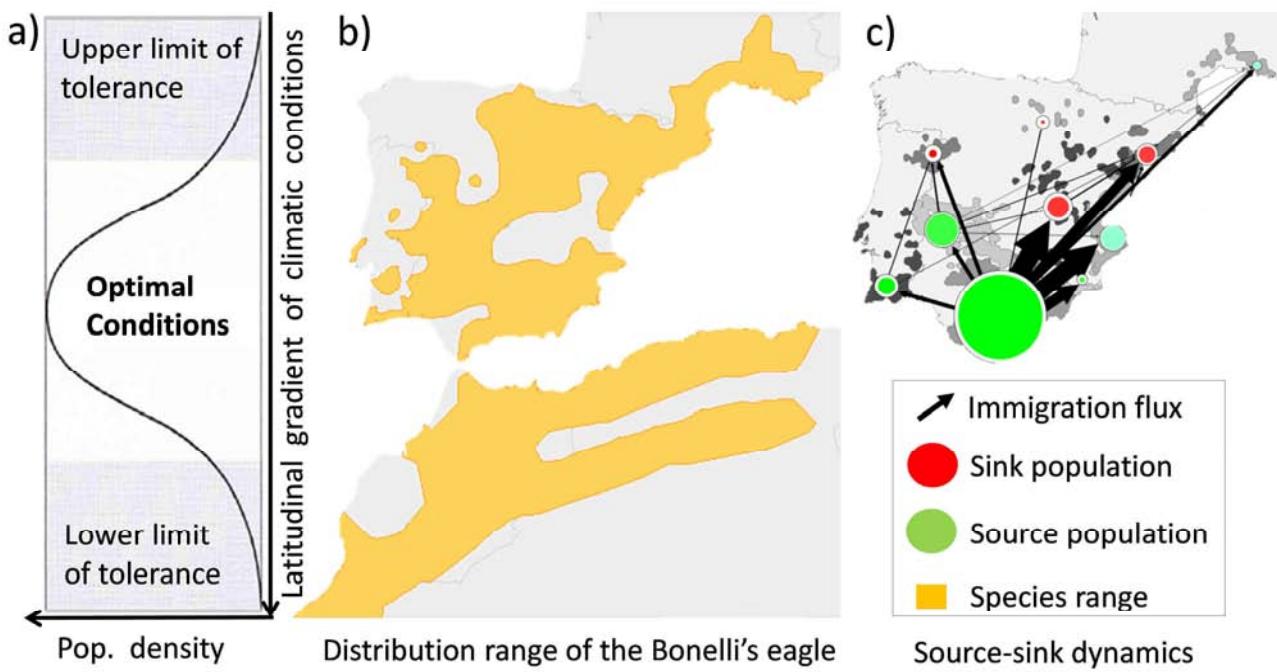


Fig.1. Breeding distribution of the Bonelli's eagle in Western Europe: a source-sink system at the range scale? a) For each covariate in the environment, the ecological niche concept predicts a geographic area of optimal condition for demographic growth, where population densities are the highest. b) This concept may be applied at the scale of the western European distribution of the Bonelli's eagle (BirdLife International and NatureServe 2014), which should prefer the south of the Iberian peninsula along a latitudinal gradient of climatic conditions. c) a multi-site viability analysis of the northern half of Bonelli's eagle's range projected the occurrence of a source-sink system with source population in southern Spain generating an immigration flux towards northern populations (Hernández-Matías et al. 2013). The Bonelli's eagles we studied is located in France at the northern margin of the species range (grey areas).

Supplementary materials A: Transition and observation matrix for the MSCR.

L is the annual probability to lose a ring; r the probability to be recovered dead (recovery probability); S_{it} is the probability to survive until age i in year t ; α_i is the probability for a floater bird to be recruited at age i ; p_{it+1} is the probability to be controlled at age i at the beginning of year $t+1$; it becomes pL_{it+1} for bird having lost their ring.

Transition matrix:

Ringed	Floater with Darvik rings	Territorial with Darvik rings	Floater without Darvik ring	Territorial without Darvik ring	Recently dead and recovered	Dead or not recovered
0	$S_{it} (1 - \alpha_i) (1 - L)$	$S_{it} \alpha_i (1 - L)$	$S_{it} (1 - \alpha_i) L$	$S_{it} \alpha_i L$	$(1 - S_{it}) r$	$(1 - S_{it}) (1 - r)$
0	$S_{it} (1 - \alpha_i) (1 - L)$	$S_{it} \alpha_i (1 - L)$	$S_{it} (1 - \alpha_i) L$	$S_{it} \alpha_i L$	$(1 - S_{it}) r$	$(1 - S_{it}) (1 - r)$
0	0	$S_{it} (1 - L)$	0	$S_{it} L$	$(1 - S_{it}) r$	$(1 - S_{it}) (1 - r)$
0	0	0	$S_{it} (1 - \alpha_i)$	$S_{it} \alpha_i$	$(1 - S_{it}) r$	$(1 - S_{it}) (1 - r)$
0	0	0	0	S_{it}	$(1 - S_{it}) r$	$(1 - S_{it}) (1 - r)$
0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	1

Observation matrix:

Ringed	Floater with Darvik rings	Territorial with Darvik rings	Floater without Darvik ring	Territorial without Darvik ring	Recently dead and recovered	Dead or not recovered
0	p_{it+1}	0	0	0	0	$1 - p_{it+1}$
0	p_{it+1}	0	0	0	0	$1 - p_{it+1}$
0	0	p_{it+1}	0	0	0	$1 - p_{it+1}$
0	0	0	pL_{it+1}	0	0	$1 - pL_{it+1}$
0	0	0	0	pL_{it+1}	0	$1 - pL_{it+1}$
0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	1

Local survival probabilities were estimated using CR data with a multi-state approach allowing combining data from resighting of live individuals and recoveries of dead birds (Lebreton et al. 2009). The recent development of these models also enable to model simultaneously the probabilities of survival, recruitment and ring loss (Tavecchia et al. 2012). The multi-state approach consists in decomposing CR histories in a succession of state and their associated observation. In our case, eagles in a given year could have been in one of these seven states: fledgling, floater with or without Darvik ring, territorial with or without Darvik ring, recently dead or long dead. These eagles could have been observed as fledgling, floater with or without Darvik ring, territorial with or without Darvik ring, recovered as dead. From one year to another, individuals could move from one state to another according to transition probabilities corresponding to survival, recruitment in a territory, ring loss, and recovery following death. Then, for each individual at a given year, the relationship between the state and its observation depended on the resighting probability of a given state (see the state-transition and the observation matrix in Supplemental material A). We parameterized time-invariant survival rates and resighting probabilities with no significant difference between sexes, but both survival and resighting depended on the age of an individual (Hernandez-Matias et al. 2011). The resighting probability varied according to three age classes for floaters (age 1, age 2, age 3+; Chevalier et al. 2015). According to this study, ring loss did not affect the detection and identification of ringed birds. The probability to be recruited at age i varied according to the same age classes than resighting probabilities (Hernández-Matías et al. 2010). Finally, the local probability to survive until age i changed according to three ages classes for floaters (age 1, age 2-3, age 4+; Hernandez-Matias et al. 2011). Chevalier et al (2015) found that the survival of all ages was additively improved by the retrofitting of power lines since 1998. We parameterised this effect with random variation around the estimated average for distinct two periods (1990-1997 and 1997-2013; Supplementary Material B).

Fecundity is known to depend on the age and the experience of both parents in a previous breeding, but also to vary annually according to precipitations in Mai (T. Couturier and A. Besnard, unpublished results). Although we simplified these results to fit a female-based model, we estimated the annual variation in average fecundity according to precipitations, using a Poisson model linking the number of fledgling produced each year to the number of territorial pairs in four classes: inexperienced and experienced young females (< 4 years old), inexperienced and experienced old females (≥ 4 years old; Supplementary Material C).

Based on the previous information, we built a population model (post-breeding census) including six different stages (Supplementary Material D Caswell 2001). This MPM was female-based and assumed an even sex-ratio. We defined a compartment of floaters with four stages for age 1 to 4+, and a compartment of including territorial birds of different ages and experienced in breeding: from age 1 to age 4+ for birds

in their first reproduction, and from age 2 to age 4+ for already experienced breeders. The transitions incorporated demographic stochasticity by sampling survival using a binomial distribution and fecundity using a Poisson distribution, but also environmental stochasticity in parameter estimations. The projection of the population size was compared to the annual count of territorial pairs under a Normal distribution estimating an observation error. The potential mismatch between predictions and observations was used in the integrated population model to estimate the number of immigrants recruited each year as territorials (Szostek et al. 2014). To limit the complexity of the model, the IPM only estimated an average immigration rate with random annual variation. This immigration rate was defined as the number of female immigrants newly territorial in year $t+1$ per number of territorial females in year t (Abadi et al. 2010b). Finally, we tested for a linear relationship between immigration rate and the number of new annual local recruits, which could both have potentially attracted dispersers (Hypothesis i) or prevent them for settlement after having fill vacant territories (Hypothesis ii, see Introduction).

We used a Bayesian framework to analyse the IPM, combining the joint likelihood with prior probability distributions to obtain posterior distributions of the target parameters. Because all previous parameter estimations in the literature were extracted from the same data set, we could not use them as informative priors in our model. Therefore, we checked the sensitivity of each parameter only by changing uninformative priors. The priors of the covariates effects on vital rates were uninformative but centred on 0. These effects were considered significant when the 95% of their posterior distribution did not overlap zero (Grosbois et al. 2008). We applied the Markov Chain Monte Carlo (MCMC) method to simulate observations from the posterior distributions in WinBUGS (Lunn et al. 2000) which was run from R (package R2WinBUGS; Sturtz et al. 2005). We specified a burn-in of 40 000 and simulated 90 000 samples that were thinned by a factor of 10 and ran 2 chains with different starting values. Inference was therefore obtained from 10000 samples of posterior distributions. Convergence of the Markov chains was satisfactory in each case ($R<0.05$). The complete BUGS code is detailed in Supplementary Materials E.

Results

The French population of Bonelli's eagles shifted from a strongly declining to an almost stable local dynamics ($\lambda_{1990-1997} = 0.879$ [95%CI: 0.863-0.891] vs. $\lambda_{1998-2013} = 0.975$ [0.966-0.983]; Fig. 2), according to matrix model projections. Concurrently, local survival rates increased after the beginning of conservation plans in 1998 (Supplementary Materials B). When this observed increase in survival rates (across all ages) was modelled on the local demography estimated between 1990 and 1997, the projected growth rate increased from 0.879 to 0.980. This indicates that improved local survival rates as consequence of conservation actions were the main drivers of the change in population dynamics.

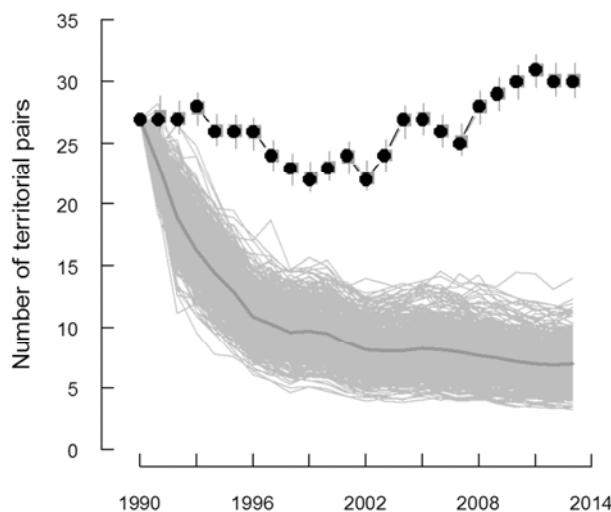


Fig. 2: Projections of the Bonelli's eagle population local dynamics compared to the count of territorial pairs monitored between 1990 and 2013. The prediction of the integrated population model (IPM in grey squares, which accounts for immigration) and its 95% confidence interval match the observed trend of the population size (black dots). To compare with a model that does not account for immigration, we drew 500 projections of the Matrix Population Model (MPM, light grey lines) sampling in the distribution of local survival estimated by the Multi-State Capture-Resighting model (MSCR for survival) and the annual measure of fecundity. The dark grey line corresponds to the projection with average estimated parameters.

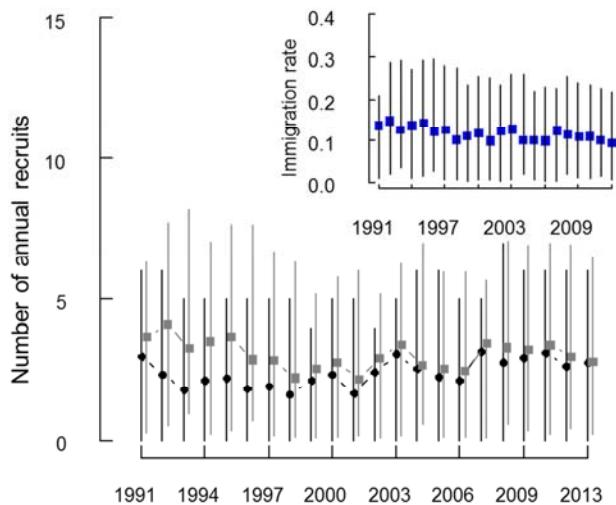


Fig. 3: IPM estimations of the annual number of recruited immigrants in the Bonelli's eagle population compared to the number of local recruits. Segments represent 95% of the posterior distribution around the mean number of immigrants (grey squares) and local recruits (black dots). The upper right graph visualises the variation in immigration rate from which are derived the estimations of immigrant numbers.

Nevertheless, the projection of the local population dynamics did not match with the observed recovery of the population ($\lambda_{1990-2013} = 0.941 [0.925-0.956]$ vs. $\lambda_{\text{obs}} = 1.022$; Fig. 2). The IPM including immigration (Fig. 2), estimated that between 2 and 4 female immigrants were

recruited annually (mean = 3.04 ± 0.50), corresponding to an average immigration rate of $11.4 \pm 0.3\%$ (Fig. 3). Before the beginning of conservation actions, the estimated number of immigrants exceeded by around 1.5 times the number of local recruits. Since 1998, the proportion of recruited immigrants remained constant while the recruitment of local birds slightly increased, until both were equal (Fig. 3). However, we did not detect any negative relationship between immigration rate and local recruitment ($-0.05 \pm 0.08 [-0.25; 0.09]$; Fig. 3). Consequently, no improvement of immigration could be mainly responsible for the positive shift in the eagle population dynamics.

Discussion

By combining all available information sources into an integrated population model (IPM), we were able to decipher the demographic mechanisms underpinning the recent recovery observed in the French population of Bonelli's eagle. Despite being geographically isolated at the northern margin of the species distribution, we estimated an immigration rate of about 11% (i.e. roughly one immigrant female being recruited annually per 10 territorial pairs). Before conservation actions, sustained immigration helped in rescuing the population from extinction. Thereafter, retrofitting of power lines increased local survival rate and turned the population decline into a stable local demography. Immigration rate remained concurrently constant. Therefore, if local conservation actions drove the population recovery in mitigating anthropogenic perturbations, immigration acted as a buffer that reduced local decline then accelerated the recovery of the population.

An isolated population rescued by immigration

The French population of Bonelli's eagles shifted from a strongly declining to an almost stable local dynamics around 5-10 territorial pairs. However, this projection did not match the count of territorial pairs, which progressively increased until 30 pairs in 2013. The combination of demographic data collected by the local monitoring into a unique integrated population model (IPM) allowed us to explain the previous divergence by the recruitment of 3-4 immigrant females per year, which rescued the population from a stronger decline. This analysis brings us to the conclusion that the studied population was demographically connected with surrounding populations despite its relative geographic isolation at the northern range margin of the species' distribution. This first quantification of such connection we provided from local monitoring in this species is in line with i) field data identifying 6 recruited eagles ringed fledgling in Catalonia among 36 recruitment noticed during the four last breeding seasons (C. Ponchon, unpublished data), ii) a multi-site population viability analysis of the species underlining the importance of dispersal to explain the dynamics of populations (Hernández-Matías et al. 2013), and iii) growing evidence of a crucial role of immigration in shaping the dynamics of endangered population (Schaub et al. 2010, 2012, Brown and Collopy 2012, Tempel et al. 2014, Tauler et al. 2015).

What are the consequences of this conclusion in terms of conservation practices? The fact that immigration depends on processes occurring outside of managed areas challenges the idea that conservation could entirely determine local population dynamics (Tempel et al. 2014). In our case, conservation will be ineffective if immigration ceases because of declining source populations or increased mortality of dispersing birds (wind farms casualties, power lines electrocution...). Yet, emigration could also decrease and partially compensate for a potential immigration break. Investigating the mechanism underlying dispersal traits is therefore needed to adopt an adaptive management strategy for responding quickly to new threats (Salafsky et al. 2002). In our study case, we tested for two alternative hypotheses that would have explained the ability of immigration to regulate (or boost) isolated population via density-feedback (Schaub et al. 2013, or via conspecific attraction: Szostek et al. 2014). A visual insight into the annual variation in the proportion of recruited immigrants showed that it fell to roughly equal the importance of local recruitments as soon as conservation plans were initiated. This result would have suggested that immigration might have compensated for the high intensity of anthropogenic perturbation before conservation took place and then might have been regulated by the increased of the population density (Hypothesis ii; Schaub et al. 2013). However, we found no trend linking immigration rate to local recruitment, since large confidence intervals in the estimation of immigration rate prevent from robust interpretation of year-to-year variations because of low population size despite an intensive 24-yr monitoring. Although sharing demographic data among managed populations would probably help to raise the issue of statistical power (Oro 2003, Hernández-Matías et al. 2013), we concluded here that immigration remained constant during the survey.

Conservation drove the shift in population dynamics

The evaluation of power lines retrofitting in south-eastern France previously established the improvement of Bonelli's eagle survival (Chevalier et al. 2015). In this study, we confirmed that this improvement induced a halt of the historical decline but that the local demography remains slightly negative. In that sense, this range-margin population may constitute a sink population sustained by immigration from source population elsewhere in Spain (Hernández-Matías et al. 2013). One could thus argues that investing financial and human resources in its conservation would be inefficient in a long run and should be reallocate on Iberian source populations also affected by anthropogenic perturbations (Real and Mañosa 1997). However, we previously concluded for a constant and passive immigration that might have initially buffered anthropogenic perturbations and boosted the absolute population size but that could not have driven the shift in population dynamics. Local conservation actions keep therefore the entire responsibility of this shift and the observed recovery of the Bonelli's eagle population. This suggests that future actions have a great potential

in eliminating remaining anthropogenic perturbations and to succeed in reaching the threshold of intrinsic population growth (Burger et al. 2013). Thus, the studied population may not be a sink population once anthropogenic perturbations will be removed. Interestingly, we drew similar conclusions for an Egyptian vulture population inhabiting the same areas at the margin of the species range (Lieury et al. 2015) and we suspect that an accurate assessment of the dynamic status of a population has to account for a rigorous analysis of the local demography and the intensity of anthropogenic perturbations.

Conclusion

Although being isolated at range-margin, the Bonelli's eagle population we studied cannot be strictly considered as a sink population, since its local demography was mainly driven by local conservation actions, which also have the potential to eliminate the remaining threats responsible for a still declining local demography. Recently implemented conservation actions (Burger et al. 2013) are therefore supported and informed by our results. Moreover, our conclusions suggest that range-margin populations cannot be systematically considered as sink without a proper understanding of the local vs. global (local recruits and immigrants) demography. Assessing immigration in other monitored populations alongside a gradient from the centre to the periphery of species distribution range would also be particularly useful if we are to understand the extent of the connections between populations of vulnerable species like many large raptors in Europe. Otherwise, any prioritization of conservation actions could be misled as the same time they could miss a potential significance of margin populations to the persistence of the whole network (Howe et al. 1991).

Acknowledgements

We are grateful to the local network of volunteers and collaborators helping in monitoring the Bonelli's eagle population since 1990. The ringing program is ethically approved by CRBPO. This study was funded by two species action plan between 1999 and 2009, and otherwise by DREAL-LR and DREAL-PACA.

References

All references are included in the bibliography of the thesis manuscript

Supplementary Materials:

- A. Transition and observation matrix of the Multi-State Capture-Resighting model (MSCR) adapted for the Bonelli's eagle.
 - B. Time-series of survival rate estimated by the MSCR
 - C. Time-series of fecundity estimated by the Fecundity model
 - D. Matrix Population Model (MPM) adapted for the Bonelli's eagle
 - E. WinBUGS Code for the Integrated Population Model of the Bonelli's eagle
- Appendices B to D are included in the Tome II of the thesis manuscript

Supplementary materials E: WinBUGS code of the Bonelli's eagle IPM.

```

# IPM for the French Bonelli's eagle population
#####
# Specify model in bugs language
sink("AquiIPM.bug")
cat("
model {
#-----
# integrated population model base of the south-eastern population from 1990 to 2013
# - age structured model with 3 age classes:
# - status structured model with territorials and floaters but no impact on survival
# - age-specific age at recruitment with 3 age classes (1-2 at 0; 3; 4+)
# - recovery of dead birds
# - probability of darvik loss
# - similar recapture probability of individual having lost at their Darvik ring
# - survival parameters depend on retrofitting of power lines
# - random variation around annual parameters
# - immigrants are assumed to arrive as inexperienced adults
# - Density-dependent immigration rate relative to the number of local recruits
#-----
# Poisson model for estimate fecundity
# - age structured model with 4 age classes: Inexperienced and Experienced Young (<4yrs old), Inexperienced and Experienced Old (>4yrs old)
# - Fecundity of experienced old females depend on maximum precipitation in Mai
# - random variation around annual fecundity of experienced old females
#-----

*****#
# 1 Constrains and Priors: fixed age effect # see Kery and Schaub 7.6
*****#
for (tt in 1:(nyears-1)){
  r[tt] <- mean.R                                     # recovery probability
  L[tt] <- mean.L                                     # ring-loss probability
}

# fecundity
for (tt in 1:nyears){
  stdM[tt] <- (Mai[tt]-mean(Mai[]))/sd(Mai[])      # standardized max precipitation in Mai
  for (u in 1:3) {
    log(Fec[u,tt]) <- mean.fec[u]                  # constant average fecundity of inexperienced female
  }
  log(Fec[4,tt]) <- mean.fec[4] + delta*stdM[tt]+ epsFec[tt]  # experienced females
}

# immigration
for (tt in 1:(nyears-1)){
  log(im[tt])<- mu.im + alpha*IYSE[tt] + epsim[tt]
  # DD of immigration rate relative to the number of local recruits
  epsim[tt] ~ dnorm(0,tauepsim)I(-10,10)
}

# age-dependent parameters
for (i in 1:nind){
  for (tt in f[i]:nyears-1)){
    logit(sF[i,tt]) <- phif.lim[x[i,tt],tt]          # age-specific survival
    NB: for resighting, use x[i,tt] and not x[i,t+1] in order to use the same age matrix
    logit(pF[i,tt+1]) <- pF.lim[x[i,tt],tt+1]        # age-specific resighting
    logit(pLF[i,tt+1]) <- pLF.lim[x[i,tt],tt+1]       # age-specific resighting after Darvik loss
    a[i,tt] <- set[x[i,tt],tt]                         # age-specific recruitment 7.7 Kery&Schaub
  }
}

# for survival parameters and age at first recruitment
for (u in 1:4){

```

```

for (tt in 1:(nyears-1)) {
  phiF.lim[u,tt] <- min(99, max(-99, phiF[u,tt])) #stabilize the logit
  phiF[u,tt] <- mu.phiF[u] + beta*EDF[tt] + epssF[tt]
  pF.lim[u,tt+1] <- mu.pF[u]

  pLF.lim[u,tt+1] <- min(99, max(-99, prLF[u,tt+1])) #stabilize the logit
  prLF[u,tt+1] <- mu.pF[u]

  set[u,tt] <- mean.set[u]
} #t
mu.phiF[u] <- log(mean.phiF[u] / (1-mean.phiF[u]))
mu.pF[u] <- log(mean.pF[u] / (1-mean.pF[u]))
} #u

*****#
# 2. Define the priors for the parameters: non informative priors
*****#
mean.R ~ dunif(0, 1) # Priors on recovery
mean.L ~ dunif(0, 1) # Priors on recovery
mean.phiF[1] ~ dunif(0.01, 0.99) # Priors for age-spec. survival
mean.phiF[2] ~ dunif(0.01, 0.99)
mean.phiF[3] <- mean.phiF[2]
mean.phiF[4] ~ dunif(0.01, 0.99)
mean.set[1] ~ dunif(0, 1) # Priors for age-spec. recruitment
mean.set[2] ~ dunif(0, 1)
mean.set[3] ~ dunif(0, 1)
mean.set[4] <- mean.set[3]
mean.pF[1] ~ dunif(0.01, 0.99) # Priors for age-spec. resighting rate
mean.pF[2] ~ dunif(0.01, 0.99)
mean.pF[3] ~ dunif(0.01, 0.99)
mean.pF[4] <- mean.pF[3]
mean.fec[1] ~ dunif(-3, 1) # Average fecundity of young inexperienced females
mean.fec[2] ~ dunif(-3, 1) # Average fecundity of young experienced females
mean.fec[3] ~ dunif(-3, 1) # Average fecundity of old inexperienced females
mean.fec[4] ~ dunif(-3, 1) # Average fecundity of old experienced females
mu.im ~ dunif(-5, 1) # Prior on average immigration rate

# Priors of covariable linear coefficient shrinked at 0
beta ~ dnorm(0,0.01)I(-5,5) # Retrofitting effect on survival
delta ~ dnorm(0,0.01)I(-5,5) # Precipitations on fecundity
alpha ~ dnorm(0,0.01)I(-5,5) # Density-dependence on immigration

# Observation error
sigma.y ~ dunif(0.1, 2)
tauy <- pow(sigma.y, -2)

#vital rates -error terms
for (tt in 1:nyears) {
  epssF[tt] ~ dnorm(0,tauepsF)I(-10,10)
  epsFec[tt] ~ dnorm(0,tauepsFec)I(-10,10) }

# Priors for the precision of error terms
sigepsF ~ dunif(0,10) ; tauepsF <- pow(sigepsF,-2)
sigepsFec ~ dunif(0,10) ; tauepsFec <- pow(sigepsFec,-2)
sigepsim ~ dunif(0,10) ; tauepsim <- pow(sigepsim,-2)

# Priors for initial population sizes
n1SE[1] ~ dnorm(8, 1)I(0,) # number of 1years old
n2SE[1] ~ dnorm(5, 10)I(0,) # number of 2years old
n3SE[1] ~ dnorm(3, 10)I(0,) # number of 3years old
n4SE[1] ~ dnorm(2, 10)I(0,) # number of 4years old +
t1SE[1] ~ dnorm(4, 10)I(0,) # number of 1years old new territorial
t2SE[1] ~ dnorm(3, 10)I(0,) # number of 2years old new territorial
t3SE[1] ~ dnorm(2, 10)I(0,) # number of 3years old new territorial

```

```

t4SE[1] ~ dnorm(2,10)I(0,)    # number of 4years old + new territorial

ext2SE[1] ~ dnorm(2,10)I(0,)    # number of 2years old territorial
ext3SE[1] ~ dnorm(2,10)I(0,)    # number of 3years old territorial
ext4SE[1] ~ dnorm(18,1)I(0,)    # number of 4years old + territorial

*****  

# 3. Derived parameters
*****  

# Annual survival parameters
for (tt in 1:(nyears-1)){
  for (u in 1:4){
    surF[u,tt] <- exp(phiF[u,tt])/(1+exp(phiF[u,tt])) # survival
  } #u
} #t
# Fecundity parameters
for (u in 1:4) {
  mean.Fec[u] <- exp(mean.fec[u])
} #u
mean.im <- exp(mu.im)           # mean immigration rate

#-----  

# 4. the likelihoods of the single data sets
#-----  

# 4.1. Likelihood for population count data (state-space model)

# System process : female based matrix model (ntot= nb of adult female)
for (ti in 2:nyears){
  # Floater compartment
  sn1[ti-1]<-surF[1,ti-1]*(1-set[1,ti-1])  # products of survival and recruitment
  sn2[ti-1]<-surF[2,ti-1]*(1-set[2,ti-1])
  sn3[ti-1]<-surF[3,ti-1]*(1-set[3,ti-1])
  sn4[ti-1]<-surF[4,ti-1]*(1-set[4,ti-1])
  n1SE[ti] ~ dbin(sn1[ti-1],njSE[ti-1])          # number of 1years old
  n2SE[ti] ~ dbin(sn2[ti-1],n1SE[ti-1])          # number of 2years old
  n3SE[ti] ~ dbin(sn3[ti-1],n2SE[ti-1])          # number of 3years old
  n4SEa[ti] ~ dbin(sn4[ti-1],n3SE[ti-1])          # number of 4years old
  n4SEb[ti] ~ dbin(sn4[ti-1],n4SE[ti-1])          # number of 5years old +
  n4SE[ti] <- n4SEa[ti] + n4SEb[ti]              # number of floater of 4years old +
                                                 # number of floater of 5years old

  # New, i.e. inexperienced territorials compartment
  st1[ti-1]<-surF[1,ti-1]*set[1,ti-1]
  st2[ti-1]<-surF[2,ti-1]*set[2,ti-1]
  st3[ti-1]<-surF[3,ti-1]*set[3,ti-1]
  st4[ti-1]<-surF[4,ti-1]*set[4,ti-1]

  t1SE[ti] ~ dbin(st1[ti-1],njSE[ti-1])          # new territorial of 1years old
  t2SE[ti] ~ dbin(st2[ti-1],n1SE[ti-1])          # new territorial of 2years old
  t3SE[ti] ~ dbin(st3[ti-1],n2SE[ti-1])          # new territorial of 3years old
  t4SEa[ti] ~ dbin(st4[ti-1],n3SE[ti-1])          # new territorial of 4years old
  t4SEb[ti] ~ dbin(st4[ti-1],n4SE[ti-1])          # new territorial of 5years old +
  t4SEC[ti] <- t4SEa[ti] + t4SEb[ti]             # adult inexperienced territorial

  imSE[ti] <- im[ti-1] * NtotSE[ti-1]
  IMSE[ti] ~ dpois(imSE[ti])
  t4SE[ti] <- t4SEC[ti] + IMSE[ti]

  # experienced territorials compartment
  ext2SE[ti] ~ dbin(surF[2,ti-1],t1SE[ti-1])    # experienced territorial of 2yrs old
  ext3SEa[ti] ~ dbin(surF[3,ti-1],t2SE[ti-1])    # experienced territorial of 3yrs old
  ext3SEb[ti] ~ dbin(surF[3,ti-1],ext2SE[ti-1])
  ext3SE[ti] <- ext3SEa[ti] + ext3SEb[ti]
  ext4SEa[ti] ~ dbin(surF[4,ti-1],t3SE[ti-1])    # experienced territorial of 4yrs old
  ext4SEb[ti] ~ dbin(surF[4,ti-1],t4SE[ti-1])
  ext4SEC[ti] ~ dbin(surF[4,ti-1],ext3SE[ti-1])
}

```

```

ext4SEd[ti] ~ dbin(surF[4,ti-1],ext4SE[ti-1])
ext4SE[ti] <- ext4SEA[ti] + ext4SEb[ti] + ext4SEC[ti] + ext4SED[ti] } #ti
# observation process
for (ti in 1:nyears){
  IYSE[ti] <- t1SE[ti] + t2SE[ti] +t3SE[ti] # number of young inexperienced territorials
  EYSE[ti] <- ext2SE[ti] + ext3SE[ti] # number of young experienced territorials
  NtotSE[ti] <- EYSE[ti]+ IYSE[ti] + t4SE[ti] + ext4SE[ti] # total number of territorials
  NTSE[ti] ~ dnorm(NtotSE[ti],tauy) # Normal observation error of census count
} #t

# Reproduction process
for (ti in 1:nyears){
  juvSE[ti] <- Fec[1,ti] *0.5 * IYSE[ti] + Fec[2,ti] *0.5 * EYSE[ti] + Fec[3,ti]
  *0.5 * t4SE[ti] + Fec[4,ti] *0.5 * ext4SE[ti]
  njSE[ti] ~ dpois(juvSE[ti]) # number of fledglings
} #t

# 4.2 likelihood for capture-recapture data: multi state model with age-specific
probability of first breeding and recovery

# -----
# Parameters:
# SF: survival probability
# a(i): probability to start breeding at age i
# pF: recapture probability of floaters
# r: probability to recover a recently dead animals
# L: annual probability to lose one colored plastic ring
# ----

# States (S): = biological meaningful state from identifying processes
# 1 fledgling with darvik
# 2 floaters with darvik
# 3 territorial with darvik
# 4 recently dead and recovered
# 5 floaters without darvik
# 6 territorial without darvik
# 7 dead or recently dead and not recovered

# Observations (O): = observation process, data we have
# 1 seen as juvenile = ringed
# 2 seen as floater
# 3 seen as territorial
# 4 recovered dead
# 5 identify as floater despite Darvik lost
# 6 identify as territorial despite Darvik lost
# 7 not seen or recovered
# ----

# Define state-transition and observation matrices
for (i in 1:nind){# for each bird, i.e. we translate the likelihood of each individuals
life history : such individual effect in necessary for age-variation of survival

  # transition probability of state S(t+1) given S(t)
  for (t in f[i]:(nyears-1)){ # the first occasion indicate the ringing year
    # first index = states at time t, last index = states at time t+1
    ps[1,i,t,1] <- 0
    ps[1,i,t,2] <- SF[i,t] * (1-a[i,t]) * (1-L[t])
    # transition probability during year t while individuals was aged at x
    ps[1,i,t,3] <- SF[i,t] * a[i,t] * (1-L[t]) # 1-L: proba to not have lost Darvik
    ps[1,i,t,4] <- (1-SF[i,t])*r[t]
    ps[1,i,t,5] <- SF[i,t] * (1-a[i,t]) * L[t]
    ps[1,i,t,6] <- SF[i,t] * a[i,t] * L[t]
    ps[1,i,t,7] <- (1-SF[i,t])* (1-r[t])
}
}

```

```

ps[2,i,t,1] <- 0
ps[2,i,t,2] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * (1-L[t])
ps[2,i,t,3] <- sF[i,t] * a[i,t] * (1-L[t])
ps[2,i,t,4] <- (1-sF[i,t])*r[t]
ps[2,i,t,5] <- sF[i,t] * (1-a[i,t]) * L[t]
ps[2,i,t,6] <- sF[i,t] * a[i,t] * L[t]
ps[2,i,t,7] <- (1-sF[i,t])* (1-r[t])

ps[3,i,t,1] <- 0
ps[3,i,t,2] <- 0
ps[3,i,t,3] <- sF[i,t] * (1-L[t])
ps[3,i,t,4] <- (1-sF[i,t]) *r[t]
ps[3,i,t,5] <- 0
ps[3,i,t,6] <- sF[i,t] * L[t]
ps[3,i,t,7] <- (1-sF[i,t]) * (1-r[t])

ps[4,i,t,1] <- 0
ps[4,i,t,2] <- 0
ps[4,i,t,3] <- 0
ps[4,i,t,4] <- 0
ps[4,i,t,5] <- 0
ps[4,i,t,6] <- 0
ps[4,i,t,7] <- 1

# Define Observation of O(t+1) given S(t+1)
# first index = states at time t+1,
#last index = observations at time t+1

# observation process occurs at the beginning of the next year !
# PF =observation probability at the beginning of the t+1 year when bird was aged x+1

po[1,i,t+1,1] <- 0
po[1,i,t+1,2] <- 0
po[1,i,t+1,3] <- 0
po[1,i,t+1,4] <- 0
po[1,i,t+1,5] <- 0
po[1,i,t+1,6] <- 0
po[1,i,t+1,7] <- 1
# as in Kery and Schaub Book;

po[2,i,t+1,1] <- 0
po[2,i,t+1,2] <- pF[i,t+1]
po[2,i,t+1,3] <- 0
po[2,i,t+1,4] <- 0
po[2,i,t+1,5] <- 0
po[2,i,t+1,6] <- 0
po[2,i,t+1,7] <- 1-pF[i,t+1]

po[3,i,t+1,1] <- 0
po[3,i,t+1,2] <- 0
po[3,i,t+1,3] <- pF[i,t+1]
po[3,i,t+1,4] <- 0
po[3,i,t+1,5] <- 0
po[3,i,t+1,6] <- 0
po[3,i,t+1,7] <- 1-pF[i,t+1]

po[4,i,t+1,1] <- 0
po[4,i,t+1,2] <- 0
po[4,i,t+1,3] <- 0
po[4,i,t+1,4] <- 1
po[4,i,t+1,5] <- 0
po[4,i,t+1,6] <- 0
po[4,i,t+1,7] <- 0

ps[5,i,t,1] <- 0
ps[5,i,t,2] <- 0
ps[5,i,t,3] <- 0
ps[5,i,t,4] <- (1-sF[i,t])*r[t]
ps[5,i,t,5] <- sF[i,t] * (1-a[i,t])
ps[5,i,t,6] <- sF[i,t] * a[i,t]
ps[5,i,t,7] <- (1-sF[i,t]) * (1-r[t])

ps[6,i,t,1] <- 0
ps[6,i,t,2] <- 0
ps[6,i,t,3] <- 0
ps[6,i,t,4] <- (1-sF[i,t]) *r[t]
ps[6,i,t,5] <- 0
ps[6,i,t,6] <- sF[i,t]
ps[6,i,t,7] <- (1-sF[i,t]) * (1-r[t])

ps[7,i,t,1] <- 0
ps[7,i,t,2] <- 0
ps[7,i,t,3] <- 0
ps[7,i,t,4] <- 0
ps[7,i,t,5] <- 0
ps[7,i,t,6] <- 0
ps[7,i,t,7] <- 1

po[5,i,t+1,1] <- 0
po[5,i,t+1,2] <- 0
po[5,i,t+1,3] <- 0
po[5,i,t+1,4] <- 0
po[5,i,t+1,5] <- pLF[i,t+1]
po[5,i,t+1,6] <- 0
po[5,i,t+1,7] <- 1-pLF[i,t+1]

po[6,i,t+1,1] <- 0
po[6,i,t+1,2] <- 0
po[6,i,t+1,3] <- 0
po[6,i,t+1,4] <- 0
po[6,i,t+1,5] <- 0
po[6,i,t+1,6] <- pLF[i,t+1]
po[6,i,t+1,7] <- 1-pLF[i,t+1]

po[7,i,t+1,1] <- 0
po[7,i,t+1,2] <- 0
po[7,i,t+1,3] <- 0
po[7,i,t+1,4] <- 0
po[7,i,t+1,5] <- 0
po[7,i,t+1,6] <- 0
po[7,i,t+1,7] <- 1

} #t
} #i
}

```

```

# Likelihood
for (i in 1:nind) {
  # Define latent state at first capture
  z[i,f[i]] <- MSmat[i,f[i]]
  for (t in (f[i]+1):nyears) {
    # State process: draw S(t) given S(t-1)
    z[i,t] ~ dcat(ps[z[i,t-1], i, t-1,])
    # Observation process: draw O(t) given S(t)
    MSmat[i,t] ~ dcat(po[z[i,t], i, t,])
  } #t
} #i

# 4.3 Likelihood of the Poisson model for fecundity data
for (u in 1:4) {
  for (t in 1:nyears) {
    # Observation process: Poisson
    Brood[u,t] ~ dpois(rho[u,t])
    rho[u,t] <- Fec[u,t] * Female[u,t]
  } #t
} #u

} # END of the BUGS model
",fill = TRUE)
sink()

# bundle data
bugs.data <- list(MSmat = MSmat, nyears = nyears, nind = nind, f = f, Brood = Brood,
Mai = Mai, x = x, EDF = EDF, Female = Female, NTSE = NTSE, z = known.state.ms(MSmat,7))

# initial values
inits <- function(){list(mean.R = runif(1,0,0.5),mean.L = runif(1,0,1),
mean.fec = runif(4,-1,0),alpha = rnorm(1),delta= rnorm(1), beta= rnorm(1),
igepsF = runif(1,0.1,2), sigepsFec = runif(1,0.1,2),sigma.y = runif(1,0.1,2),
njSE = rep(10, (nyears)), n1SE=c(NA,rep(5,(nyears-1))),n2SE = c(NA,rep(3,(nyears-1))),
n3SE = c(NA,rep(2,(nyears-1))), n4SEa = c(NA,rep(1,(nyears-1))),
n4SEb = c(NA,rep(1,(nyears-1))), t1SE = c(NA,rep(2,(nyears-1))),
t2SE = c(NA,rep(2,(nyears-1))), t3SE = c(NA,rep(1,(nyears-1))),
t4SEa = c(NA,rep(1,(nyears-1))), t4SEb = c(NA,rep(1,(nyears-1))),
IMSE = c(NA,rep(2,(nyears-1))), ext2SE = c(NA,rep(1,(nyears-1))),
ext3SEa = c(NA,rep(1,(nyears-1))), ext3SEb = c(NA,rep(1,(nyears-1))),
ext4SEa = c(NA,rep(1,(nyears-1))), ext4SEb = c(NA,rep(1,(nyears-1))),
ext4SEC = c(NA,rep(1,(nyears-1))), ext4SED = c(NA,rep(17,(nyears-1))),
z = ms.init.z(MSmat,f))}

# parameters monitored
parameters
c("mean.phiF","mean.pF","mean.set","mean.R","mean.L","surf","beta","sigepsF","Fec",
"mean.Fec","mean.im","im","delta","Pcp","DDim","alpha","sigepsFec","n1SE","n2SE","n3SE",
"n4SE","NtotSE","IMSE","IYSE","EYSE","t4SE","t4SEC","ext4SE","sigma.y") <-

```

MCMC settings

```

ni <- 90000
nt <- 10
nb <- 40000
nc <- 2

```

call WinBUGS from r

```

AquiIPM <- bugs(bugs.data, inits= inits, parameters=parameters, "AquiIPM.bug", n.chains =
= nc, n.thin = nt, n.iter = ni, n.burnin = nb, debug = T, bugs.directory = bugs.dir,
working.directory = getwd())

```

Article 3 — Designing cost-effective Capture-Recapture surveys for improving monitoring for management: a simulation experiment with structured life-history strategies

Nicolas Lieury^{1,2}, Sébastien Devillard², Aurélien Besnard³, Cécile Ponchon⁴, Olivier Hameau⁵, Olivier Gimenez⁶ & Alexandre Millon^{1†}

1 – Institut Méditerranéen de Biodiversité et d’Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, UMR CNRS IRD Avignon Université, Technopôle Arbois-Méditerranée, Bât. Villemin – BP 80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 04, France

2 – Université de Lyon, F-69000, Lyon ; Université Lyon 1 ; CNRS, UMR5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, F-69622, Villeurbanne, France

3 – CEFE UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, EPHE, laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

4 – Conservatoire d’espaces naturels Provence-Alpes-Côtes-d’Azur, Maison de la Crau, 2 Place Léon Michaud, F-13310, Saint-Martin de Crau, France

5 – Ligue pour la Protection des Oiseaux Provence-Alpes-Côtes-d’Azur, Château de l’Environnement, F-84480, Buoux, France

6 – CEFE UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

† – Corresponding author email address: alexandre.millon@imbe.fr

Running head: Designing cost-effective Capture-Recapture monitoring

Others keywords: *Aquila fasciata; Athene noctua; Neophron percnopterus; Tyto alba;*

For consideration in Journal of Applied Ecology

Abstract

1. Survival rates are key parameters for quantifying the links between demography and environmental changes or management actions. Capture-Recapture (CR) surveys are therefore increasingly implemented in management contexts to estimate variations in survival.
2. However, CR surveys are time-consuming, require skilled practitioners and are therefore particularly expensive. Consequently, CR sampling design is often driven by the amount of resources available for management, with little consideration of the ability to detect change in survival rates. There is yet an opportunity to fulfil this objective for a limited cost.
3. To help devising sound monitoring, we conducted a simulation experiment exploring the ability of a range of CR surveys to detect a change in survival rates, in balance with field-derived human and financial costs. CR surveys differed in terms of number of offspring and adults marked, resighting effort and overall duration. We based our work upon contrasted life-history strategies (short-lived vs long-lived) in birds.
4. For long-lived life-histories with late age at first breeding, we found that capturing and ringing territorial birds at the beginning of a survey is an effective but costly way to limit survey duration at 10 years and fulfilling management objectives.
5. For short-lived life-histories with high juvenile emigration rate, we found that investing in the capture of breeders is more efficient than usual improvements of the fledgling ringing effort. It allows detecting survival changes in only 5 years.
6. *Synthesis and applications.* Our simulation experiment, rooted in real surveys conducted on bird species, explicitly balances the statistical power of CR surveys for detecting survival change with human and financial investments. We derive precise field guidelines to ensure optimal design to be conducted by practitioners and scientists in collaboration, in a wide range of bird life histories.

Introduction

Data collected on marked individuals provide highly valuable information on animal demography. Surveys that consist in capturing wild animals, marking them with permanent and unique tags, releasing them in their environment then recapturing them (i.e. capture-recapture surveys, hereafter CR surveys), have become highly popular tools in evolutionary and applied ecology (Clutton-Brock and Sheldon 2010). Indeed, the repeated captures of marked individuals within a population over time enable the estimation of survival (and recruitment) rates, while accounting for imperfect detection (Lebreton et al. 1992). In a management context, the study of population dynamics aims at detecting environmental or anthropogenic threats on population persistence and evaluating the impact of implemented management actions (harvest, control or conservation). However it traditionally relies on the monitoring of population counts. Deriving survival rates from field data, and more generally opting for a mechanistic approach with the aim of identifying the relative contribution of demographic drivers (fecundity, survival and immigration) is favoured whenever possible for detecting the response of a population to

any perturbation, as it allows oriented management alternatives (e.g. Ortega et al. 2009, see Frederiksen et al. 2014 for a review).

In the last decades many more practitioners opted for survey with the aim of quantifying the variation of demographic rates in response to i) changing environment such as climate or habitat lost and fragmentation, ii) legal hunting, iii) the occurrence of illegal killing (e.g. shooting and poisoning of raptors), and iv) the implementation of regulation/conservation actions (Lindberg 2012, Frederiksen et al. 2014). In all these contexts, the estimation of survival might be particularly informative for building effective evidence-based management (Sutherland et al. 2004), especially long-lived species for which adult survival is the key demographic driver (Saether and Bakke 2000, Gaillard and Yoccoz 2003, Katzner et al. 2006). For instance, the apparent stability in the number of Eagle owl *Bubo bubo* breeding pairs (*sensu* population counts) in the south-western Swiss Alps over 20 years actually hide high adult mortality essentially due to electrocution yet counter-balanced by massive immigration (Schaub et al. 2010). Designing an earlier CR survey might have helped in this case the implementation of evidence-based conservation measures.

The effectiveness of a CR survey to detect and explain changes in survival rates over time depends on different levels of field effort driving final data quantity: the number of marked individuals, the recapture/resighting pressure and the survey duration (Yoccoz et al. 2001, Williams et al. 2002, Frederiksen et al. 2014). Implementing CR surveys of sufficient data quantity is therefore particularly costly in terms of resources, either financial or human. As a consequence, many surveys are designed according to the level of available resources only, and without any projection about the level of precision they could provide.

However, species life-history strategies (in terms of survival, recruitment and dispersal rates) determine the contribution of the different levels of effort in the survey effectiveness. For example, late recruitment in long-lived species limits the proportion of individuals marked as juveniles in the adult population, and is therefore expected to reduce the contribution of juvenile marking in favour of marking and resighting already recruited individuals. Consequently, there are opportunities to reduce the cost of CR surveys by manipulating both sampling effort and sampling design (i.e. the allocation of a total effort in different actions). Attempts have therefore been made to improve the effectiveness of CR according species life-histories (Devineau et al. 2006, Chambert et al. 2012, Lindberg 2012, Lahoz-Monfort et al. 2014). Yet, field-derived quantifications of human and financial investments are currently lacking to weight putative benefit of more effective CR surveys and to provide cost-effective guidelines for optimising sampling design and effort.

Here we propose a simulation experiment, manipulating sampling design and effort, for improving the effectiveness of CR surveys to detect a given change in survival rates after the implementation of conservation actions. We balanced the benefit of different monitoring schemes, with a precise evaluation

of required human and financial resources, directly derived from real-life conservation examples. Our final aim was to provide cost-effective guidelines for the onset of new CR surveys (or the adaptation of existing ones). In order to generalise our guidelines in different contexts, we specifically explored similarities and divergences of our conclusions between two contrasting life-history strategies (short-lived vs long-lived). Furthermore, to increase its relevance, we based our work on two concrete and usual monitoring systems which determine CR sampling design in bird populations: the nest-box survey of short-lived species and the open-nest survey of long-lived birds. We made survey effort to vary according to four main axes: survey duration, number of nests surveyed, proportion of offspring marked, and the number or proportion of adults marked and recaptured.

Methods

Two contrasted life-history strategies

We identified two main characteristics of life-history strategies expected to determine the sampling design of CR surveys. First, the late onset of reproduction in long-lived life-histories delays the resighting of adult birds. Detecting a change in adult survival rate in these species may therefore require the capture and ringing of adults at the beginning of the survey. Second, short-lived life-histories are often characterised by a high emigration rate in the juvenile age, which leads to low juvenile apparent survival (i.e. the combination of true survival and permanent emigration that CR surveys usually estimate). This reduced resighting rate complicates the estimation of adult survival, which also requires specific capture of adults.

To account for these constraints on sampling design, we conducted our simulation experiment on two contrasted bird life-history strategies. We chose study species given our own experience in monitoring and our ability to derive human and financial investments in field work. The long-lived life-history was simulated using demographic parameters we previously estimated on two vulnerable raptor species, the Bonelli's eagle *Aquila fasciata* and the Egyptian vulture *Neophron percnopterus*, at the spatial scale of the south-east of France (approx. 10000 km²; Burger et al. 2013, Constantin et al. 2014). Both species are characterised by long generation time (*sensu* Lebreton and Clobert 1991) around eight years and a major contribution of adult survival in the population dynamics (Chevalier et al. 2015, Tauler et al. 2015). Their survival rates are known to increase with the age of individuals and their territoriality (Grande et al. 2009, Hernandez-Matias et al. 2011). However, the two species differ in the average age at recruitment, i.e. first territory occupancy and breeding event, which is around 4 years-old for the Bonelli's eagle and around 7 years-old for the Egyptian Vulture (Grande 2006, Hernández-Matías et al. 2010). Figure 1 presents the life-cycle graph we build for summarizing the relatively similar demography of these two species. The demographic parameters used for simulations are presented in Table S1 in Supporting Information.

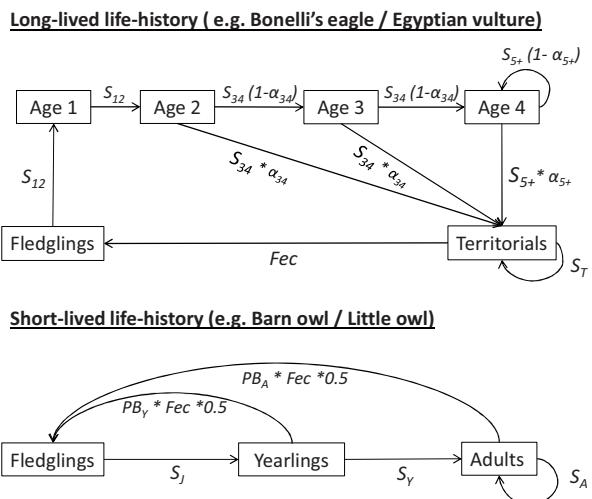


Fig. 1 Life-cycle graph of long- and short-lived life-history strategies. We used these graphs to CR data for both life-history strategies. Arrows indicate the contribution of an age class to another class the year after. S_i are the probability for individuals to survive until age i . α_i are the probability for individuals to acquire a territory and start to reproduce at age i . PB_i are the probability of breeding at age i . Fec is the average fecundity in number of fledglings raised by breeding pairs. In short-lived life-history strategies, only females were captured and monitored. Female fledglings were produced assuming an equilibrated sex-ratio. Sexes were not distinguished in long-lived life-history strategies, assuming equal demographic parameters between them. The simulated value of each of these parameters is indicated in Table S1.

The intensive monitoring of barn owls *Tyto alba* in Switzerland (study area 270 km²; Altwege et al. 2003) inspired our choice for the short-lived life-history (Fig. 1) and its parameterisation (Table S1). Although the species is characterised by a generation time of 3.5 years (Altwege et al. 2003), barn owls can raise between one to eight fledglings as soon as their first birthday and the apparent survival of juveniles is very low. This low apparent survival we simulated is explained by a high fledglings emigration rate (Altwege et al. 2007).

Nest-box vs. open-nest surveys

The life-history strategies we chose also correspond to two distinct monitoring types which determine CR survey design in bird populations. The majority of long-lived birds breed on open nests that allow an easier observation of reproductive events. Chicks are also ringed at nest before fledging. However, adult breeders are really difficult to capture. On the opposite, the adult females of cavity-nesting birds are more easily trapped when incubating eggs or breeding chicks in artificial nest-boxes installed over a study area. Then, fecundity can be monitored and chicks can be ringed when visiting the nest-boxes, as it is done for open-nests. Non-breeding individuals (hereafter floaters) are however very difficult to survey in both monitoring. Finally, although all short-lived birds are not cavity-nesting, contrasting monitoring type added another dimension in generalising our work because it determines the level of effort that can be manipulated.

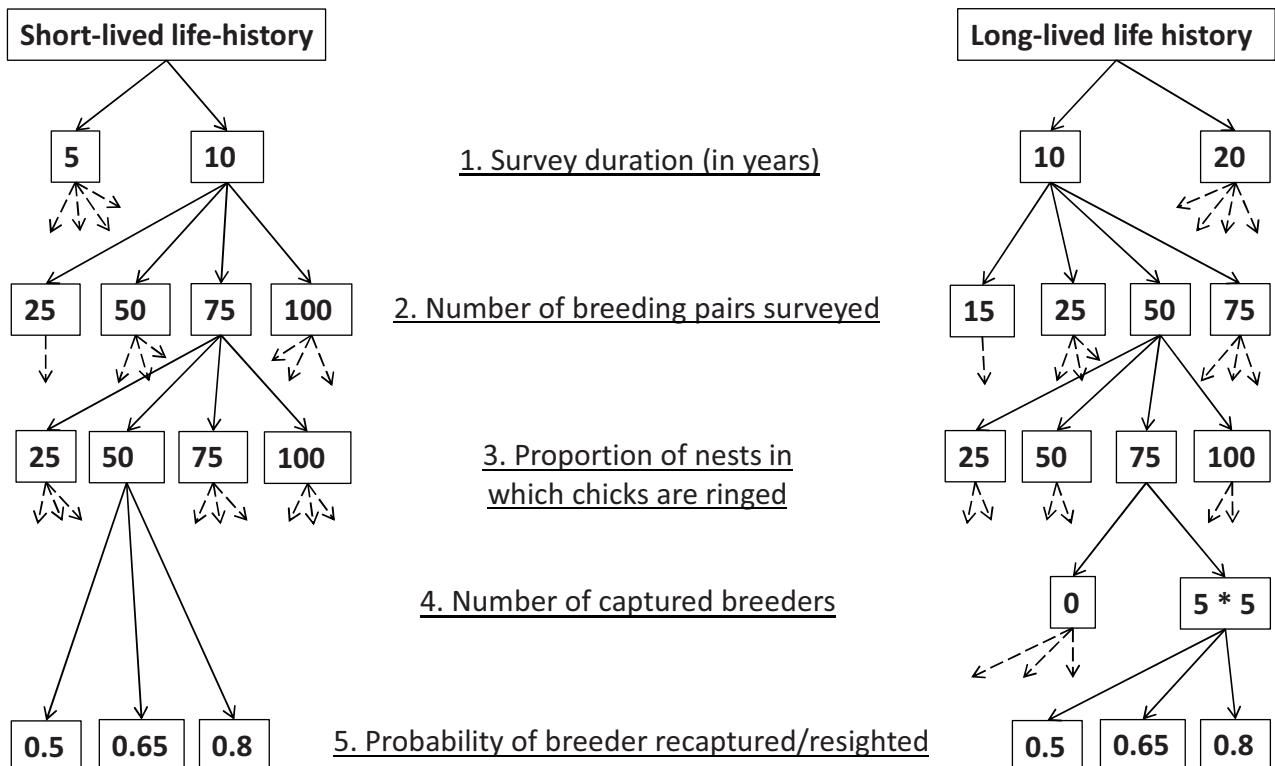


Fig. 2 Simulation combination of different manipulated levels of effort in the Capture-Recapture surveys of two life-history strategies. The hierarchy among levels of effort is often mentioned in the main text.

Manipulating the effort of CR surveys

Figure 2 presents different scenarios in which CR surveys may be designed for the two life-history strategies. We considered four level of effort that could be manipulated. The first level was the survey duration (in number of years) required to detect an effective change in survival. For both life-history strategies, we compared two survey durations corresponding to the associated generation time and two times of it. The second level was the number of breeding pairs surveyed in the area. Since the monitoring of reproductive success is required to determine the best date for fledglings ringing, repeated visits at each known nest are usually made and constitute an important part of the survey investment *a priori*. Once having decided the number of breeding pairs surveyed, a major entry in the CR data set is the number of ringed fledglings. The third level of effort was therefore the proportion of productive nest in which chicks are ringed (hereafter the proportion of ringed fledglings).

In long-lived life-histories associated with open-nest breeding, fledglings used to be ringed in the nest but both territorial and floater birds are very difficult to capture. Fledglings are thus marked with a conventional metal ring and a plastic ring allowing long-distance identification of birds. A fifth level of effort determined the resighting rate of territorial adults according to a specific monitoring of each breeding pairs to identify them. Moreover, due to their late age at recruitment, an upper level of effort could be added with the capture/ringing of a fixed number of territorial birds at the beginning of the CR survey (fourth level in Fig.2). In short-lived cavity nesters, it is easier to catch adults and to ring unmarked individuals, especially females.

Capture-recapture individual histories can thus be completed by the systematic survey of occupied nestboxes. Therefore, in the nestbox survey of short-lived raptors, we only manipulated the fifth level of effort, combining captures and recaptures, and measured by the proportion of breeders captured each year (Fig.2).

Simulating time-series of survival rates

For each combination of manipulated levels of effort (66 and 33 combinations for long- and short-lived life-histories, respectively), we started by simulating one time-series of survival rates following a progressive increase due to a conservation action, in a similar way among ages. For each age, the average survival rate along the survey is given by Table S1. We simulated annual survival rates according to a logit-linear relationship with the standardized effort in conservation. We set the effect of conservation to be maximum at this end of the short survey duration (10 years for long-lived species, 5 years for short-lived species), to mimic realistic situations of species action plans (Fig.S1). The slope of the effect of conservation (+0.02 for a conservation effort moving from 0 to 50 units) was scaled following previous empirical estimations on Bonelli's eagle and Egyptian vulture populations having benefit from conservation plans (Chevalier et al. 2015; Lieury et al. 2015).

Generating CR data set for long-lived life histories

For each combination of manipulated levels of effort, we simulated 500 set of CR histories. These data sets were designed to fit with a multi-state capture-recapture model, which allows distinguishing the survival and the resighting of territorial vs. floaters birds

(Lebreton et al. 2009). The choice of the multi-state model is justified because territorial birds have higher survival and because recruitment determines in practice the number of ringed breeders that could be resighted (Lieury et al. 2015). For each simulated CR data set, we added random environmental variations weakly affecting the simulated time-series of survival according to a logit-linear relationship with a standardized environmental covariate moving from -15 to +15 units by random sampling without a temporal trend. The slope of the effect of environment (+0.005) fit with estimates from a real data set (Lieury et al. 2015).

Then, the total number of ringed fledglings depended on the survey duration, the number of surveyed pairs and the proportion of ringed fledglings (Fig.1). Clutch sizes were randomly generated using a multinomial distribution to account the probability to raise one, two or no fledgling at all (respectively 0.6, 0.3 and 0.1). Females and males are indistinctly ringed and monitored, assuming no differences between sexes (Grande et al. 2009, Hernandez-Matias et al. 2011). We simulated the life history of each individual, ringed as fledgling, using binomial processes following the simulated survival and recruitment rate (Table and Fig.S1). Finally, we generated their resighting histories given the observation probability defined in Table S1 for floaters and according the fifth level of effort on territorial resighting (Fig.2). When the fourth level of effort indicated the capture of territorial birds at the beginning of the survey, we added their simulated CR histories in the same way that birds ringed as fledgling.

Generating CR data set for short-lived life histories

For many cavity nesters, females incubate and brood their chicks but not males. Consequently, males are not caught in many surveys as they require additional type of trapping effort. We therefore simplified our simulation by generating a female-based CR survey only. These data sets were designed to fit with a Cormack-Jolly-Seber model (Lebreton et al. 1992), because most individuals are breeding as soon as their first birthday and because floaters that did not occupy nest-boxes cannot be captured. For each simulated CR data set (500 simulations per 33 combinations of manipulated efforts), we added random environmental variations like in long-lived birds. However, the slope of the effect of environment was stronger and different between juveniles (+0.04) and adults (+0.02), so as to fit with real estimates (Altweig et al. 2007).

The final number of ringed fledglings also depended on survey duration, on the number of surveyed pairs and the proportion of ringed fledglings, but female clutch sizes were randomly generated using Poisson distribution to fit observed variation in this trait between 1 and 8 chicks (Table S1). We simulated the life history of each individual, ringed as fledgling, using binomial processes following the simulated survival rate only (Table and Fig.S1). Finally, we generated their resighting histories given the probability of breeding (conditioning recapture) defined in Table S1 and according the fifth level of effort on the proportion of breeders captured (Fig.2).

From this data on females marked as juveniles, we recorded the annual number of those that were breeding and could be potentially captured. From this number we derived the number of unmarked breeding females, captured and ringed in the first year of the survey. Because the age of birds determines their survival and breeding probability, we dispatched this number of unmarked females among yearlings and adults according to the stable age structure corresponding to the simulated demographic parameters. Their capture histories were finally simulated, allowing the update of the number of unmarked breeders the following year, and so on, until the whole CR data set was completed.

Analysing CR data sets

We analysed each simulated CR data set using a multi-state capture-resighting model for the long-lived, and using a Cormack-Jolly-Seber model for the short-lived life-history strategies. Each time, we estimated the variation of survival, recapture/resighting and recruitment (for the multi-state model only) probabilities according to the defined age classes. We compared this time-invariant model with a model including the estimation of the effect of conservation actions on survival rates. For each analysis, we recorded which model was best supported by the data on the basis of the Akaike's Information Criterion (AIC; Burnham and Anderson 2002). We also recorded the estimated slope of the conservation effect on survival (with associated 95% confidence interval) and the average of each time-invariant demographic parameter. For each combination of manipulated levels of effort, we derived from these records the statistical power to detect the effect of conservation actions over 500 simulations, as the proportion in which the lower confidence interval of the coefficient was above 0. A specific CR survey was considered effective to detect the simulated change in survival rates if the power was above the threshold of 0.7 (Cohen 1988). After having identifying the minimal two first levels of effort (survey duration and number of nest surveyed, Fig.1) required to reach the threshold of statistical power, we calculated the contribution of the three last levels in the estimated increase in statistical power from the minimal to the maximal simulated effort. All simulations were run with R.2.15.1 (R Development Core Team 2012), using "RMark" (Laake 2013) package calling program MARK (Cooch and White 2015) for CR analyses. Comprehensive R scripts are attached in Supplementary Information for encouraging readers to adapt our work in their study system and design cost-effective surveys.

Assigning a cost to each simulated survey

Overall, the human and financial cost of each simulation was derived from our field experience in these two CR surveys. We quantified the survey cost for long-lived life-histories thanks the monitoring of Bonelli's eagles previously described and for short-lived life-histories thanks to a monitoring of little owls *Athene noctua* in south-eastern France. We averaged from different monitoring seasons the recorded number of man-day required to monitor a territorial pairs, to ring fledglings in a nest and to capture a territorial breeder.

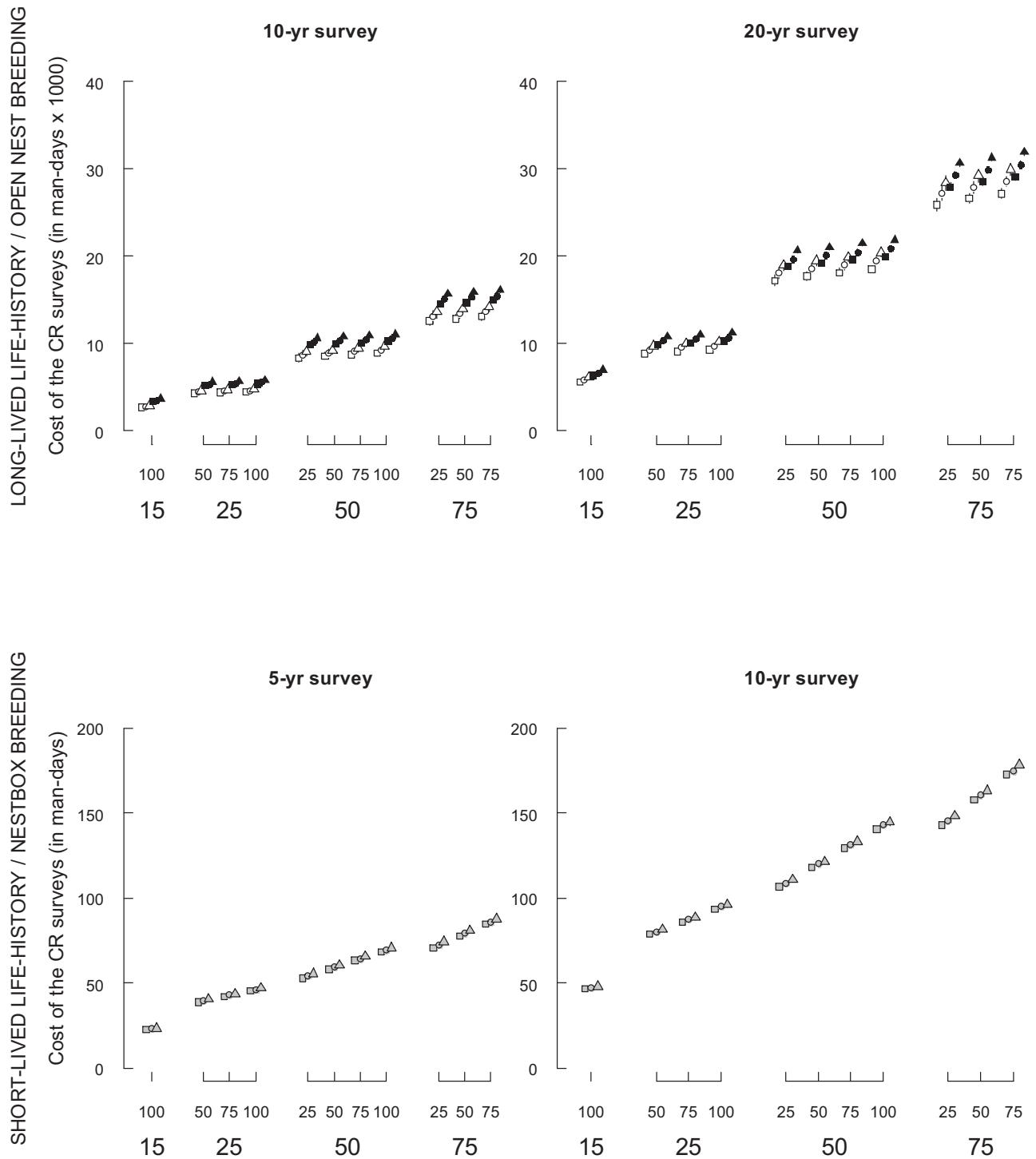


Fig. 3 Total cost in man-day of the different Capture-Recapture surveys for long- and short-lived life-history strategies according to different levels of effort. The first horizontal dimension is the survey duration (first level in Fig.2). The second horizontal dimension (lower x axis) indicates the number of breeding pairs monitored (15, 25, 50, 75 for long-lived and 25, 50, 75 and 100 pairs for short-lived life-histories; second level in Fig.2). The third horizontal dimension (upper x axis) indicates the proportion of ringed fledglings (25, 50, 75 and 100 % depending on the number of pairs monitored; third level in Fig.2). Open symbols represent CR surveys without the capture of breeders, whereas filled symbols represent CR surveys in which 5 breeders are captured during the 5 first years of the survey of long-lived life-histories. This fourth level of effort is absent for short-lived life-histories (grey-filled symbols). The fifth level of effort, the recapture/resighting probability of breeders (Fig.2), is shown by squares (50% of breeders recaptured/resighted), circles (65%) and triangles (80%). A vertical bar represents 95% of the distribution of the total cost of each survey over 500 simulations. Small variations are observed.

For the two kinds of life-history strategies, these investments were multiplied by the number of nest surveyed, the total number of ringed fledglings and the total number of breeders captured. The specific case of the resighting of long-lived breeders required to know the distribution of man-day used to identify a single individual (Fig S2). Moreover, since all territorial birds were not ringed, a certain proportion of identification did not lead to supplementary information in the CR data set. We accounted for this issue that may change according the survey and its progress. To do that, we recorded from simulated life-histories the annual proportion of ringed breeders alive in the study area, and added a supplementary cost of resighting unmarked individuals by sampling in the observed distribution (Fig.S1). Finally, we converted the total number of man-day required for each simulation into financial cost in euros, according the average wage of conservation practitioners in Western Europe accounting for travel fees and supplementary materials (binocular, traps, specific service provider...).

Results

Cost of CR surveys

The total financial cost of simulated CR surveys varied from 1 to 10 million euros for long-lived life-histories and from 5 000 to 60 000 euros for short-lived life-histories. In our Western European context, human investment in man-day represented 97 and 88% of the total financial cost of CR surveys for long- and short-lived strategies respectively (Figure S3). Due to the multiple visits needed to monitor breeding success and calendar, the number of nest surveyed contributed the most to the total cost of CR surveys in both life-history strategies. The survey duration also highly contributed by multiplying this cost (Fig.3). A cost-effective survey should thus minimise these two levels of effort. On the opposite, improving the recapture/resighting probability of breeders only marginally increased the survey cost (Fig.3). Then, all things equal, the capture of some long-lived breeders required more investments than improving their resighting probabilities and increasing the proportion of ringed fledglings. For short-lived life history strategies, increasing the proportion of ringed fledglings was more costly than improving the recapture probability of breeders. These last observations are explained by divergence in the elementary investment in each action (Table S2): capturing a long-lived breeder required 7.5 more time than ringing all chicks in its nest (15 vs. 2 man-days), whereas it needed 0.45 less time in short-lived life-histories (25 vs. 40 min).

Common levels of improvement in CR surveys

For both life-history strategies, the survey duration and the number of nest surveyed are key levels of effort for improving the effectiveness of CR surveys in detecting changes in survival rates (two first horizontal dimensions in Fig.4). First, the majority of surveys reached the threshold of statistical power for long duration, whereas the majority remained insufficient for short duration. Then, only the large numbers of nest surveyed reached the threshold in short duration (50-75

pairs and 75-100 pairs for long- and short-lived species respectively), while only small numbers remained insufficient for long duration (15 vs. 25 pairs; Fig.4).

After that, the capture of adult breeder strongly improved the effectiveness of CR survey, all things equal, for both life-histories (black-filled vs. open similar symbols for long-lived life-histories; grey-filled triangles and circles vs. squares for short-lived life-histories; Fig.4). The late recruitment and the high emigration of fledglings in long- and short-lived life-histories respectively may explain this benefit of capturing adult breeders. Figure 4 also reveals that the power threshold could not be reached in short survey duration without increasing this capture of breeders. Finally, increase the proportion of ringed fledglings benefited CR survey effectiveness in a similar importance than capturing breeders (similar symbols along the third horizontal dimension in Fig.4)

Along the increase of the survey effort and for both life-history strategies, the improvement of the statistical power was mainly due to the reduction of the standard error around the slope of survival changes (Fig. S4).

Specific results for long-lived life-history strategy

All things equal, increasing the proportion of ringed fledglings seemed slightly more effective than capturing breeders (Fig.4: similar symbols along the third horizontal dimension vs. similar symbols open or black-filled). In contrast, the benefit of increasing the resighting probability of territorial birds was more marginal (all things equal in Fig.4: triangles and circles vs. squares).

For the minimal simulated investment in the capture/resighting of breeders (black-filled triangles in Fig.4), reaching the threshold of statistical power needed at least 75% of fledglings ringed on 50 surveyed nests over 10 years. These minimal investment increased at 75% of fledglings ringed on 25 surveyed nests over 20 years if the capture/resighting of breeders were limited (open squares).

Along the increase of the survey effort, the improvement of the statistical power was also explained by a reduce bias (Fig. S4a). We noticed that the bias of low-power surveys was usually positive. The estimation of average survival of breeders was also underestimated for short survey duration without the capture of adults whereas it was slightly positively biased for long survey duration without the capture of adults (Fig. S5).

Specific results for short-lived life-history strategy

For short-lived life-histories, increasing the proportion of breeders captured each year improved the statistical power of the CR survey because it both increased the recapture of marked individuals and the capture of new adults.

The minimal simulated investment in the capture of breeders required at least 75% of fledglings ringed on 75 nests surveyed over 5 year to reach the threshold of statistical power (grey-filled triangles in Fig.4). Nonetheless, the threshold could not be reached in short survey duration without increasing the proportion of caught breeders from 50% (grey-filled squares in Fig.4).

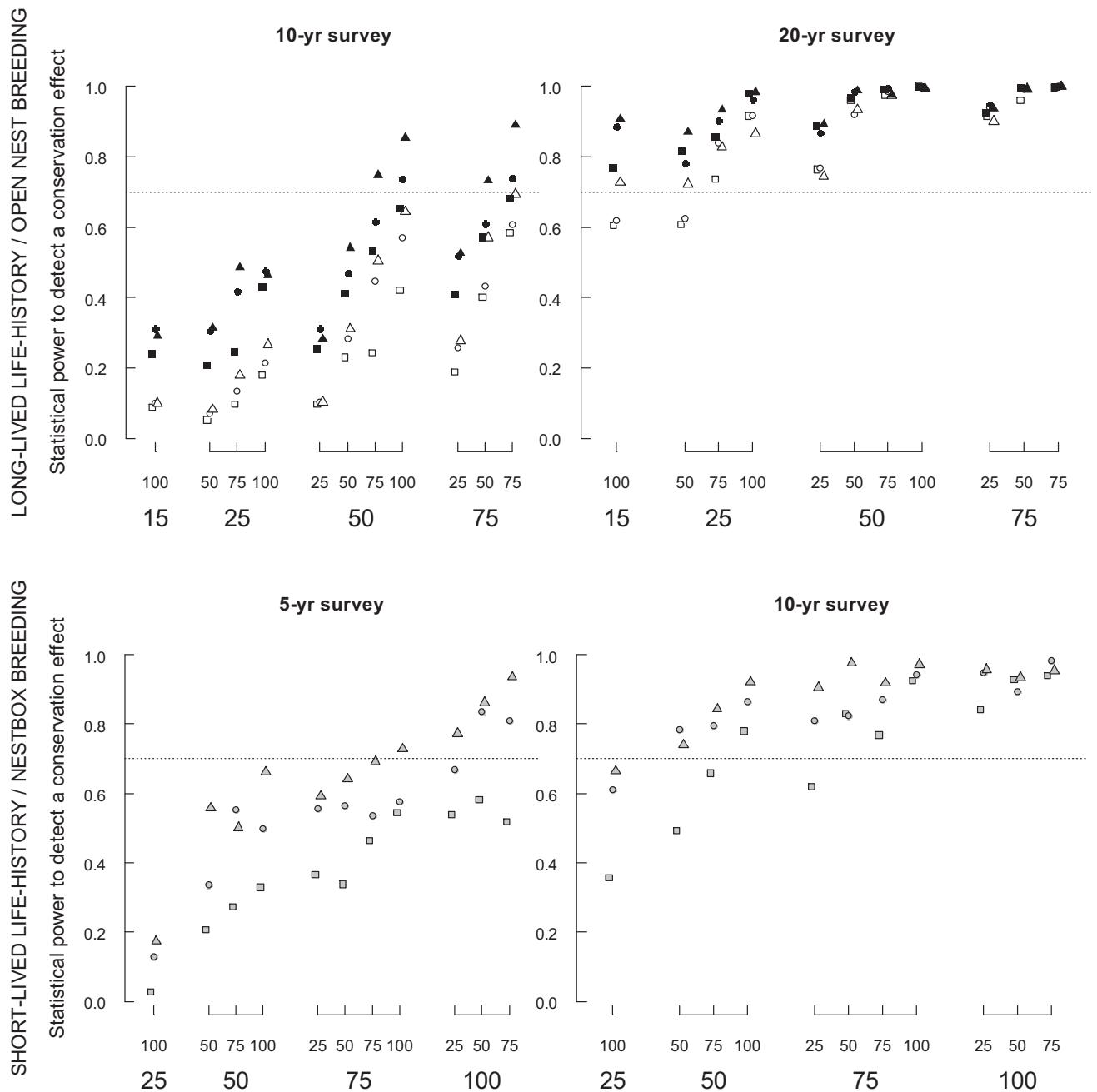


Fig. 4 Statistical power of the different Capture-Recapture surveys to detect an effect of conservation actions on the survival rates of long- and short-lived life-history strategies according to different levels of effort. See the legend of Fig.3 for a detailed description of axis and symbols. Statistical power is defined by the proportion of 500 simulations in which the lower interval (0.05%) of the posterior distribution of the effect exceeds 0.

We noticed no specific trends in absolute bias for short-lived life-history strategies (Fig. S4b). The estimation of average survival of breeders was also negatively biased for short survey duration whereas it was almost unbiased for long survey duration (Fig. S5).

The identification of cost-effective surveys

The more efficient CR surveys were those which surveyed small numbers of nests but on long duration (respectively 10 and 20 years for short- and long-lived species). However, these survey durations generally exceeded the timescale of management planning and did not represent an effective way to quickly adapt conservation actions faced to unknown threats.

Focusing on short survey duration at the minimum number of monitored pairs required to reach the power threshold in long-lived life-histories (i.e. 50 pairs), capturing breeders highly contributed to reach the threshold of statistical power, in addition to the increase of the fledgling ringing effort (27% contribution in power gain from minimal to maximal possible effort vs. 55% cumulated gain from 25 to 100% of ringed fledglings; Fig.5a). However, due to a higher contribution in the increase of the survey cost (50% vs. 20% for the cumulative increase of chicks ringing; Fig.5b), the capture of breeders remained the less cost-effective effort among the different levels (Fig.5c).

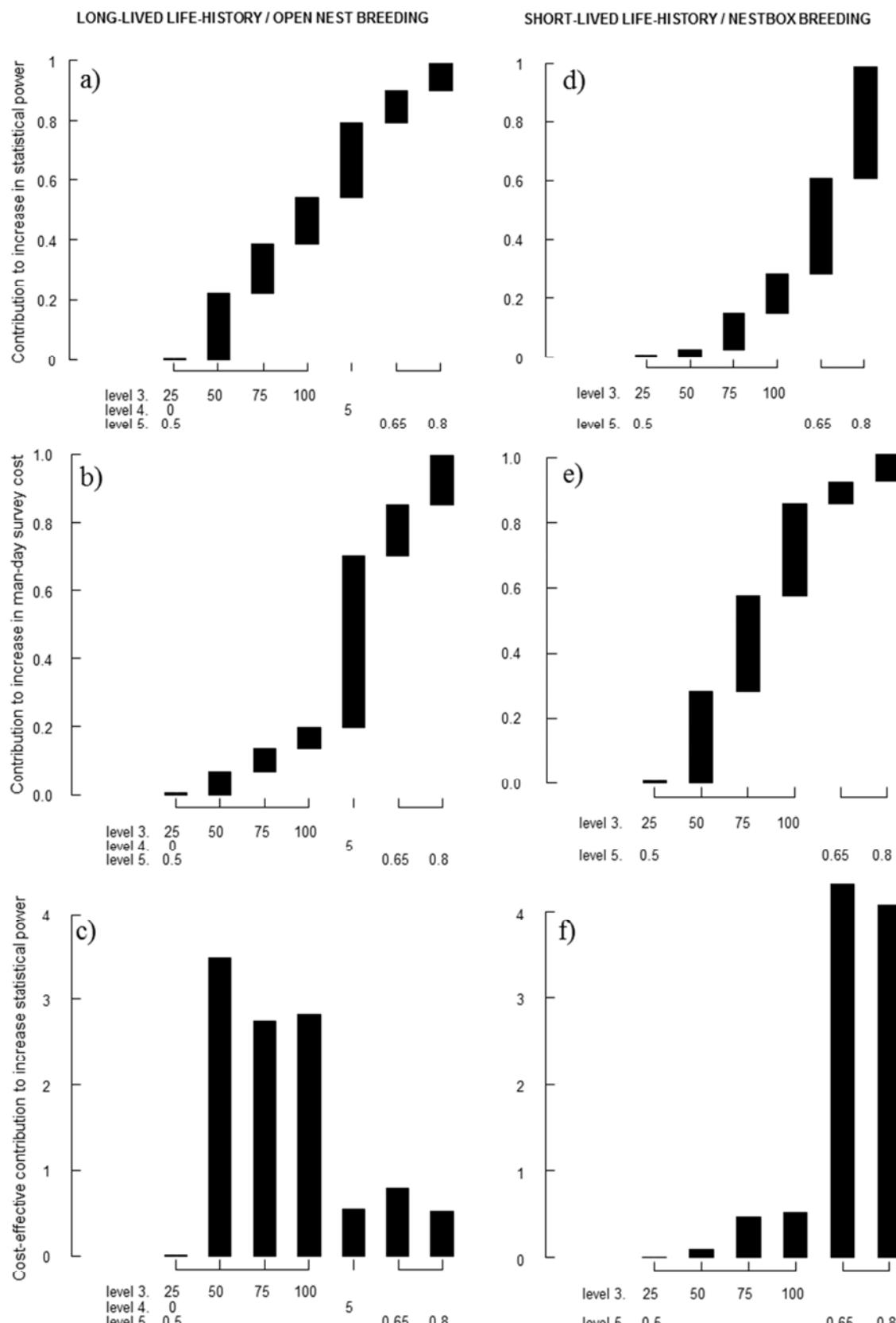


Fig. 5 Cost-effective contribution of different levels of effort in the increase of the statistical power of CR survey to detect change in survival rates for long- and short-lived life-history strategies. The first level of effort was set at short survey duration and the second level at intermediate number of surveyed pairs (50 pairs for long- and 25 for short-lived strategies). The upper panel (a and d) represents the contribution of the three last levels of efforts (Fig.2) to the estimated increase in statistical power from the most basic (level 3 = 25; [level 4 = 0;] level5 = 0.5) to the most effective survey (level 3 = 100;[level 4 = 5;] level5 = 0.8). The medium panel (b and e) represents the contribution associated with the increase in survey cost. The lower panel (c and f) finally figures out the cost-effective contribution of the different supplementary efforts by dividing the contribution in power increase by the contribution in cost increase.

Focusing on short survey duration at the minimum required number of monitored pairs (i.e. 75 pairs), the capture of breeders mainly contributed to reach the power threshold (72% contribution in power gain from 50 to 80% of females captured vs. 28% cumulated gain from 25 to 100% of ringed fledglings; Fig.5d). Moreover, a lower contribution in the increase of the survey cost (15% vs. 85% for the cumulative increase of fledgling ringing; Fig.5e) implied that capturing breeders was the most cost-effective effort among the different levels (Fig.5f)

Discussion

Respectively due to the late recruitment and the high emigration of fledglings in long- and short-lived life-histories, our simulation experiment identified that increasing the survey duration and/or the number of monitored breeding pairs is required for both strategies to fulfil the objective of a CR survey, i.e. to allow the detection of a change in survival rates. However, long survey durations generally exceed the timescale of management planning and do not represent an effective way to quickly adapt conservation action faced to unknown threats (Yoccoz et al. 2001). A relevant alternative for reducing survey duration would be to invest in the capture of adult breeders for counterbalancing the low recruitment of ringed juveniles. We showed that this alternative was the most cost-effective in short-lived life-history strategies, whereas maximising the proportion of surveyed nest in which chicks are ringed is a more efficient option for long-lived life-history strategies.

The late recruitment of long-lived and high emigration of short-lived life-histories

In long-lived life-histories, the late recruitment of locally ringed fledglings prevented from estimating the survival of breeders during the first years of a survey. Because floater birds are resighted with difficulty, the ability to estimate the survival of breeders drives the statistical power to detect a change in all survival rates. Without informative data at the beginning of a short survey, we found that the change in survival rates was imprecisely overestimated, and the average survival underestimated. We did not find a satisfying explanation of this bias but the shape of the simulated time-series of survival might have generated it. Nevertheless, the capture of five breeders during the five first years of the CR survey added crucial information for correctly estimating adult survival and therefore the change in survival rates. We expected that the later the average age at recruitment, the more important this initial capture of breeders.

A similar improvement of the survey effectiveness thanks to the increasing capture of breeders was observed for short-lived life-histories although the ringing of fledglings was supposed to be sufficient given their earlier recruitment. This can be however explained by the strong emigration rate often observed in short-lived species. Indeed, small cavity-nesting birds are well known for their high site-faithfulness once having acquired a territory but also for their high

dispersal rate out of their birth area recorded before at juvenile age (Altwege et al. 2007, Millon et al. 2010). It is interesting to note that two different demographic processes have similar practical consequence for monitoring, i.e. insufficient recapture/resighting histories at the beginning of a survey to estimate survival rates without capturing breeders.

Effective CR surveys are not always the most relevant and the most efficient

Increasing the survey duration and/or the number of breeding pairs monitored was more effective in solving the issue of low local recruitment at the beginning. However, long survey durations exceeded the timescale and the relevance of urgent management planning. Moreover, these levels of effort contribute to the major part of a survey cost because the monitoring of breeding pairs needs repeated visits at the nest and because doubling survey duration also double the overall investment. Therefore these options cannot be retained out of the specific case of initiating long-term monitoring programs.

We then compared the benefit of increasing the proportion of ringed fledglings to the advantage of capturing and monitoring adult breeders. It seems that the high emigration rate in short-lived species is more critical at this point because ringing chicks was less effective than capturing breeders. On the opposite, the later but higher recruitment rate in long-lived strategies equilibrated the benefit of ringing chicks and capturing breeders. Improving the resighting rate of long-lived territorial was less effective than the two other levels of effort probably because the high faithfulness for their territory reduces the importance of identifying an individual each year for estimating adult survival.

Finally, our ability to estimate the human and financial investment for each of the last three competing level of effort was crucial to allow distinguish the most cost-effective in improving CR surveys. Indeed, we noticed that the cost of capturing long-lived breeders was too high to consider this option as an efficient one. Maximising the proportion of surveyed nest in which chicks are ringed is favoured for similar life-history strategies. In contrast, due to the high fecundity of short-lived species, the cost of ringing chicks weighted by their low recruitment exceeded the cost of capturing adult females. Improving the annual proportion of breeding female captured is therefore preferred for similar life-history strategies. Lastly, the low benefit of intensifying the resighting of long-lived territorial birds was reinforced. Indeed, its cost exponentially grew above a certain threshold of resighting rate because of some individuals and breeding areas that were very difficult to survey.

How to move forward?

Our previous guidelines for implemented cost-effective survey are mitigated by the fact that reaching the ability to detect a change in survival rates often required combining the different levels of effort, even the less efficient, if we are to inform management at its timescale. In our study case, we found for example that capturing adult breeders is needed to evaluate

conservation on long-lived birds in less than 10 years. However, the benefit of capturing breeders would increase investments whereas our aim was to optimise CR surveys. To circumvent this issue, we propose cost-effective alternatives to the direct capture of breeders.

For instance, collecting biological materials to implement individual identification through the analysis of DNA might provide highly valuable data. For instance, feathers of breeders can be searched for when each nest is visited for ringing the chicks. Providing that a microsatellite analysis has already been carried out for the species considered, genetic CR data can be gathered at a low financial cost (30-100€ per feather, without supplementary human resources for their collection) compared to the 10 000 € that are currently spent per capture.

Differently, RFID microchip integrated on plastic ring for nestbox breeding birds may reduce the cost of recapturing breeders by recording the ID of the parents entering into the nestbox. Moreover, it should equilibrate the proportion of caught breeders between female and males.

Application to other taxa

This simulation work we performed on two contrasted bird life-history strategies enabled to derive generic statements in birds. Because it was carefully parameterised with explicit field-derived knowledge, our conclusions are directly relevant for species within long-lived open-nest breeding birds and short-lived cavity-nesting birds. In particular, we join comprehensive R script to this article that should help readers to adapt our work and design the most relevant CR survey for their study system. We also make it

really easy to integrate the cost of their own survey by modifying our estimation of human investment as well as the relevant translation in financial cost according to their study location.

However, the different levels of CR survey effort may strongly differ if we leave birds for other phylum like mammals, reptiles, amphibians or insects. For instance, in carnivorous mammals, the realisation of CR surveys is limited by their difficult capture and recapture. The alternative of GPS or VHF tracking is not well suited for the survey of long-lived species. Camera-trapping and Next-Generation Sequencing are currently developed to improve CR survey in such species (O'Connell et al. 2010, Caniglia et al. 2012). We believe that many field specialist of such monitoring will be very interested in weighted alternatives. The way is open for developing cost-effective CR survey and improving the output of population monitoring in management situations.

Acknowledgments

This work was performed using the computing facilities of the CC LBBE/PRABI.

References

All references are included in the bibliography of the thesis manuscript

Supplementary Materials:

All supplementary materials are included in the tome II Chapter 4 of the thesis manuscript

A comprehensive R code follows for long-lived and short-lived strategy

```
#####
# Generation of simulated multi-state data for long-lived life-history strategies
#####
setwd("C:")

library(RMark)

# Define data set parameters
#-----
n.occasions <- 10 # 20          # Define number of year
n.states <- 7           # Define number of states
n.obs <- 7             # Define number of observation

n.pairs <- 25 # 50 / 75 / 100    # number of breeding pairs monitored each year
prop <- 0.25 # 0.5/ 0.75 / 1      # proportion of ringed clutch !
n.adults <- 5 # 5               # number of territorial adults captured the 5 first years

# Define mean recruitment probability
# (Bonelli's eagle life history: mean age at recruitment = 4-5 yr)
alpha34 <- 0.30
alpha5  <- 0.75

# Define mean recapture
pF1 <- 0.05
pF2 <- 0.10
pF3 <- 0.15
PT   <- 0.50 # 0.65/0.8       # depending on supplementary effort from territorial control
```

```

# Define survival rate
mean.phi12 <- 0.6
mean.phi34 <- 0.75
mean.phi5 <- 0.75 # Keep the same rate than phi34 to simplify output
mean.phiT <- 0.9

mu.phi12 <- log(mean.phi12 / (1-mean.phi12))
mu.phi34 <- log(mean.phi34 / (1-mean.phi34))
mu.phi5 <- log(mean.phi5 / (1-mean.phi5))
mu.phiT <- log(mean.phiT / (1-mean.phiT))

Conservation <- c(0, seq(1,50,8), rep(50,n.occasions-8))
# Progressive implementation of a conservation action with few year before and after

# Define function to simulate multistate capture-recapture data from Kery&Schaub 2012
#-----
simul.ms <- function(PSI.STATE, PSI.OBS, marked, unobservable = NA) {
# Unobservable: number of state that is unobservable
n.occasions <- dim(PSI.STATE)[4] + 1
CH <- CH.TRUE <- matrix(NA, ncol = n.occasions, nrow = sum(marked))
# Define a vector with the occasion of marking
mark.occ <- matrix(0, ncol = dim(PSI.STATE)[1], nrow = sum(marked))
g <- colSums(marked)
for (s in 1:dim(PSI.STATE)[1]){
if (g[s]==0) next # To avoid error message if nothing to replace
mark.occ[(cumsum(g[1:s])-g[s]+1)[s]:cumsum(g[1:s])[s],s] <-
rep(1:n.occasions, marked[1:n.occasions,s])
} #s
for (i in 1:sum(marked)){
for (s in 1:dim(PSI.STATE)[1]){
if (mark.occ[i,s]==0) next
first <- mark.occ[i,s]
CH[i,first] <- s
CH.TRUE[i,first] <- s
} #s
for (t in (first+1):n.occasions){
# Multinomial trials for state transitions
if (first==n.occasions) next
state <- which(rmultinom(1, 1, PSI.STATE[CH.TRUE[i,t-1],,i,t-1])==1)
CH.TRUE[i,t] <- state
# Multinomial trials for observation process
event <- which(rmultinom(1, 1, PSI.OBS[CH.TRUE[i,t],,i,t-1])==1)
CH[i,t] <- event
} #t
} #i
# Replace the NA and the highest state number (dead) in the file by 0
CH[is.na(CH)] <- 0
CH[CH==dim(PSI.STATE)[1]] <- 0
CH[CH==unobservable] <- 0
id <- numeric(0)
for (i in 1:dim(CH)[1]){
z <- min(which(CH[i,]!=0))
ifelse(z==dim(CH)[2], id <- c(id,i), id <- c(id))
}
return(list(CH=CH[-id,], CH.TRUE=CH.TRUE[-id,]))
# CH: capture histories to be used
# CH.TRUE: capture histories with perfect observation
}

#####
## Simulations ###
#####

## initiate bootstrap loop
nsim <- 500 # simulation number

```

```

# Stock information on simulated survival
ENV<-matrix(NA,n.occasions,nsim)
PHIF.12<-matrix(NA,n.occasions-1,nsim)
PHIF.34<-matrix(NA,n.occasions-1,nsim)
PHIF.5<-matrix(NA,n.occasions-1,nsim)
PHIT.T<-matrix(NA,n.occasions-1,nsim)

# Stock information on the survey effort
nest<- matrix(NA,n.occasions,nsim)      # number of ringed nest each year
ring<- matrix(NA,n.occasions,nsim)       # number of ringed fledglings each year
rT<-matrix(NA,n.occasions,nsim)          # number of ringed territorial alive
lT<-matrix(NA,n.occasions,nsim)          # number of ringed territorial resighted

# Stock information on the best model
AICSEL<-rep(NA,nsim)                  # stock the names of the best model
AICwtSEL<-rep(NA,nsim)                # stock model ranking AICweight
npar<-rep(NA,nsim)                   # stock model ranking AICweight

# Stock information on the effect of covariate
Consef<-rep(NA,nsim)                 # stock coefficient estimates of the effect of conservation
SECons<-rep(NA,nsim)
LCLCons<-rep(NA,nsim)
UCLCons<-rep(NA,nsim)

# Stock information on average survival rate
phi.12 <-rep(NA,nsim)
phi.34 <-rep(NA,nsim)
phi.5  <-rep(NA,nsim)
phi.T  <-rep(NA,nsim)

P<-matrix(NA,4,nsim)
Psi<-matrix(NA,2,nsim)

# Stock information on annual survival
PhiF12<-matrix(NA,n.occasions-1,nsim)
PhiF34<-matrix(NA,n.occasions-1,nsim)
PhiF5<-matrix(NA,n.occasions-1,nsim)
PhiT<-matrix(NA,n.occasions-1,nsim)
for (b in 1:nsim) {

# Simulated time-series of survival
#-----
Environment <- rnorm (n.occasions, 100,15)
      # Environmental variation to have a more realistic life history
ENV[,b]<- Environment

Ceffect <- 0.02
alpha <- Ceffect * sd(Conservation) # strong effect of conservation action on survival
ffect   <- 0.005
omega <- Effect   * sd(Environment)  # weak effect of environmental variation

stdC    <- rep(NA,(n.occasions-1))
stdE    <- rep(NA,(n.occasions-1))
lphi12 <- rep(NA,(n.occasions-1))
lphi34 <- rep(NA,(n.occasions-1))
lphi5  <- rep(NA,(n.occasions-1))
lphiT   <- rep(NA,(n.occasions-1))
PHI12  <- rep(NA,(n.occasions-1))
PHI34  <- rep(NA,(n.occasions-1))
PHI5   <- rep(NA,(n.occasions-1))
PHIT   <- rep(NA,(n.occasions-1))

  for (tt in 1:(n.occasions-1)) {

```

```

  stdC[tt] <- (Conservation[tt]-mean(Conservation[]))/sd(Conservation[])
    # standardized conservation action
  stdE[tt] <- (Environment[tt]-mean(Environment[]))/sd(Environment[])
    # standardized environmental variation
lphi12[tt] <- mu.phi12 + alpha * stdC[tt] + omega * stdE[tt]
lphi34[tt] <- mu.phi34 + alpha * stdC[tt] + omega * stdE[tt]
lphi5[tt] <- mu.phi5 + alpha * stdC[tt] + omega * stdE[tt]
lphiT[tt] <- mu.phiT + alpha * stdC[tt] + omega * stdE[tt]
  PHI12[tt] <- exp(lphi12[tt])/(1+exp(lphi12[tt]))
  PHI34[tt] <- exp(lphi34[tt])/(1+exp(lphi34[tt]))
  PHI5[tt] <- exp(lphi5[tt])/(1+exp(lphi5[tt]))
  PHIT[tt] <- exp(lphiT[tt])/(1+exp(lphiT[tt]))
} #tt
  PHIF.12[,b] <-PHI12
  PHIF.34[,b] <-PHI34
  PHIF.5[,b] <-PHI5
  PHIT.T[,b] <-PHIT

# Simulated the ringing program
#-----

fec <- rmultinom(n.occasions,n.pairs,c(0.3,0.6,0.1))
# Number of pairs raising fledling according average fecundity of 0.77
fledg<- rbind(round(prop*(fec[2,]+fec[3,]))-fec[3,],fec[3,])
# Ringed 25% (or 50,75,100) of nest with successful breeding
n.fledg <- colSums(rbind(fledg[1,],fledg[2,]*2))

ring[,b]<-n.fledg
nest[,b]<-colSums(fledg)

marked <- matrix(0, ncol = n.states, nrow = n.occasions)
marked[,1] <- n.fledg # captured and ringed as juveniles : all fledglings in a nest
marked[,6] <- c(rep(n.adults,(n.occasions-5)),rep(0,(n.occasions-5)))
  # captured and territorial : 5 ou 0

# Define matrices with survival, transition and recapture probabilities
#-----
# These are 4-dimensional matrices, with
# Dimension 1: state of departure
# Dimension 2: state of arrival
# Dimension 3: individual
# Dimension 4: time
# 1. State process matrix
totrel <- sum(marked)*(n.occasions-1)
PSI.STATE <- array(NA, dim=c(n.states, n.states, totrel, n.occasions-1))
for (i in 1:totrel){
  for (t in 1:(n.occasions-1)){
    PSI.STATE[,,i,t] <- matrix(c(
0, PHI12[t], 0, 0, 0, 0, 1-PHI12[t],
0, 0, PHI12[t], 0, 0, 0, 1-PHI12[t],
0, 0, 0, PHI34[t]*(1-alpha34), 0, PHI34[t]*alpha34, 1-PHI34[t],
0, 0, 0, PHI34[t]*(1-alpha34), PHI34[t]*alpha34, 1-PHI34[t],
0, 0, 0, PHI5[t]*(1-alpha5), PHI5[t]*alpha5, 1-PHI5[t],
0, 0, 0, 0, PHIT[t], 1-PHIT[t],
0, 0, 0, 0, 1), nrow = n.states, byrow = TRUE)
  } #t } #i

# 2. Observation process matrix
PSI.OBS <- array(NA, dim=c(n.states, n.obs, totrel, n.occasions-1))
for (i in 1:totrel){
  for (t in 1:(n.occasions-1)){
    PSI.OBS[,,i,t] <- matrix(c(
0, 0, 0, 0, 0, 1,
0, pF1, 0, 0, 0, 1-pF1,
0, 0, pF2, 0, 0, 1-pF2,

```

```

0,      0,      0,      pF3,      0,      0,      1-pF3,
0,      0,      0,      0,      pF3,      0,      1-pF3,
0,      0,      0,      0,      0,      PT,      1-PT,
0,      0,      0,      0,      0,      0,      1), nrow = n.states, byrow = TRUE)
} #t } #i

# Execute simulation function
#-----
sim <- simul.ms(PSI.STATE, PSI.OBS, marked)
CH <- sim$CH      # CMR histories

if (length(which(CH==6))==0)
  sim <- simul.ms(PSI.STATE, PSI.OBS, marked)
  CH <- sim$CH      # CMR histories

CH.TRUE <- sim$CH.TRUE
# Matrix of true state to count the number of alive ringed territorial each year
# Store the number of alive ringed territorial each year
for (l in 1:n.occasions) {
  rT[l,b]<-length(which(CH.TRUE[,l]==6)) }

# Recode CH matrix: do not separate ringed juvenile and floater state
# 1 = ringed juvenile or floater birds, 2 = territorial birds
rCH <- CH
rCH[rCH==2] <- 1
rCH[rCH==3] <- 1
rCH[rCH==4] <- 1
rCH[rCH==5] <- 1
rCH[rCH==6] <- 2

# Store the number of territorial resighting each year
for (m in 1:n.occasions) {
  lT[m,b]<-length(which(rCH[,m]==2)) }

# Concatenate the capture history to produce a .inp like file
Raptor<-rep(NA,nrow(rCH))

for (n in 1:nrow(rCH)) {
  Raptor[n]<- paste(rCH[n,],collapse="") }
write(Raptor, "RaptorCH.txt")

## RMark analysis #
#####
### Build the design matrix ###
#-----
Rapt<-import.chdata("RaptorCH.txt", field.names=c("ch"), header=FALSE)
Raptor.process<-process.data(Rapt,model="Multistrata", begin.time=2015)
names(Raptor.process)

Raptor.ddl<-make.design.data(Raptor.process)
#Raptor.ddl est la design matrix with any combination of time and age effect

### Add covariables ###
#-----
# Information on conservation action
Cons<-data.frame(Conservation,2015:(2015+n.occasions-1))
names(Cons)<-c("Cons", "time")
Raptor.ddl$S<-merge_design.covariates(Raptor.ddl$S, Cons, bytime=TRUE)

### Constrain transition probability ###
#-----
Raptor.ddl$Psi=
Raptor.ddl$Psi[!(Raptor.ddl$Psi$stratum=="2"&Raptor.ddl$Psi$tostratum=="1"), ]

```

```

#### Define age classes ####
#-----#
# Define age classes in design data for "p"
Raptor.ddl=add.design.data(Raptor.process, Raptor.ddl, parameter="p", type="age",
bins=c(1,2,3,n.occasions), name="ageclass", right=FALSE, replace=TRUE)
statusclass<-c(Raptor.ddl$p$ageclass[Raptor.ddl$stratum=="1"],
rep(4,nrow(Raptor.ddl$p)-nrow(Raptor.ddl$p)/2))
Raptor.ddl$p$statusclass<-as.factor(statusclass)
# Define age classes for "S"
Raptor.ddl=add.design.data(Raptor.process, Raptor.ddl, parameter="S", type="age",
bins=c(0,2,4,n.occasions), name="ageclass", right=FALSE, replace=TRUE)
statusclass<-c(Raptor.ddl$S$ageclass[Raptor.ddl$stratum=="1"],
rep(4,nrow(Raptor.ddl$p)-nrow(Raptor.ddl$p)/2))
Raptor.ddl$S$statusclass<-as.factor(statusclass)

# Define age classes for "Psi"
Raptor.ddl=add.design.data(Raptor.process, Raptor.ddl, parameter="Psi", type="age",
bins=c(0,4,n.occasions), name="ageclass", right=FALSE, replace=TRUE)

psi.age.fixed=list(formula=~ageclass,fixed=list(age=c(0,1),value=0),link="logit")

#### Model definition
#####
## Selection for "S" ##

Raptor.models=function()
{
  S.1=list(formula=~statusclass+Cons)
  S.2=list(formula=~statusclass)

  p.1=list(formula=~statusclass)

  Psi.1=psi.age.fixed

  cml=create.model.list("Multistrata")
  results=mark.wrapper(cml,data=Raptor.process,ddl=Raptor.ddl,adjust=T,delete=T,
  output=F,threads = 5, realvcv=TRUE)
  return(results)
}

Raptor_results=Raptor.models()

npar[b]<-ifelse(length(Raptor_results$"S.1.p.1.Psi.1"$results$npar.unadjusted)==
0,6,Raptor_results$"S.1.p.1.Psi.1"$results$npar.unadjusted)

#### Store results
#####

# Store the name and AICw of the best model
AICSEL[b]<-as.character(Raptor_results$model.table$model[1])==
"S(~statusclass + Cons)p(~statusclass)Psi(~ageclass)"
AICwtSEL[b]<-ifelse(AICSEL[b]==TRUE,Raptor_results$model.table$weight[1],
Raptor_results$model.table$weight[2])

# Store the estimation of the effect of covariable in the model
Consef[b]<-Raptor_results$"S.1.p.1.Psi.1"$results$beta$estimate[5]
LCLCons[b]<-Raptor_results$"S.1.p.1.Psi.1"$results$beta$lcl[5]
SECons[b]<-Raptor_results$"S.1.p.1.Psi.1"$results$beta$se[5]
UCLCons[b]<-Raptor_results$"S.1.p.1.Psi.1"$results$beta$ucl[5]

# Store the estimation of p and psi
cmr<-Raptor_results$"S.2.p.1.Psi.1"$results$real
phi.12[b] <-cmr$estimate[1]
phi.34[b] <-cmr$estimate[2]
phi.5[b] <-cmr$estimate[3]

```

```

phi.T[b] <-cmr$estimate[4]

# Store the estimation of p and psi
p<-cmr[grep("p", rownames(cmr)), ]
psi<-cmr[grep("Psi", rownames(cmr)), ]

P[,b]<-p$estimate
Psi[,b]<-psi$estimate[1:2]

# Store the estimation of phi
cmr_estimates<-Raptor_results$"S.1.p.1.Psi.1"$results$real
S<-cmr_estimates[grep("S", rownames(cmr_estimates)), ]
SA<-cmr_estimates[grep("s2", rownames(S)), ]
phiT<-cbind.data.frame(c(2015:(2015+n.occasions-2)),SA$estimate)
names(phiT)<-c("time","survie_terr")

SF<-cmr_estimates[grep("s1", rownames(S)), ]
SF0<-cmr_estimates[grep("a0 ", rownames(SF)), ]
SF12<-cmr_estimates[grep("a1 ", rownames(SF)), ]
Sj<-rbind(SF0,SF12)
phi12<-cbind.data.frame(c(2015:(2015+n.occasions-2)),Sj$estimate)
names(phi12)<-c("time","survie_12")

SF2<-cmr_estimates[grep("a2 ", rownames(SF)), ]
SF34<-cmr_estimates[grep("a3 ", rownames(SF)), ]
Si<-c(PHI34[1],PHI34[2],PHI34[3],SF34[,1])
      # estimation of 2017 in extrapolated to 2015 and 2016
phi34<-cbind.data.frame(c(2015:(2015+n.occasions-2)),Si)
names(phi34)<-c("time","survie_34")

SF5<-cmr_estimates[grep("c1 ", rownames(SF)), ]
Sy<-c(PHI5[1],PHI5[2],PHI5[3],PHI5[4],SF5[5:9,1])
      # estimation of 2019 in extrapolated to 2015 -2018
phi5<-cbind.data.frame(c(2015:(2015+n.occasions-2)),Sy)
names(phi5)<-c("time","survie_5")

PhiF12[,b] <- c(phi12$survie_12,rep(phi12$survie_12[9],n.occasions-10))
PhiF34[,b] <- c(phi34$survie_34,rep(phi34$survie_34[9],n.occasions-10))
PhiF5[,b] <- c(phi5$survie_5,rep(phi5$survie_5[9],n.occasions-10))
PhiT[,b] <- c(phiT$survie_terr,rep(phiT$survie_terr[9],n.occasions-10))

} #t

##### Visualise results
#####
length(which(AICSEL==TRUE))/length(AICSEL)
      # Proportion of simulation with the conservation model selected

par(mar=c(5,5,1,1))
hist(AICwtSEL, xlim=c(0,1), xlab="Conservation model AICwt", main="")
text(x = 0.2, y = 50, paste("P(r>0) = ",length(which(AICSEL==TRUE))/length(AICSEL)), pos = 4, font = 3, cex = 1)

par(mfrow=c(1,2))
summary(Consef)
hist(Consef, freq=F,xlim=c(-0.05,0.2), breaks=75,ylim=c(0,100),xlab="Effect of conservation on survival", main="")
lines(density(Consef), lwd=3)
segments(Ceffect,0,Ceffect,150,lwd=3,col="blue")
segments(0,0,0,150,lwd=3,lty=3)
text(x = 0.05, y = 100, paste("P(r>0) = ",length(which(Consef>0))/length(Consef)), pos = 4, font = 3, cex = 1)
      # Distribution of the estimated effect of conservation among 500 simulations

```

```

length(which(LCLCons>0))/length(LCLCons)
  # Power of the CR survey to detect a change in survival rate
summary(LCLCons)
hist(LCLCons, freq=F, xlim=c(-0.05,0.05), breaks=75, ylim=c(0,100), xlab="Lower confidence
interval", main="")
segments(0,0,0,150, lwd=3, lty=3)
lines(density(LCLCons), lwd=3)
text(x = -0.04, y = 100, paste("P(r>0) = ", length(which(LCLCons>0))/length(LCLCons)), pos = 4, font = 3, cex = 1)

##### Extracted results#####
Result<-cbind(c(1:nsim),rep(Ceffect,nsim),rep(n.occasions,nsim),rep(n.pairs,nsim),
rep(prop,nsim),rep(n.adults,nsim),rep(PT,nsim)      rowSums(t(nest)),t(ring),t(rT),t(lT),
AICSEL,AICwtSEL,npar,Consef,SECons,LCLCons,UCLCons,t(P),t(Psi),phi.12,phi.34,phi5,phiT)

Result<-as.data.frame(Result)
names(Result)<- c("nsim","Ceffect","n.occ","n.pairs","prop","n.ad","PT","Nest",
"Ring1","Ring2","Ring3","Ring4","Ring5","Ring6","Ring7","Ring8","Ring9","Ring10",
"Live1","Live2","Live3","Live4","Live5","Live6","Live7","Live8","Live9","Live10",
"Read1","Read2","Read3","Read4","Read5","Read6","Read7","Read8","Read9","Read10",
"pBest","AICwt","npar","IdEff","IdSE","LCLEff","UCLEff","p1","p2","p3","pT","psi2","psi
3","phi12","phi34","phi5","phiT")

write.table(Result,"Output_HighEff_noocc10_npairs75_prop50_nad5_PT50.txt",quote=F)
  # Extracted table from a single CR survey

#-----#
## Calculation of survey cost #####
#-----#
TOT  # Final table with merged tables extracted from each CR survey

TH <- 300 # Financial cost of a man-day
CB <- 10 # Cost of a Darvik ring
JM <- 1500 # Cost of binoculars
LV <- 2500 # Cost of long-distance binoculars
CCA<- 1100+1000+380+700+1110 # Supplementary fees for the capture of adults
CCC<- 1200 # Supplementary fees for the resighting of adults

JLE<-(2.1,2.4,5.9,1.3,1.9,9.1,3.1,10.0,1.7,0.9,0.9,2.0,1.1,1.1,3.4,4.3,3.1,3.6,5.6,7.8,
1.9,1.2,3.2,4.9,13.7) # Distribution of man-day for single identification (Fig.S2)
JCE<-c(1.4,1.9,3.8,9.1,2.0,1.4,1.4,3.7,1.8,2.2,3.1,1.0,3.1,1.5,13.7)
  # Distribution of man-day for unmarked identification (Fig.S2)

# Cost for the monitoring of breeding pairs (level 2 in Fig.2)
TOT$TPairs<-TOT$n.pairs * TOT$n.occ * 14 # in man-days
  # Survey a single pairs require half a man-day per week during 7 months (14=7*4*0.5)
TOT$CPairs<-TOT$TPairs * TH + JM + LV      # in euros + supplementary materials

# Cost of fledgling ringing
TOT$TRing<-TOT$Nest * 2      # Ring all chicks in a nest required 2 man-days

TOT$CRing<-TOT$TRing * TH + CB*(sum(TOT$RingX))
  # in euros + supplementary materials (ring)

# Cost of adult capture
TOT$TAd<-TOT$n.ad * 5 * 15
  # A single capture require 15 man-days of habituation and capture
TOT$CAd<- (TOT$TAd * TH) + (TOT$n.ad * 5 * CCA)
  # in euros + supplementary materials

# Cost of territorial resighting
TOT$TRead1<- sum(TOT$ReadX)  # Sum of the identification realized

```

```

TOT$TRead2<-rep (NA, nrow(TOT) )
  for (s in 1:nrow(TOT)) {
TOT$TRead2 [s]<-sum(sample(JLE,TOT$TRead1[s],replace=T)) }
    # Sample the number of man-days required for all these identifications

Cont<-matrix(NA,nrow(TOT),10)
  for (i in 1:nrow(TOT)) {
    for (t in 1:10) {
  if (TOT[i,t+17]==0)      Cont [i,t]<-0
else  Cont[i,t]<-(TOT[i,4]*2*(TOT[i,t+27]/TOT[i,t+17]))-TOT[i,t+27]
    } #t } #i
TOT$TCont1<-rowSums(round(Cont)) # Sum of identification of unmarked birds
TOT$TCont2<-rep (NA, nrow(TOT))
  for (s in 1:nrow(TOT)) {
TOT$TCont2 [s]<-sum(sample(JCE,TOT$TCont1[s],replace=T)) }
    # Sample the number of man-days required for all these identifications

TOT$CRead<-TOT$TRead2 * TH + TOT$TCont2 * TH + LV + JM + CCC
  # in euros + supplementary materials (ring)

# Annual survey management
TOT$TSurv<- 8 * TOT$n.OCC # 8 man-day per year (data writing, command materials...)
TOT$CSurv<- TOT$TSurv *TH # in euros

# Total man-days required for a CR Survey
TOT$HTot <- (TOT$TPairs + TOT$TRing + TOT$TAd + TOT$TRead2 + TOT$TCont2+ TOT$TSurv)

# Total cost in euros required for a CR Survey
TOT$CTot <- (TOT$CPairs + TOT$CRing + TOT$CAd + TOT$CRead + TOT$CSurv)

write.table(TOT, "TOTFinal.txt", quote=F)

# TOTFinal is the final table using for drawing figure and analysing contribution to
power increased

```

*Article 4 — Compensatory immigration challenges predator control:
An experimental evidence-based approach improves management*

Nicolas Lieury, Sandrine Ruette, Sébastien Devillard, Michel Albaret, Franck Drouyer, Bruno Baudoux & Alexandre Millon



Research Article

Compensatory Immigration Challenges Predator Control: An Experimental Evidence-Based Approach Improves Management

NICOLAS LIEURY, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Technopôle Arbois-Méditerranée, Bâtiment Villemin-BP 80, F-13545, Aix-en-Provence cedex 04, France

SANDRINE RUETTE,¹ Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Prédateurs Animaux Déprédateurs, Montfort, Birieux 01330, France

SEBASTIEN DEVILLARD, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, Université de Lyon, Université Lyon 1, CNRS, F-69000, Lyon UMR5558, Villeurbanne F-69622, France

MICHEL ALBARET, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Prédateurs Animaux Déprédateurs, Montfort, Birieux 01330, France

FRANCK DROUYER, Fédération départementale des chasseurs d'Ille-et-Vilaine, Maison de la Chasse, Beauregard, Saint-Symphorien 35630, France

BRUNO BAUDOUX, Fédération départementale des chasseurs de l'Aube, Maison de la Chasse, Chemin de la Queue de la Pelle, La Rivière de Corps 10440, France

ALEXANDRE MILLON, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Technopôle Arbois-Méditerranée, Bâtiment Villemin-BP 80, Aix-en-Provence cedex 04 F-13545, France

ABSTRACT Attempts to control predator numbers through spatially restricted culling typically faces a compensation process via immigration from surrounding source populations. To extend control effort to avoid this issue is in most instances impractical, both logically and financially. Evidence-based strategy is therefore required to improve management practices. In close collaboration with local managers and hunters, we manipulated culling effort on red fox (*Vulpes vulpes*) over 5–6 years in 5 areas measuring $246 \pm 53 \text{ km}^2$. We estimated fox density in late February each year by spotlight counts with distance sampling and estimated reproductive performance by post-mortem examination of culled foxes. We then used mixed modeling to assess how culling rate (defined as foxes killed/foxes available) affected fox population growth from year to year, accounting for compensatory feedbacks. We found a strong compensatory density feedback acting through immigration, allowing red fox populations to resist high culling rates. Culling appeared ineffective at reducing late winter densities to below 25–32% of the estimated carrying capacity. On average, an annual culling rate equivalent to about 45% of the pre-breeding population was required to maintain density at 1 fox/ km^2 , given a carrying capacity of 1.5 foxes/ km^2 , although there was considerable variation among sites. The required culling rate dropped to 25% if the culling could be performed during winter, after the fox dispersal period. In contrast, culling during the pre-dispersal breeding period was totally compensated for through immigration by the following February. Concentrating culling during the winter could improve the ability of practitioners to control year-to-year trends in fox numbers, taking into account site-specific carrying capacity. A winter strategy would also reduce the number of animals killed and hence the ethical and logistical costs of fox control, given limited financial and human resources. Our study illustrates how collaboration between local practitioners and scientists can make large-scale replicated management experiments achievable, leading to mutually approved guidelines. © 2015 The Wildlife Society.

KEY WORDS carrying capacity, compensatory immigration, demographic compensation, density feedback, evidence-based management, mammalian carnivores, predator control, red fox, *Vulpes vulpes*.

Compensatory density feedback is the positive response of population growth to density reduction. This process is a cornerstone in both theoretical and applied population

ecology (Herrando-Pérez et al. 2012). In a management context, it renders the harvest of wildlife resources sustainable (Skalski et al. 2005). However, it also challenges the management of species considered as over-abundant, impairing the reduction of their impact on human activity (e.g., livestock farming, game hunting; Baker et al. 2007). The control of predators, alien or native, has recently become a popular tool for favoring species of conservation concern

Received: 22 September 2014; Accepted: 7 January 2015
Published: 25 February 2015

¹E-mail: sandrine.ruette@oncfs.gouv.fr

(Goodrich and Buskirk 1995). In the field however, practitioners often fail to reduce density, and the culling of a large number of individuals raises animal welfare concern (Baker et al. 2007).

The aggregated response of population growth rate to variation in density (ensemble density feedback; sensu Herrando-Pérez et al. 2012) is achieved through demographic rates such as survival and recruitment (i.e., component density feedbacks). However, compensatory survival has not been generally supported by evidence (e.g., Cooley et al. 2009 and Servany et al. 2011, but revealed in Bartmann et al. 1992; see Lebreton 2005 for theoretical perspectives). Likewise, enhanced recruitment has been demonstrated under long-term selective pressures (e.g., Servany et al. 2011) but rarely for annual compensation (example in Byrom 2002). Moreover, the strength of component density feedbacks is only weakly related to the strength of the ensemble density feedbacks measured in bird and mammal populations (Herrando-Pérez et al. 2012). This mismatch might partially originate from the failure to account for the open nature of wild populations that practitioners often face.

Indeed, there is growing empirical evidence on the crucial role of immigration from surrounding areas in compensating for local culling (hereafter compensatory immigration, Beasley et al. 2013), especially in mammalian carnivores (Novaro et al. 2005, Loveridge et al. 2007, Cooley et al. 2009, Andreasen et al. 2012, Reynolds et al. 2013). This spatial process may impair management actions because the geographic scale may exceed that of management areas (Bryce et al. 2011; e.g., fox dispersal distances in Illinois: 45 km in average; range: 1–478 km; Gosselink et al. 2010). In this context, the management solution usually requires extension of the spatial scale of actions. Whereas this might be feasible for range-restricted populations, country-scale management of widely distributed species is typically intractable, both logically and financially (Saunders et al. 2010). Therefore, there is an urgent need to find a feasible alternative solution to this issue by merging current scientific knowledge with field experiments, in an analogous way to evidence-based conservation (Sutherland et al. 2004).

We developed such an approach in the context of red fox (*Vulpes vulpes*) culling. For many managers, the aim of fox culling is to maintain reduced densities over the years so as to reduce predation impact on farmed poultry, game species (e.g., lagomorphs and grouse; Baker et al. 2006) and species of conservation concern (ground-nesting birds, e.g., lapwing and plover; Fletcher et al. 2010). The effectiveness of culling in reducing fox densities at a regional scale has been much debated over the last decades (Hewson 1986, Heydon and Reynolds 2000, Aebsicher et al. 2003, Baker and Harris 2005). In Australia, where the red fox is an invasive species, long-term and large-scale poisoning programs did not necessarily benefit endemic endangered species (Saunders et al. 2010, Walsh et al. 2012). As for many mammalian carnivores, compensatory immigration is thought to underpin the resistance of fox populations to control (Hewson 1986, Harding et al. 2001, Rushton et al. 2006). To date, evidence-based fox management is still lacking, precluding the spread of relevant guidelines.

To bridge this gap, we designed, together with local practitioners, a field experiment to measure at a regional scale (100–1,000 km²) the effect on fox densities of manipulated culling effort in 5 sites over 5–6 years. We calculated realized culling rates based on an exhaustive collection of carcasses from hunters and trappers. We estimated fox densities from spotlight counts using distance sampling methods allowing valid among-site comparisons by correcting for imperfect detectability (Ruette et al. 2003). We derived population growth rates from these estimations. Our objectives were threefold. First, we wanted to quantify the required culling rate for maintaining stable fox densities at the observed average density (1 fox/km²). Second, we measured site-specific culling impacts to investigate whether the population response to culling varied according to the demographic context (i.e., how close the population density was from the carrying capacity). Finally, we aimed at identifying a culling strategy that minimizes the compensatory response of foxes for the same effectiveness, and therefore reduces the number of animals killed and the effort of local practitioners, in a context of limited financial and human resources. To achieve this, we compared the impact of culling between distinct periods along the species life cycle, specifically contrasting breeding versus dispersal periods. Indeed, if immigration is the main compensatory process in red fox dynamics, we expected post-dispersal culling to be less compensated for than culling during the breeding period.

STUDY AREA

The French Game and Wildlife Agency (ONCFS) and the associations of hunters and trappers manipulated year-round fox culling in 5 management units ($246 \pm 53 \text{ km}^2$; Fig. S1 available online at www.onlinelibrary.wiley.com) located in 2 French regions at the same latitude: Brittany (sites A, B, and C; $\geq 10 \text{ km}$ apart) and Champagne (sites D and E separated by the Seine River). The study took place from 2002 to 2012, but was not synchronous across all 5 sites. Hunting (fox drives with or without dogs, ultimately killed by shooting) occurred between October and February, and trapping occurred between December and April. Culling at the den occurred in April. Night shooting occurred only in sites D–E between December and May.

METHODS

Culling Survey

The experiment consisted of asking local hunters and trappers to increase their culling effort compared to basal level, without any bounty. The increased effort was, however, not directly quantified in terms of culling activity. In Brittany (sites A, B, and C), hunters and trappers culled an average of $1.95 \pm 0.74 \text{ foxes/km}^2/\text{yr}$, from February 2003 (Feb 2002 for site A) to January 2007. In Champagne (sites D and E), the culling strategy followed a control impact design between 2006 and 2012. Hunters and trappers increased their effort in site D from February 2009 to January 2012, and in site E from February 2006 to January 2009. Basal hunting effort was applied between 2006 and 2009 in D and between 2009

and 2012 in E. The basal and intense culling effort resulted in 0.46 ± 0.08 and 1.30 ± 0.23 foxes/km²/yr, respectively. Across all sites and years of study, the annual culling bag averaged 1.46 ± 0.85 foxes/km²/yr (range: 0.34–4.1; Table S1).

All cub and adult carcasses were collected from hunters and trappers by ONCFS, providing a precise annual culling bag. The culling method and locality were also recorded (Table S2). Because of the advanced deterioration of some carcasses, only 65% of carcasses were analyzed (aged from tooth cementum, count of placental scars) in Brittany and 90% in Champagne. The date of death was recorded for the analyzed carcasses only. A management year started on 1 February when we performed spotlight counts. We delineated periods (Fig. 1 and Table S2) as follows: the gestation period (K_G) was when only adult residents were present (Feb–Mar), the breeding period (K_B) started at cub birth and lasted as long as cubs stayed in the den (Apr–Jun; Ruette and Albaret 2011), and the dispersal period (K_D) lasted from late spring to mid-winter when both adults and juveniles might have dispersed and found territories (Jul–Jan). Thus, bags included adult and cubs for K_B and K_D . The known number of non-analyzed carcasses was annually distributed among K_G , K_B , and K_D , according to the temporal distribution of analyzed carcasses among the different methods used.

The age at death was determined from the carcasses based on the number of annual growth lines visible in the tooth cementum (Ruette and Albaret 2011; Matson's laboratories,

Milltown, MT, USA). We assigned foxes to age classes based on their recruitment into the adult population on 1 February of the year following birth (i.e., at the age of 10 months when foxes were deemed sexually mature and undifferentiated from older animals). From 10 months, foxes were classified as adults, whereas foxes less than 10 months old were classified as cubs. We collected undamaged uteri from 899 vixens. We estimated litter size for 755 reproductive vixens from the count of embryos and placental scars (Ruette and Albaret 2011).

Density Estimation

We estimated fox densities using spotlight counts during the first 2 weeks of February, when only adults were present (Ruette et al. 2003; Supplemental Material 3). We performed line-transect surveys each year in Brittany sites (number of transects: $A=49$, $B=38$, $C=38$), whereas we used point-transect surveys in Champagne sites ($D=90$, $E=103$). The change of method occurred after a modification of road safety legislation, but both methods gave similar results when conducted simultaneously in the same site (Ruette et al. 2003). We accounted for imperfect detectability using multiple-covariate distance sampling (Buckland et al. 1993, Marques et al. 2007). We completed all analyses in DISTANCE 6.0 (<http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance>, accessed 25 Oct 2012). We derived confidence intervals from a bootstrap method ($n=999$). This method gave N_t , the initial population size every year (Fig. 1).

Population Modeling

For each site, we estimated annual and age-specific reproductive performance as average litter size (LS) and proportion of breeding females (PB ; Table S2). We calculated the annual number of cubs n_J born in April (Fig. 1) retrospectively given the estimated age-specific reproductive parameters (LS and PB), the female culling bag in April ($N_t \times 0.5 - K_G \times 0.5$, where 0.5 is the proportion of females in the adult population), and C_i , the proportion of adult females of age i in this bag:

$$n_J = (N_t - K_G) \times 0.5 \times LS \times PB \quad (1)$$

We defined a culling rate as the period-specific cull divided by the estimated number of foxes available at the start of each period (culling potential hereafter; Fig. 1). To estimate the culling rate during gestation (CR_G), the culling potential was the adult population size estimated in February, N_t . We assumed that in April, $N_t - K_G$ remaining adults gave birth to n_J cubs. The culling potential N'_t was thus the remaining adults ($N_t - K_G + n_J$). N'_t allowed us to estimate culling rates during both the breeding and dispersal periods (CR_B and CR_D , respectively). We could not directly calculate CR_D because, during this period, an unknown number of immigrant foxes enters the focal population, therefore preventing a proper estimate of foxes available for culling. To circumvent this issue, we chose to calculate CR_D relative to N_t (i.e., not accounting for K_B). By so doing, CR_D

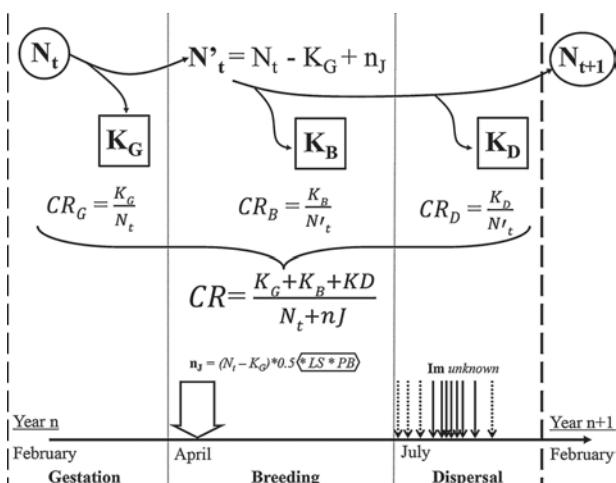


Figure 1. Culling rate projected on the red fox life cycle for foxes in northern France. A year is divided into 3 life periods: gestation (G ; Feb–Mar), breeding (B ; Apr–Jun), and dispersal (D ; Jul–Jan). Information sources are spotlight counts (circle; adult abundance estimation N_t in Feb), uterus examination (hexagon; proportion of breeding females PB and litter size LS), and culling bags of the 3 periods: K_G , K_B , and K_D (squares). This information enabled the calculation of an annual culling rate CR and its distribution among the 3 periods (CR_G , CR_B , and CR_D). Each culling rate corresponds to the ratio of the number of killed foxes by the potential number of foxes that could have been killed during the same period. Arrows indicate the birth period given n_J , estimated from uterus examination and the period of immigration (Im), characterized according to the literature, by a peak around September (solid arrows) and possible arrivals from early July to late winter (dotted arrows).

remained interpretable as a proportion of the initial population that have been killed and remained meaningful for setting quotas. Finally, the annual culling potential referred to $N_t + n_j$, so that we estimated an annual culling rate (CR).

We aimed at explaining the response of annual population growth rate ($\lambda_t = N_{t+1}/N_t$) to variation in culling rates. Additional explanatory variables included density (D) measured in the different sites to account for density feedback. Given the maximum population growth rate (λ_{\max}) of the species and the site-specific carrying capacity (κ), we assumed that any fox populations followed a logistic growth of the form (Skalski et al. 2005):

$$N_{t+1} = N_t + N_t(\lambda_{\max} - 1)(1 - N_t/\kappa) \quad (2)$$

Then, investigating ensemble density feedback requires transforming (2) in:

$$\lambda_t = \beta_0 + \beta_1 D_t \text{ with } \beta_0 = \lambda_{\max} \text{ and } \beta_1 = (1 - \lambda_{\max})/\kappa \quad (3)$$

We used linear mixed models (LMM) because our limited data set ($n = 28$ site \times year) precluded the investigation of non-linear models, and because we were interested in making predictions for an average population and not for each specific site (Zuur et al. 2009). We built 2 sets of models: 1 considering the impact of annual culling and another investigating the influence of a period-specific management. For both sets of models, we followed the model selection procedure recommended by Zuur et al. (2009).

Our starting model contained culling rate and density in interaction as fixed effects. Variation in natural mortality or reproduction could not specifically be accounted for in the model, because longitudinal data on individuals was lacking. The model equation concerning annual culling impact was:

$$\lambda_t = \beta_0 + \beta_1 D_t + \beta_2 CR_t + \beta_3 D_t CR_t. \quad (4)$$

In a first step, we looked for potential autocorrelation within the measurement time-series at each site and we found that an autoregressive structure of first order improved the model ($\pi = -0.75$; Likelihood ratio: 6.46; $P = 0.011$). In a second step, we tested a variety of random effects that take site specificity into account (Table S4) keeping the initial fixed effect and autoregressive structures. We expected site specificity to act on the strength of density feedback (β_1) because of difference in κ , and on the interaction between density and culling rate (β_3), if the magnitude of compensation changed with κ (Péron 2013). We also expected λ_{\max} to be constant among sites. We tested first the relevance of a random effect of the site on the slope β_1 of the density feedback and/or on the intercept β_0 . Then, we added a random effect of the site on the slope β_3 of culling impact only if a random effect on density feedback was selected.

We selected models (Table S4) according to Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AIC_c; Burnham and Anderson 2002). If a random effect on the strength of density feedback was selected, we were able to derive site-specific κ from β_1 , given an estimation of λ_{\max} using β_0 (Chamaillé-Jammes et al. 2008). For each site, κ corresponded to the predicted density when $\lambda = 1$ and the

D/κ ratio measured how close average observed density was below κ . These estimations assumed that site-specific κ was constant over the years. Concerning the second set of models with period-specific culling rates (CR_i), we encountered a convergence issue that prevented us from using the full random structure. So, we limited the complexity of the model by adding only a random effect on the density feedback β_1 . We investigated the influence of the D/κ ratio on culling impact only by the fixed interaction between CR_i and D , ignoring site specificity.

We built a set of candidate models containing CR and D with and without their interactions. We selected the best fixed effects based on AIC_c and assessed model fit on a visual inspection of residuals. We predicted the strength of the density feedback along the range of observed densities given zero culling. Then, we predicted culling impact along the range of observed culling rates for 2 levels of density: the observed average (1 fox/km²) and a lower level (0.5 fox/km²) to represent a situation of lower D/κ ratio. Because we estimated densities with uncertainty, we performed a bootstrap procedure with a random sampling of densities ($n_b = 1,000$) in their estimated range before culling rate estimation, model selection, and predictions (Supplemental Material 5). This bootstrap allowed us to propagate the uncertainty over our predictions. Lastly, when looking at CR_i , we identified an issue of collinearity between CR_G and CR_D (variance inflation factors of CR_G and $CR_D > 2.5$; Zuur et al. 2009). As a consequence, we avoided interpretation based on a single best model and we used a model-averaging procedure after the bootstrap between 3 competing models containing every CR_i as additive fixed effects and each interaction between CR_i and D , compared to the model without interactions. We ran all analyses with R.2.15.1 (R Development Core Team 2012, www.r-project.org, accessed 10 Dec 2012), using packages nlme (<http://cran.r-project.org/web/packages/nlme>, accessed 25 Feb 2013) and AICcmodavg (<http://cran.r-project.org/web/packages/AICcmodavg>, accessed 15 Dec 2012; see Supplemental Material 6 for R codes).

RESULTS

Density Variations Under Contrasting Culling Effort

Annual culling rates (CR) varied across sites from 30% to 176%. In sites A, B, and C, CR fluctuated around 60% of the estimated population size (Fig. 2 and Table S2). The observed decrease in CR and increased density after February 2005 for sites A and B highlight the difficulty for managers to sustain an intense effort over more than 2–3 years. In sites D and E, the experimental design met the target, with CR during periods of low culling intensity being on average 40%, whereas periods of intense effort achieved an average CR of 140%.

Overall, density estimates varied from 0.3 to 2.5 foxes/km² across sites (Fig. 2 and Table S2): around 1 in A and C, 2.25 in B, and 0.5 in D and E. In sites A and B, fox densities increased by 56% and 34% over 5 years, respectively, despite an applied CR of 60%. The same pattern was observed during

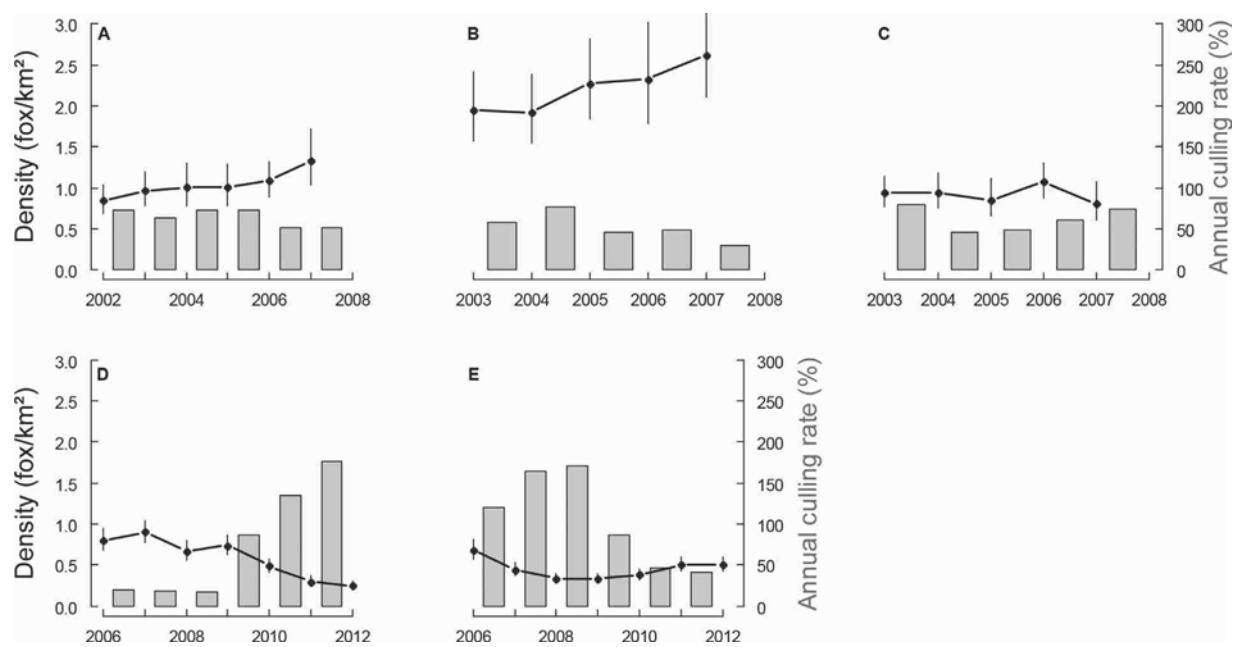


Figure 2. Simultaneous variations of annual fox density and culling rate in sites A to E in northern France. Densities in fox/km² are presented with 95% confidence intervals (black dots with error bars) derived from a bootstrap procedure. Associated annual culling rates (CR) correspond to the proportion of available individuals in the area that have been killed (grey bars).

the period of low culling intensity at site E (47% increase between Feb 2009 and 2012). In contrast, densities did not increase in sites C and D during periods with similarly low culling intensity. Finally, intense culling in sites D and E induced a decrease in density of 51% and 59%, respectively.

Influence of Compensatory Density Feedback on Culling Impact

Red fox population growth experienced ensemble compensatory density feedback (Table 1, Fig. 3A; $\Delta AIC_c = 7.67$ when compared to the model without density feedback). The site-averaged estimates corresponded to a population with $D = 1.02 \pm 0.63$ fox/km² and $\kappa = 1.5 \pm 0.6$. The strength of density feedback depended on the site-specific carrying

capacity (κ). Observed densities never exceeded estimated κ . The closer the density was to κ , the stronger the compensatory density feedback (Table 1, Fig. 3A). The selected random structure included a site effect affecting density feedback strength (Table S4). Site-specific κ was estimated between 0.9 and 8.3 foxes/km² (Fig. 3A) and sites differed in their D/κ ratio (decreasing from 98% to 26% with a sequence of sites D, E, C, A, and B; Table 1). Thus, κ was estimated to be higher in the bocage region of Brittany than in the intensive agricultural landscape of Champagne. The maximum population growth rate was estimated at 1.56 ± 0.07 across sites (Fig. 3A; Table 1).

Culling impact increased as density approached κ , i.e., for higher D/κ ratio (Fig. 3A and B, Table 1). For the

Table 1. Model output (fixed and random effects, average and site-specific coefficients) of annual growth rate variations according to fox density (Density), culling rate (CR), and random site-specific carrying capacity (κ) for populations of red foxes at 5 sites (A–E) in northern France, 2002–2012. Study sites are sorted in increasing values of κ .

Fixed effects		Intercept		Coefficients		SE		<i>P</i> -value	
		CR		1.56		0.07		<1.10 ⁻⁴	
		Density		0.09		0.13		0.509	
		CR × Density		−0.37		0.12		0.006	
		−0.49				0.11		<0.001	
Random effects ^a		CR: 0.249		Density: 0.217		Residual: 0.112			
Coefficients	Site	D ^b	Density	κ	D/ κ	CR(D=1)	D (=1)/ κ	CR (D=0.5)	D (=0.5)/ κ
Average	1	−0.37	1.5	0.67	−0.41	0.67	0.67	−0.16	0.33
D	0.9	−0.65	0.91	0.98	−0.69	1.11	−0.44	0.55	
E	0.68	−0.45	1.05	0.65	−0.60	0.95	−0.34	0.47	
C	0.92	−0.37	1.53	0.60	−0.41	0.65	−0.15	0.32	
A	1.04	−0.29	1.95	0.53	−0.31	0.51	−0.06	0.25	
B	2.22	−0.07	8.33	0.26	−0.06	0.12	0.19	0.06	

^a Standard deviation associated with the random effect of site on the slope of culling rate (CR) and density feedback (Density).

^b Average density (foxes/km²) of each site during the study period.

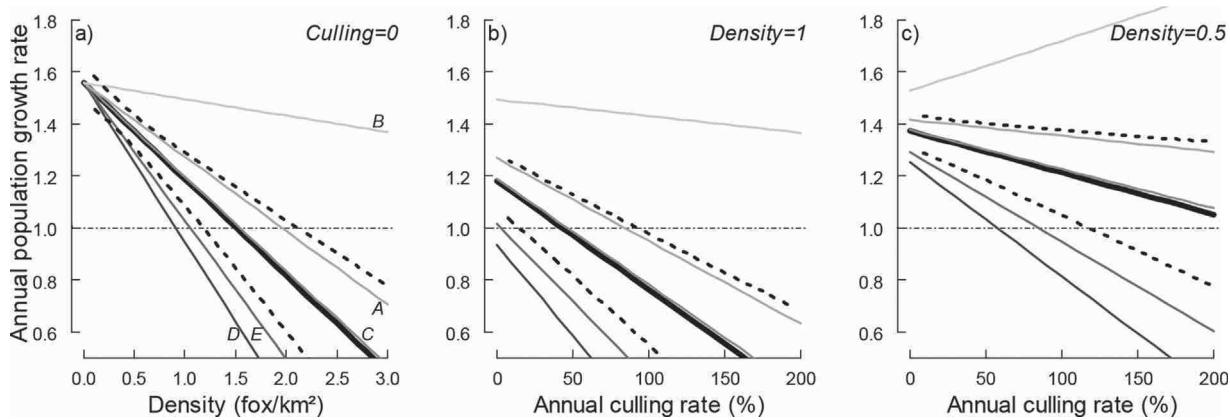


Figure 3. Model predictions of annual growth rate according to fox density and annual culling rate in northern France, 2002–2012. The thicker line corresponds to the site-averaged estimates ($k \sim 1.5$) with associated standard errors (dotted lines). Thinner lines correspond to the site-specific random slopes of our 5 study sites (A–E), as indicated in the left graph. The darker the shade of grey, the smaller κ , the carrying capacity of the site and the closer the site-average density to κ . Predictions are drawn a) according to density given a null annual culling rate; the common intercept identifies the maximum population growth rate λ_{\max} of the species and the intersections of slopes with $\lambda = 1$ correspond to κ ; b) according to annual culling rate given densities of 1 (i.e., the site-average), or c) given densities of 0.5 (a situation at a lower density/ κ ratio).

site-averaged situation (Fig. 3B), we predicted a significant impact of annual culling with CR of 45% (visual range of confidence 20–80%) to maintain the population growth at 1. However, below an approximate D/κ ratio of 25–32%, we predicted a decrease of culling impact, which was then unable to prevent population growth (Fig. 3A and B; Table 1). This variation of culling impact according to the D/κ ratio was revealed by a significant interaction between culling rate and density (Table 1; $\Delta AIC_c = 2.76$ when compared to the model without interaction). Site-specificity was highlighted by a random effect of site affecting culling impact (Table S4). The identification of density feedback and average culling impact was robust to bootstrapping (Supplemental Material 5).

Period-Specific Culling Impact and Compensatory Immigration

If culling effort had been restricted to a specific period along the red fox life cycle, only culling during dispersal would have significantly affected population growth (Fig. 4; Table 2). In

contrast, culling during gestation or breeding would have had no impact on density in the following February, i.e., it would have been compensated for (Fig. 4A and B). Moreover, in the site-averaged situation, concentrating culling during dispersal would have required only 25% of animals killed to maintain stability (Fig. 4C) instead of 45% for culling all year round (Fig. 3B).

Finally, interpreting the influence of density feedback on period-specific culling impact was more difficult with our data (Table 2). The model without an interaction between density and period-specific culling had greater AIC weight and the coefficients of the models with an interaction had large confidence intervals. This indicated that none of these interactions were significant (Table 2).

DISCUSSION

The analysis of our experiment suggests that a strong compensation by immigration negated the effect of red fox culling conducted in farming landscapes of France. We

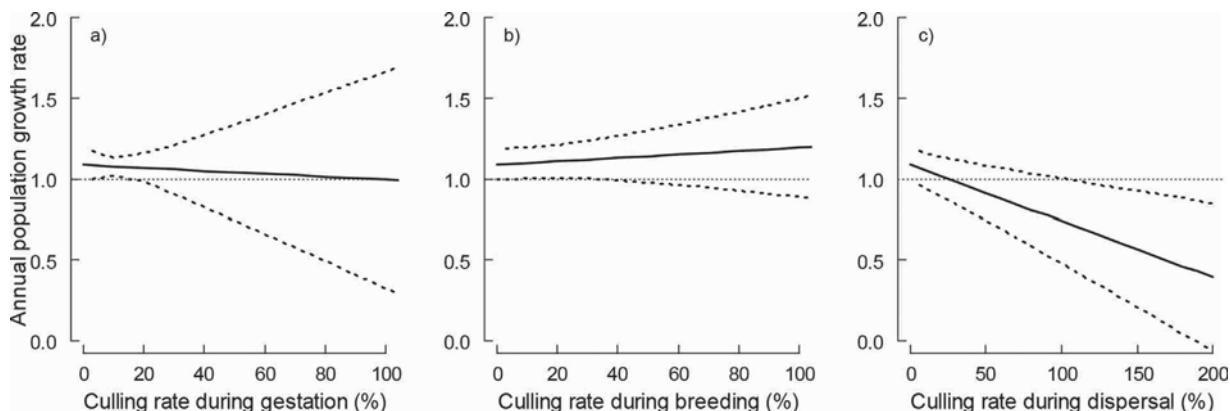


Figure 4. Model-averaged predictions after bootstrap of annual growth rate according to period-specific culling rates (CR) of red foxes in northern France, 2002–2012: a) CR_G during gestation, b) CR_B during breeding, and c) CR_D during dispersal. The solid line corresponds to the site-average situation ($k \sim 1.5$), dashed lines are associated standard deviation, and predictions are given holding all other culling rates at 0 and with a density of 1 (i.e., the site-average; dotted line).

Table 2. Model output after bootstrap of annual growth rate variations according to density (Density) and culling rate of red foxes in northern France, 2002–2012, during gestation (CR_G ; Feb–Mar), breeding (CR_B ; Apr–Jun), and dispersal (CR_D ; Jul–Jan). For each model, we provide Akaike's Information Criterion weights (AICw) and coefficient estimates ($\pm SD$). We also provide model-averaged predictions of period-specific culling impact for 2 levels of density.

Model	AICw	Density	CR_G	CR_B	CR_D	Interaction
$CR_G \times \text{Density} + CR_B + CR_D$	0.11	-0.31 ± 0.35	0.15 ± 1.04	0.11 ± 0.29	-0.37 ± 0.21^a	-0.36 ± 0.86
$CR_G + CR_B \times \text{Density} + CR_D$	0.13	-0.31 ± 0.32	-0.16 ± 0.76	0.27 ± 0.44	-0.34 ± 0.20^a	-0.31 ± 0.70
$CR_G + CR_B + CR_D \times \text{Density}$	0.16	-0.38 ± 0.31	0.07 ± 0.78	0.17 ± 0.28	-0.48 ± 0.29^a	0.14 ± 0.25
$CR_G + CR_B + CR_D$	0.60	-0.36 ± 0.32	-0.12 ± 0.74	0.15 ± 0.26	-0.35 ± 0.20^a	
Model-averaged predictions (Density = 1)			-0.10	0.11	-0.35	
Model-averaged predictions (Density = 0.5)			-0.03	0.16	-0.38	

^a Significant effect with a standard deviation lower than the associated estimate.

quantified the culling impact on red fox population dynamics in different ecological conditions (site-specific carrying capacity κ) and management actions (varying culling effort). We showed that because of strong compensatory density feedback, culling was more likely to reduce late winter density when density was close to κ and when applied during the dispersal period.

Compensatory Response of Red Fox Populations by Immigration

Low culling rates did not succeed in reducing late winter fox density. The recommended intense culling effort was difficult to maintain over 5 years in relatively high-density sites ($1\text{--}3 \text{ fox}/\text{km}^2$), and fox densities did not decrease there. In contrast, density halved on low-density sites ($<1 \text{ fox}/\text{km}^2$) as a result of an intense effort; each year more individuals were killed than were estimated to be present before reproduction. In site E, densities partially recovered following the relaxation of culling effort. Overall, our results highlight the ability of red fox populations to compensate for culling.

Compensation in a controlled or harvested population occurs when the remaining individuals show enhanced demographic parameters (Baker et al. 2007). Because our analysis split annual culling into 3 distinct phases of the biological cycle, we were able to infer which parameters (survival, reproduction, or immigration) drove compensation. Culling during the gestation period was compensated for. This compensation could have arisen because of higher survival, reproduction in spring, and/or immigration in autumn. Culling during reproduction had little impact on next-year density, suggesting that recruitment was not involved in compensation. Finally, culling strongly affected population growth when applied intensively during the dispersal period. We hypothesize that the reduction in immigration due to culling during the dispersal phase prevented the recolonization of vacant territories prior to the next breeding season and thus dispersal could no longer compensate for culling. Moreover, the number of foxes killed exceeded the total estimated population size (including adults counted in February and estimated cub numbers), suggesting that immigrants were also killed. Thus, culling might have more impact when applied after most dispersal takes place (late summer and early autumn) up to the beginning of parturition so as to avoid creating vacancies by limiting immigration. This strategy could also take advan-

tage of the natural mortality of juveniles in winter (Byrom 2002). Nevertheless, the collinearity between the culling rate of gestation and dispersal periods may imply that culling during gestation could have a higher impact than predicted in our analyses and that compensatory survival may have a non-negligible influence. Gathering new data to quantify immigration (telemetry, capture-recapture data) are required to confirm our results while relaxing our assumptions.

When the objective is to reduce predation on other species (e.g., breeding game birds), an alternative strategy commonly suggested involves targeting lactating females in spring. In our experiment, the culling bag during the breeding period was more female-biased (Table S1), yet it appears to be totally compensated for by next February (Fig. 4B). This suggests that dispersal outweighed the benefit of sex- or age-specific management because the density of adults rearing cubs in spring is very similar to the estimated density in the previous February (very little dispersal takes place at this period). It is likely that shifting culling effort from the breeding period to winter would be equivalent (or perhaps better) in terms of density reduction, and would involve fewer kills. Nonetheless, it remains to be tested by proper field experiments contrasting spring culling (what is usually suggested) and post-dispersal culling.

Our experimental results overall reveal that immigration is likely to be the main process by which compensation operates in the red fox. This has been already hypothesized (Hewson 1986, Heydon and Reynolds 2000, Harding et al. 2001, Rushton et al. 2006, Newsome et al. 2014), but demonstrated only in a different fox species, *Pseudalopex culpaeus* (Novaro et al. 2005). Such demographic response can be explained by the high proportion of juveniles (73% for males and 32% for females) and adults (around 33% for both sex; Trewella et al. 1988) having the potential to disperse over long distances (e.g., in Illinois, USA: 45 km in average; range: 1–478 km; Gosselink et al. 2010). Because this range exceeds the gap between our study sites within a region (approx. 10 km apart in Brittany, the width of the Seine river in Champagne), abutting sites cannot be considered as fully independent demographically. However, much of the area surrounding our study sites was non-manipulated and therefore represented a substantial source of immigrants (Fig. S1). Further work is needed to understand potential mechanisms underlying compensatory immigration in terms of dispersal behavior. Our results suggest that the probability of a fox settling in a particular site is likely to be

density-dependent, with foxes transiting through a heavily culled site (therefore with low density) having a higher probability to settle there.

Field-Derived Estimates of Culling Impact on Red Fox Population Dynamics

Besides the characterization of the compensatory response, we quantified the culling impact on population growth to predict the culling rate needed for stabilizing density around 1 fox/km² (i.e., the average density in this study). We predicted that around 45% of the estimated numbers of individuals based on February counts had to be killed, although estimates strongly differed among sites (from 0% in site D to 650% in site A; Fig. 3B). How reliable is this culling rate and how relevant is it for management actions?

The accuracy of a culling rate may suffer from uncertainty in both the culling bag and population density estimates. Concerned by the reliability of data collected by a network of volunteers (Macdonald and Johnson 1996), we systematically and directly collected carcasses of hunted foxes so as to obtain a precise annual culling bag. We estimated densities using distance sampling methods to account for imperfect detection of animals (Buckland et al. 1993). Yet, our estimates may be slightly underestimated because of a lower detection rate at the shortest distances, possibly stemming from individuals fleeing the approaching vehicle hiding in surrounding hedges, woods, or topographic depression. These foxes, not accounted in the curved detection function (see Supplemental Material 3), could have induced a slight violation of the assumption of complete detection on the transect and led to over-estimated culling rates (max. 160–180%). There was, however, no reason for this bias to vary over time, and population growth rates were therefore properly estimated. Furthermore, derived guidelines remain practically valid as long as densities are estimated with the same protocol each year. For the above reasons, we are confident that our estimates of culling rate reached a high level of accuracy.

Notably, our predictions of the required proportion of kill for the site-averaged model fall in the lower range of those from modeling studies: 60% of individuals (Macdonald and Johnson 1996), 50% of adults and 25% of juveniles (Harding et al. 2001), 65% of individuals (Hone 1999), and 60–80% of individuals (Rushton et al. 2006). However, the uncertainty of our estimates remained large (visual range 20–80%; Fig. 3). Besides sampling variance due to the limited number of replicates (inherent to the spatial scale of this study), a substantial amount of variance arose from the ecological context of each site (e.g., carrying capacity, past culling regimes).

Site-Specific Culling Impact According to Variation in Carrying Capacity

Fox populations experienced compensatory ensemble density feedback, even in the absence of culling. Their intrinsic growth was limited by the carrying capacity of the habitat. Except for extreme variations of food availability in the arctic environment or suburban areas (Bino et al. 2010), this generalist predator is known to be weakly influenced by

annual variations in food supply (e.g., vole cycles) over its temperate distribution (Baker et al. 2006). Thus, we assumed that κ did not vary between years but among sites (O'Mahony et al. 1999). We estimated greater κ in the bocage region of Brittany than in the intensive agricultural landscape of Champagne, probably because of the lower food abundance and diversity associated with intensive crops. In particular, the availability of human wastes in a town of 20,000 inhabitants in site B might explain a high estimated value of κ (Bino et al. 2010).

Our analysis revealed that this variation of κ among sites influenced the compensatory response of fox populations through immigration. We found that the magnitude of culling compensation increased the further the density was from κ . Intrinsically (i.e., without culling), the compensatory density feedback was stronger when D was close to κ . In this situation, there may be a large number of resident non-breeding individuals that will immediately fill territories vacated by natural death or culling. Assuming that non-breeders have lower survival (e.g., Harding et al. 2001), compensatory survival is therefore expected to be stronger in this situation and immigration is limited by the precedence of resident animals. In contrast, we found that compensatory immigration after culling increased significantly when D was far below κ . In this case, individuals that fill vacant territories are expected to be mostly immigrants, as there are virtually no local non-breeders. In extreme cases, immigration may drive post-culling densities to exceed pre-culling densities (Fig. 3C). Overall, because the compensation of culling effects was the weakest in the situation where compensatory survival seemed the strongest, we hypothesized that variation in non-culling mortality should be negligible relative to the importance of immigration.

The practical consequence of these variations in the magnitude of compensation was that successful reduction of red fox densities could have been obtained above 25–32% of the site-specific carrying capacity (κ). Successful management appeared to be very difficult to achieve below this threshold. Moreover, long-term fox control requires an intense and continuous effort. At high density (>1 fox/km², independent of proximity to κ), the number of foxes to be killed may exceed our local management capacity. Site-specificity (current density and κ levels) is thus a key component of fox management that should be accounted for by practitioners (Heydon and Reynolds 2000). If the estimation of the carrying capacity remains a practical issue, available data should allow us to broadly characterize the density level according to habitat types (e.g., 94 sites monitored by the kilometric abundance index in France, S. Ruette and M. Albaret, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, unpublished data). Switching from indices (e.g., feces count, kilometric abundance) to density estimation that accounts for detectability is a first step for comparing population trends among sites. Although the strategy of predator control we previously proposed came from fox culling taking place in 5 different sites from 2 distinct farming landscapes in France and was based on a particular combination of removal methods, we believe our

results might provide a suitable framework in which further culling protocols could be tested in other types of landscapes, using different fox culling practices, as well as in other controlled mammalian predators. We expected that such multi-site replication would help in generalizing the scope of the guidelines we proposed.

MANAGEMENT APPLICATIONS

Our study provides support for immigration as the main compensatory demographic response of red fox to control, as in several territorial carnivores (Loveridge et al. 2007, Cooley et al. 2009, Andreasen et al. 2012, Beasley et al. 2013, Reynolds et al. 2013). On small spatial scales (approx. 10 km²), removal would quickly be cancelled out through immigration and would therefore have to be repeated annually with the same effort, if we are to control fox populations trends on the long-term. Extending the spatial scale of actions is usually proposed as a management solution to this issue (Saunders et al. 2010). However, country-scale management of widely distributed species, like the red fox, is typically intractable (but see Bryce et al. 2011, Reynolds et al. 2013). In particular, our study shows that fox culling at a regional scale (i.e., 100–1,000 km²) underwent similar compensation. Our results do show, however, that culling can be made much more efficient if done in the proper season. A strategy concentrating culling effort in winter might be more effective than year-round culling in reducing year-to-year adult fox densities and would reduce the culling rate required by half (approx. 50% of the observed cull was taken outside the advocated period). To build strong evidence-based management, we call for more experimental approaches like ours, e.g., testing the relative effectiveness of year-round culling (what is usually done), post-dispersal culling only (what we propose), and no culling at all. Ultimately, these control experiments should also investigate the effects of fox culling on game population dynamics as well as species of conservation concern, which represent the main objective of practitioners involved in predator control. Nevertheless, the control guideline proposed here is tractable and could be implemented in the field for a wide range of species showing compensatory immigration, especially carnivorous mammals. This illustrates how experimental protocols, designed by practitioners and ecologists together, can improve population control by reducing local practitioners' effort in a context of limited financial and human resources but also contribute to reducing the ethical concern of killing a large number of animals.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to the regional and local Hunters' Associations, especially Y. Desmidt, J.-L. Pilard, P. Hecht, C. Mercuzot, J. Desbrosse, and C. Urbaniak for sustaining the program. We warmly thank N. Haigron, C. Mangeard, and T. Mendoza for efficient support in the fieldwork, our colleagues working on hares, especially Y. Bray and J. Letty and all local people in charge of hunting, and hunters and trappers who helped in counting and collecting foxes. H. Santin-Janin, X. Lambin, and M. Valeix improved first draft

of this manuscript and C. Carter kindly edited the English. We also thank 2 anonymous reviewers for their thorough comments. This study was partially funded by the Regional Hunters' Association of Champagne-Ardenne, and the Hunters' Associations of Aube and Ille-et-Vilaine.

LITERATURE CITED

- Aebischer, N. J., S. E. Baker, P. J. Johnson, D. W. Macdonald, and J. C. Reynolds. 2003. Ecology: hunting and fox numbers in the United Kingdom. *Nature* 423:400.
- Andreasen, A. M., K. M. Stewart, W. S. Longland, J. P. Beckmann, and M. L. Forister. 2012. Identification of source-sink dynamics in mountain lions of the Great Basin. *Molecular Ecology* 21:5689–5701.
- Baker, P. J., and S. Harris. 2005. Does culling reduce fox (*Vulpes vulpes*) density in commercial forests in Wales, UK? *European Journal of Wildlife Research* 52:99–108.
- Baker, P. J., S. Harris, and P. White. 2006. After the hunt: the future for foxes in Britain. International Fund for Animal Welfare, Bristol, United Kingdom.
- Baker, S. E., G. Singleton, and R. Smith. 2007. The nature of the beast: using biological processes in vertebrate pest management. Pages 173–185 in D. MacDonald, and K. Service, editors, *Key topics in conservation biology*. Blackwell Publishing, Hoboken, New Jersey, USA.
- Bartmann, R., G. White, and L. Carpenter. 1992. Compensatory mortality in a Colorado mule deer population. *Wildlife Monographs* 121:3–39.
- Beasley, J. C., Z. H. Olson, W. S. Beatty, G. Dharmarajan, and O. E. Rhodes. 2013. Effects of culling on mesopredator population dynamics. *PloS ONE* 8:1–9.
- Bino, G., A. Dolev, D. Yosha, A. Guter, R. King, D. Saltz, and S. Kark. 2010. Abrupt spatial and numerical responses of overabundant foxes to a reduction in anthropogenic resources. *Journal of Applied Ecology* 47:1262–1271.
- Bryce, R., M. K. Oliver, L. Davies, H. Gray, J. Urquhart, and X. Lambin. 2011. Turning back the tide of American mink invasion at an unprecedented scale through community participation and adaptive management. *Biological Conservation* 144:575–583.
- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham, and J. L. Laake. 1993. *Distance sampling: estimating abundance of biological populations*. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York, New York, USA.
- Byrom, A. E. 2002. Dispersal and survival of juvenile feral ferrets *Mustela furo* in New Zealand. *Journal of Applied Ecology* 39:67–78.
- Chamaillé-Jammes, S., H. Fritz, M. Valeix, F. Murindagomo, and J. Clebert. 2008. Resource variability, aggregation and direct density dependence in an open context: the local regulation of an African elephant population. *Journal of Animal Ecology* 77:135–144.
- Cooley, H. S., R. B. Wielgus, G. M. Koehler, H. S. Robinson, and B. T. Maletzke. 2009. Does hunting regulate cougar populations? A test of the compensatory mortality hypothesis. *Ecology* 90:2913–2921.
- Fletcher, K., N. J. Aebischer, D. Baines, R. Foster, and A. N. Hoodless. 2010. Changes in breeding success and abundance of ground-nesting moorland birds in relation to the experimental deployment of legal predator control. *Journal of Applied Ecology* 47:263–272.
- Goodrich, J., and S. Buskirk. 1995. Control of abundant native vertebrates for conservation of endangered species. *Conservation Biology* 9:1357–1364.
- Gosselink, T. E., K. A. Piccolo, T. R. Deelen, R. E. Warner, and P. C. Mankin. 2010. Natal dispersal and philopatry of red foxes in urban and agricultural areas of Illinois. *Journal of Wildlife Management* 74:1204–1217.
- Harding, E. K., D. F. Doak, and J. D. Albertson. 2001. Evaluating the effectiveness of predator control: the non-native red fox as a case study. *Conservation Biology* 15:1114–1122.
- Herrando-Pérez, S., S. Delean, B. W. Brook, and C. J. A. Bradshaw. 2012. Decoupling of component and ensemble density feedbacks in birds and mammals. *Ecology* 93:1728–1740.
- Hewson, R. 1986. Distribution and density of fox breeding dens and the effects of management. *Journal of Applied Ecology* 23:531–538.

- Heydon, M., and J. Reynolds. 2000. Demography of rural foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to cull intensity in three contrasting regions of Britain. *Journal of Zoology* 251:265–276.
- Hone, J. 1999. On rate of increase (r): patterns of variation in Australian mammals and the implications for wildlife management. *Journal of Applied Ecology* 36:709–718.
- Lebreton, J.-D. 2005. Dynamical and statistical models for exploited populations. *Australian & New Zealand Journal of Statistics* 47: 49–63.
- Loveridge, A., A. Searle, F. Murindagomo, and D. Macdonald. 2007. The impact of sport-hunting on the population dynamics of an African lion population in a protected area. *Biological Conservation* 134: 548–558.
- Macdonald, D., and P. Johnson. 1996. The impact of sport hunting: a case study. *The exploitation of mammal populations*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Marques, T., L. Thomas, S. G. Fancy, and S. T. Buckland. 2007. Improving estimates of bird density using multiple-covariate distance sampling. *Auk* 124:1229–1243.
- Newsome, T. M., M. S. Crowther, and C. R. Dickman. 2014. Rapid recolonisation by the European red fox: how effective are uncoordinated and isolated control programs. *European Journal of Wildlife Research* 60:749–757.
- Novaro, A. J., M. C. Funes, and R. S. Walker. 2005. An empirical test of source-sink dynamics induced by hunting. *Journal of Applied Ecology* 42:910–920.
- O'Mahony, D., X. Lambin, J. L. MacKinnon, and C. F. Coles. 1999. Fox predation on cyclic field vole populations in Britain. *Ecography* 22:575–581.
- Péron, G. 2013. Compensation and additivity of anthropogenic mortality: life-history effects and review of methods. *Journal of Animal Ecology* 82:408–417.
- Reynolds, J. C., S. M. Richardson, B. J. E. Rodgers, and O. R. Rodgers. 2013. Effective control of non-native American mink by strategic trapping in a river catchment in mainland Britain. *Journal of Wildlife Management* 77:545–554.
- Ruelle, S., and M. Albaret. 2011. Reproduction of the red fox *Vulpes vulpes* in western France: does staining improve estimation of litter size from placental scar counts. *European Journal of Wildlife Research* 57:555–564.
- Ruelle, S., P. Stahl, and M. Albaret. 2003. Applying distance-sampling methods to spotlight counts of red foxes. *Journal of Applied Ecology* 40:32–43.
- Rushton, S. P., M. D. F. Shirley, D. W. Macdonald, and J. C. Reynolds. 2006. Effects of culling fox populations at the landscape scale: a spatially explicit population modeling approach. *Journal of Wildlife Management* 70:1102–1110.
- Saunders, G. R., M. N. Gentle, and C. R. Dickman. 2010. The impacts and management of foxes *Vulpes vulpes* in Australia. *Mammal Review* 40:181–211.
- Servany, S., J.-M. Gaillard, F. Ronchi, S. Focardi, É. Baubet, and O. Gimenez. 2011. Influence of harvesting pressure on demographic tactics: implications for wildlife management. *Journal of Applied Ecology* 48:835–843.
- Skalski, J., K. Ryding, and J. Millspaugh. 2005. *Wildlife demography: analysis of sex, age, and count data*. Elsevier-Academic Press, San Diego, California, USA.
- Sutherland, W. J., A. S. Pullin, P. M. Dolman, and T. M. Knight. 2004. The need for evidence-based conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 19:305–308.
- Trewella, W., S. Harris, and F. McAllister. 1988. Dispersal distance, home-range size and population density in the red fox (*Vulpes vulpes*): a quantitative analysis. *Journal of Applied Ecology* 25:423–435.
- Walsh, J. C., K. A. Wilson, J. Benshemesh, and H. P. Possingham. 2012. Unexpected outcomes of invasive predator control: the importance of evaluating conservation management actions. *Animal Conservation* 15:319–328.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, New York, USA.

Associate Editor: Kevin McKelvey.

Appendix S6. R Script Files of the presented Statistical Analyses and Figures.

```

#####
##### CULLING IMPACT AND DENSITY-DEPENDENCE on RED FOX POPULATION#####
#####
# Nicolas Lieury, IMBE Aix-Marseille University, LBBE University of Lyon, #
#####
# setwd("C: ") # set working directory

### I. Import the data file from diverse information sources
Total<-read.table("Total.txt",h=T)
  # Total.txt is Table S2 containing all information for the analysis
attach(Total)

### II. Script Figure 2 (not shown)

### III. Linear Mixed modelling

library(AICcmodavg)
library(mgcv)
library(nlme)

## III.1 Data exploration

  # Heterogeneity of variance
par(mfrow=c(1,3))
boxplot(LAMBDA~GIC, varwidth=T, ylab="Population growth rate", xlab="Site", cex.lab=1.5)
# heterogeneity of variance between site
boxplot(DENSITY~GIC, varwidth=T, ylab="Pop density", xlab="Site", cex.lab=1.5, font.lab=2)
# heterogeneity of variance between GIC
boxplot(CR~GIC, varwidth=T, ylab="Culling rate", xlab="Site", cex.lab=1.5, font.lab=2)    #
heterogeneity of variance between GIC
  #strong heterogeneity between GIC

  # Check variable distribution and outliers
par(mfrow=c(2,2))
dotchart(CR, main="CR")
dotchart(DENSITY, main="DENSITY")
dotchart(log(CR), main="logCR")
dotchart(log(DENSITY), main="logDENSITY")

# Heterogeneity in explanatory variable distribution

  # Check for multicollinearity
source("C:/Users/etu-devillard/Documents/7. LOGICIELS/R/HighstatLibV6.R")
# Source code available from Zuur et al 2009

pairs(Total[,c(9,11,26,27,28,29)], upper.panel=panel.smooth2, lower.panel=panel.cor)
  # high correlation between CR variable

library(AED)
corvif(Total[,c(11,26)]) ## VIF <3 no problem of correlation between CR and Density
corvif(Total[,c(11,27,28,29)])    ## CRG>3 highly correlated with other covariables
corvif(Total[,c(11,28,29)])      ## No more issue when CRG removed
corvif(Total[,c(11,27,28)])      ## Collinearity issue between CRG and CRD

## III.2 Annual culling impact: selection procedure of 5.10.1 of Zuur et al 2009

  # III.2.1 the complete linear model
M.lm<-lm(LAMBDA~CR+GIC+DENSITY+CR*DENSITY, data=Total)
# both culling rate and density could influence population growth rate !

plot(cooks.distance(M.lm), type="h")
text(cooks.distance(M.lm), labels=names(cooks.distance(M.lm)), pos=3, offset=0.1, cex=0.5)

```

```

# strong outliers in FOU; check at the end of the process that they do not influence
the result

par(mfrow=c(2,2))
plot(M.lm)                                # problem of plot repartition and indepence

E2 <- resid(M.lm)
F2 <- fitted(M.lm)
op <- par(mfrow = c(1, 3), mar = c(4, 4, 3, 2))
MyYlab <- "Residuals"
boxplot(E2 ~ GIC, data = Total, main = "GIC", ylab = MyYlab)
# strong heterogeneity between GIC
plot(x = CR, y = E2, ylab = MyYlab, xlab = "Culling rate")
# inegal repartition of explanatory variable
abline(lm(E2~CR), lty=2)
lines(seq(min(CR),max(CR),length.out=100),predict(loess(formula=E2~CR),newdata=data.frame(CR=seq(min(CR),max(CR),length.out=100))))
plot(x = DENSITY, y = E2, ylab = MyYlab, xlab = "Fox density")
abline(lm(E2~DENSITY), lty=2)
lines(seq(min(DENSITY),max(DENSITY),length.out=100),predict(loess(formula=E2~DENSITY),newdata=data.frame(DENSITY=seq(min(DENSITY),max(DENSITY),length.out=100))))
### GIC can be a random effect as it increase dof, we are not interested in GIC effect

# III.2.2 Choose the right variance structure

library(nlme)
Form <- formula(LAMBDA~CR+DENSITY+GIC+CR*DENSITY)
M.gls <- gls(Form, data = Total)

vf0 <- varIdent(form= ~ 1 | site)
M.gls0 <- gls(Form, data=Total, weights = vf0)
anova(M.gls, M.gls0)      #not better

vf1 <- varIdent(form= ~ 1 | GIC)
M.gls1 <- gls(Form, data=Total, weights = vf1)
anova(M.gls, M.gls1)      #not better

vf2 <- varFixed(~ CR)
M.gls2 <- gls(Form, data=Total, weights = vf2)
anova(M.gls, M.gls2)      #not better

vf3 <- varFixed(~ DENSITY)
M.gls3 <- gls(Form, data=Total, weights = vf3)
anova(M.gls, M.gls3)      #a little better

# III.2.3 Choose the right autocorrelation structure
M.gls<-gls(LAMBDA~CR+DENSITY+GIC+CR*DENSITY,weights = vf3, data=Total)
E <- residuals(M.gls, type = "normalized")
par(mfrow = c(1, 5))

E1 <- E[GIC == "DOM"]
E2 <- E[GIC == "FOU"]
E3 <- E[GIC == "VEN"]
E4 <- E[GIC == "BAR"]
E5 <- E[GIC == "SAR"]

acf(E1, na.action = na.pass,main="DOM")
acf(E2, na.action = na.pass,main="FOU")
acf(E3, na.action = na.pass,main="VEN")
acf(E4, na.action = na.pass,main="BAR")
acf(E5, na.action = na.pass,main="SAR")

M.gls7      <-      gls(LAMBDA~CR+DENSITY+GIC+CR*DENSITY,data=Total,weights      =      vf3,
correlation=corCompSymm(form=~1|GIC))
anova(M.gls, M.gls7)      #not better

```

```

M.gls8      <-     gls(LAMBDA~CR+DENSITY+GIC+CR*DENSITY,data=Total,weights      =      vf3,
correlation=corAR1(form=~1|GIC))
anova(M.gls8)    # strong improve !

# III.2.4 Choose the right random structure: GIC as random effect !
lmc <- lmeControl(maxIter = 50000, msMaxIter = 50000,niterEM=25000,msMaxEval=200000)
FORM <- formula(LAMBDA~CR+DENSITY+CR*DENSITY)
MGLS<-gls(LAMBDA~CR+DENSITY+CR*DENSITY,data=Total,method = "REML",control=lmc,weights =
vf3, correlation=corAR1(form=~1|GIC))

M2.lme <- lme(FORM, random = ~ 0 + DENSITY | GIC,method = "REML", data = Total,
control=lmc,weights = vf3, correlation=corAR1(form=~1|GIC))
anova(MGLS, M2.lme)

M3.lme <- lme(FORM, random = ~ 1 + DENSITY | GIC,method = "REML",data = Total,
control=lmc,weights = vf3, correlation=corAR1(form=~1|GIC))
anova(MGLS, M3.lme)

M4.lme <- lme(FORM, random = ~ 0 + CR | GIC,method = "REML", data = Total,
control=lmc,weights = vf3, correlation=corAR1(form=~1|GIC))
anova(MGLS, M4.lme)

M5.lme <- lme(FORM, random = ~ 1+ CR|GIC,method = "REML",data = Total,
control=lmc,weights = vf3, correlation=corAR1(form=~1|GIC))
anova(MGLS, M5.lme)

M6.lme <- lme(FORM, random = ~ 0+ CR +DENSITY|GIC,method = "REML",data = Total,
control=lmc,weights = vf3, correlation=corAR1(form=~1|GIC))
anova(MGLS, M6.lme)

M7.lme <- lme(FORM, random = ~ 1+ CR +DENSITY|GIC,method = "REML",data = Total,
control=lmc,weights = vf3, correlation=corAR1(form=~1|GIC))
anova(MGLS, M7.lme)

anova(MGLS, M2.lme, M3.lme, M6.lme, M7.lme)

# if we remove variance and autocorrelation structure to improve convergence:

M6.lmeb <- lme(FORM, random = ~ 0+ CR +DENSITY|GIC,method = "REML",data = Total,
control=lmc, correlation=corAR1(form=~1|GIC))
anova(M6.lme, M6.lmeb)
# removing variance structure is not problematic and it should improve convergence

M6.lmec <- lme(FORM, random = ~ 0+ CR +DENSITY|GIC,method = "REML",data = Total,
control=lmc)
anova(M6.lme, M6.lmec)
# removing autocorrelation structure is not a possibility

# III.2.5 Selected best fixed model using ML
M.Full <- lme(LAMBDA~CR+DENSITY+CR*DENSITY,random = ~ 0 + CR + DENSITY| GIC, method =
"ML", data = Total,control=lmc, correlation=corAR1(form=~1|GIC))
M.A <- lme(LAMBDA~CR+DENSITY,random = ~ 0 + CR + DENSITY| GIC, method = "ML", data =
Total, control=lmc, correlation=corAR1(form=~1|GIC))
M.B <- lme(LAMBDA~CR,random = ~ 0 + CR + DENSITY| GIC, method = "ML", data = Total,
control=lmc, correlation=corAR1(form=~1|GIC))
M.C <- lme(LAMBDA~DENSITY,random = ~ 0 + CR + DENSITY| GIC, method = "ML", data =
Total, control=lmc, correlation=corAR1(form=~1|GIC))

anova(M.Full,M.A)
AIC(M.A)-AIC(M.Full)
AIC(M.B)-AIC(M.Full)

```

```

# model validation
par(mfrow=c(1,2))
E2 <- resid(M6.lme)
F2 <- fitted(M6.lme)
MyYlab <- "Residuals"
plot(x = F2, y = E2, xlab = "Fitted values", ylab = MyYlab)
abline(lm(E2~F2), lty=2)
qqnorm(M6.lme, abline = c(0, 1))
# III.2.6 Model predictions using REML: Figure 3 of the paper
M6.lme <- lme(LAMBDA~CR+DENSITY+CR*DENSITY, random = ~ 0+ CR +DENSITY|GIC, method =
"REML", data = Total, control=lmc, correlation=corAR1(form=~1|GIC))
coef(M6.lme)
summary(M6.lme)

library(AICcmodavg)

par(mfrow=c(1,3), mar=c(5, 5, 1, 1))

xv<-seq(0,2,0.1);yv<-seq(0,3,0.1)
newdata1 <- expand.grid(CR=0,DENSITY=yv,GIC=levels(factor(GIC)))

F20 <- predictSE.lme(M6.lme,newdata1, level = 0)
F21 <- predict(M6.lme,newdata1, level = 1)
fit2<-cbind(newdata1,F20$fit,F20$se.fit,F21)
fit2$DKratio<-c(rep(4,31),rep(5,31),rep(3,31),rep(2,31),rep(1,31))

names(fit2)<-c("CR", "DENSITY", "GIC", "F20", "F20se", "F21", "DK")
plot(fit2$DENSITY[fit2$GIC=="DOM"], fit2$F20[fit2$GIC=="DOM"],
las=1,tck=0.025,cex.lab=2,cex.axis=1.5,font.lab=1,bty="n",lwd = 5, type = "l",
ylim=c(0.55,1.8),ylab = "Annual population growth rate", xlab = "Density (fox/km2)")
abline(a=1,b=0,lty=4)
for (i in 1:5){
x1 <- fit2$DENSITY[fit2$DK == i]
y1 <- fit2$F21[fit2$DK == i]
K <- order(x1)
lines(sort(x1), y1[K], lty=1,lwd=2,col=colors() [261+(i*15)])
}

lines(fit2$DENSITY[fit2$GIC=="DOM"],fit2$F20[fit2$GIC=="DOM"]+fit2$F20se[fit2$GIC=="DOM"]
"),lwd=3,lty=3)
lines(fit2$DENSITY[fit2$GIC=="DOM"],fit2$F20[fit2$GIC=="DOM"]-
fit2$F20se[fit2$GIC=="DOM"],lwd=3,lty=3)
text(x=0,y=1.75,"a",font=1,cex=1.5)
text(x=2.65,y=1.75,"Culling=0",font=3,cex=1.5)

text(x=2.9,y=0.7,"A",font=3,cex=1)
text(x=2.9,y=1.420,"B",font=3,cex=1)
text(x=2.8,y=0.6,"C",font=3,cex=1)
text(x=1.475,y=0.6,"D",font=3,cex=1)
text(x=1.7,y=0.6,"E",font=3,cex=1)

newdata2 <- expand.grid(CR=xv,DENSITY=mean(DENSITY),GIC=levels(factor(GIC)))

F10 <- predictSE.lme(M6.lme,newdata2, level = 0)
F11 <- predict(M6.lme,newdata2, level = 1)
fit1<-cbind(newdata2,F10$fit,F10$se.fit,F11)
fit1$K<-c(rep(4,21),rep(5,21),rep(3,21),rep(2,21),rep(1,21))
names(fit1)<-c("CR", "DENSITY", "GIC", "F10", "F10se", "F11", "K")
plot(fit1$CR[fit1$GIC=="DOM"]*100, fit1$F10[fit1$GIC=="DOM"], lwd = 5,
las=1,tck=0.025,cex.lab=2,cex.axis=1.5,font.lab=1,bty="n",type = "l",
ylim=c(0.55,1.8),ylab = "", xlab = "Annual culling rate (%)")
abline(a=1,b=0,lty=4)

for (i in 1:5){
x1 <- fit1$CR[fit1$K == i]*100

```

```

y1 <- fit1$F11[fit1$K == i]
K <- order(x1)
lines(sort(x1), y1[K], lty=1, lwd=2, col=colors() [261+(i*15)])
}
lines(fit1$CR[fit1$GIC=="DOM"]*100, fit1$F10[fit1$GIC=="DOM"]+fit1$F10se[fit1$GIC=="DOM"]
], lwd=3, lty=3)
lines(fit1$CR[fit1$GIC=="DOM"]*100, fit1$F10[fit1$GIC=="DOM"] -
fit1$F10se[fit1$GIC=="DOM"], lwd=3, lty=3)
text(x=0, y=1.75, "b)", font=1, cex=1.5)
text(x=172, y=1.75, "Density=1", font=3, cex=1.5)

newdata3 <- expand.grid(CR=xv, DENSITY=0.5, GIC=levels(factor(GIC)))

F30 <- predictSE.lme(M6.lme, newdata3, level = 0)
F31 <- predict(M6.lme, newdata3, level = 1)
fit3<-cbind(newdata3,F30$fit,F30$se.fit,F31)
fit3$K<-c(rep(4,21),rep(5,21),rep(3,21),rep(2,21),rep(1,21))
names(fit3)<-c("CR", "DENSITY", "GIC", "F30", "F30se", "F31", "K")
plot(fit3$CR[fit3$GIC=="DOM"]*100, fit3$F30[fit3$GIC=="DOM"] , lwd      =      5,
las=1, tck=0.025, cex.lab=2, cex.axis=1.5, font.lab=1, bty="n", type      =
"l", ylim=c(0.55,1.8), ylab = "", xlab = "Annual culling rate (%)")
abline(a=1,b=0, lty=4)

for (i in 1:5){
x1 <- fit3$CR[fit3$K == i]*100
y1 <- fit3$F31[fit3$K == i]
K <- order(x1)
lines(sort(x1), y1[K], lty=1, lwd=2, col=colors() [261+(i*15)])
}
lines(fit3$CR[fit3$GIC=="DOM"]*100, fit3$F30[fit3$GIC=="DOM"]+fit3$F30se[fit3$GIC=="DOM"]
], lwd=3, lty=3)
lines(fit3$CR[fit3$GIC=="DOM"]*100, fit3$F30[fit3$GIC=="DOM"] -
fit3$F30se[fit3$GIC=="DOM"], lwd=3, lty=3)
text(x=0, y=1.75, "c)", font=1, cex=1.5)
text(x=170, y=1.75, "Density=0.5", font=3, cex=1.5)

```

R code for the bootstrap analysis is available from the authors.

Article 5 — Évolution des populations de renards en France: Analyse des suivis réalisés par comptages nocturnes (2004-2013)

Sandrine Ruette, Nicolas Lieury, Michel Albaret, Jean-Pierre Arnauduc & Sébastien Devillard,



Évolution des populations de renards en France

Analyse des suivis réalisés par comptages nocturnes (2004-2013)



SANDRINE RUETTE¹, NICOLAS LIEURY^{2,3},

MICHEL ALBARET¹,

JEAN-PIERRE ARNAUDUC⁴,

SÉBASTIEN DEVILLARD²

¹ ONCFS, CNERA Prédateurs et animaux déprédateurs – Gières.

² Institut méditerranéen de biodiversité et d'Écologie marine et continentale, Aix-Marseille Université, Technopôle Arbois-Méditerranée – Aix-en-Provence.

³ Laboratoire de Biométrie et Biologie évolutive, Université de Lyon 1, CNRS UMR 5558 – Villeurbanne.

⁴ Fédération nationale des chasseurs – Issy-les-Moulineaux.

Une enquête nationale, réalisée en 2013 auprès des fédérations départementales des chasseurs, a permis de rassembler les suivis de renards par comptages nocturnes aux phares sur un ensemble de territoires français. Une analyse sur dix ans met en évidence une pente très légèrement positive des indices kilométriques d'abondance et une stabilité moyenne des densités de renards. Explications.

Une bonne participation à l'enquête

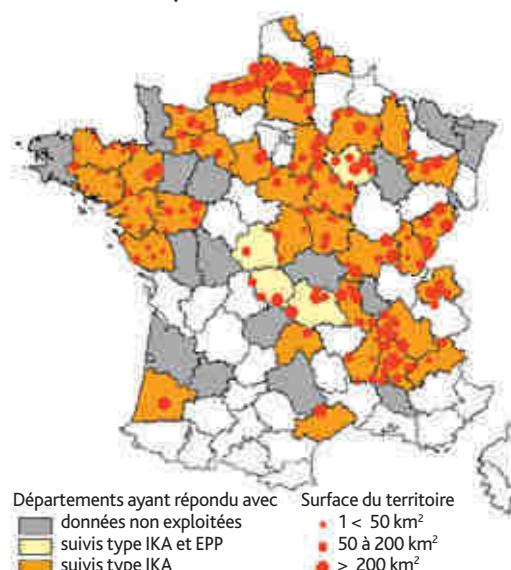
Les suivis des populations de renards par comptages nocturnes à l'aide de phares sont souvent utilisés comme des indicateurs de l'évolution des populations à l'échelle locale d'un territoire d'étude (Stahl, 1990a et b). En collaboration avec la Fédération nationale des chasseurs (FNC), une enquête nationale a été lancée en juillet 2013 auprès des FDC. Cette enquête avait pour objectif de rassembler des données de comptages nocturnes de renards sur un ensemble de territoires en France, afin d'estimer leur tendance d'évolution au niveau national. Au total, 54 FDC ont répondu à cette enquête (carte 1) et fourni des suivis sur 185 territoires différents.

Nous avons sélectionné des territoires :

- clairement délimités géographiquement et/ou identifiés par leurs caractéristiques de gestion ;
- suivis pendant au moins cinq ans, et à la même saison ; pour la grande majorité des sites, les suivis ont eu lieu en hiver, de décembre à mars, et quelquefois jusqu'en avril-mai pour quelques zones d'altitude ;
- sur lesquels au moins deux répétitions (nuits) avaient été effectuées tous les ans ;
- sur lesquels les distances parcourues et éclairées étaient connues avec précision.

Deux méthodes pouvaient être utilisées : la méthode IKA (indice kilométrique d'abondance), pour laquelle les comptages sont réalisés le long de circuits ou tronçons, et la méthode EPP (échantillonnage par points avec projecteurs), pour laquelle les

Carte 1 Répartition des FDC ayant répondu à l'enquête et des territoires retenus.



comptages sont réalisés sur des points d'observation.

Des séries temporelles longues, remontant jusqu'à 1993 sur quelques territoires, ont été transmises mais n'ont pas été retenues dans leur totalité. Le nombre de territoires suivis a été suffisamment important pour caractériser la tendance d'évolution moyenne des populations sur ces territoires au cours des dix dernières années, soit entre 2004 et 2013 (en moyenne $125,5 \pm 37,6$ territoires suivis selon les années – [56-163]). Pour les suivis par IKA, 166 territoires remplissaient les conditions requises, répartis dans 38 départements (*carte 1*). Les suivis par EPP ont concerné 9 territoires, répartis dans 4 départements.

Des territoires et des efforts de comptage variés

Les territoires retenus sont très peu représentés dans le quart sud-ouest et dans le sud-est de la France (*carte 1*). Ils correspondent à des types de milieux très variés, qui peuvent être regroupés en quatre grandes catégories : les territoires à dominante de plaines cultivées ($n = 69$), les zones de polyculture-élevage ($n = 29$), les zones à dominante bocagère, comprenant les vignobles, les zones de maraîchage et des coteaux ($n = 41$), et les prairies et zones d'herbage, parfois en altitude ($n = 27$). La proportion de milieu boisé est très variable, allant de moins de 1 % à 81 % (en moyenne $28 \pm 21\%$). Ces territoires sont situés dans 121 régions agricoles différentes.

La surface moyenne des territoires est de $206 \pm 371 \text{ km}^2$ ($n = 166$) et plus de la moitié d'entre eux ont une surface comprise entre 50 et 200 km^2 ($n = 85$), taille habituellement recommandée pour le suivi des populations de renards (Ruette, 2003). Trente-neuf territoires ont une surface plus petite (minimum 11 km^2) et 42 une surface plus grande (maximum 3 910 km^2).

La distance parcourue par comptage a été de $73 \pm 86 \text{ km}$ en moyenne ([5,34-594]). Globalement, elle est corrélée positivement à la surface du territoire. Le nombre de kilomètres prospectés par unité de surface est cependant plus élevé sur les territoires restreints (moins de 50 km^2 : $0,72 \pm 0,45 \text{ km/km}^2$) et plus faible sur les vastes territoires (plus de 200 km^2 : $0,32 \pm 0,30 \text{ km/km}^2$) par rapport aux territoires d'une surface de 50 à 200 km^2 ($0,59 \pm 0,48 \text{ km/km}^2$).

Tous ces éléments traduisent une grande variabilité des territoires, aussi bien dans leurs caractéristiques paysagères que concernant les surfaces et distances prospectées.

Des indices kilométriques stables depuis dix ans

L'IKA est en moyenne de $0,43 \pm 0,39$ renard/km parcouru sur les 166 territoires, avec de grandes variations d'un territoire à l'autre et d'une année à l'autre (*figure 1a*). Un modèle linéaire généralisé mixte a permis de tester l'évolution moyenne de l'IKA au cours des dix années, en prenant en compte la diversité des territoires suivis en termes de superficie (< 50 km^2 , 50-200 km^2 , > 200 km^2). Malgré de fortes variations d'un territoire à l'autre, ce modèle montre une tendance positive à l'augmentation de l'IKA

Figure 1a Boîte de dispersion en violon de l'IKA par année sur les 166 territoires suivis.

Barre rouge : médiane ; boîte rouge : distribution comprenant 50 % des valeurs s'étendant du quartile 0,25 au quartile 0,75 ; boîte en violon en gris : répartition des données.

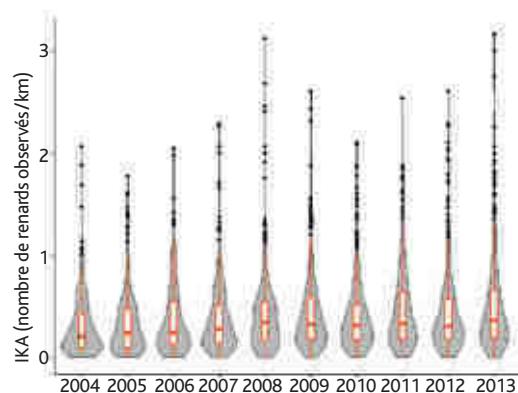
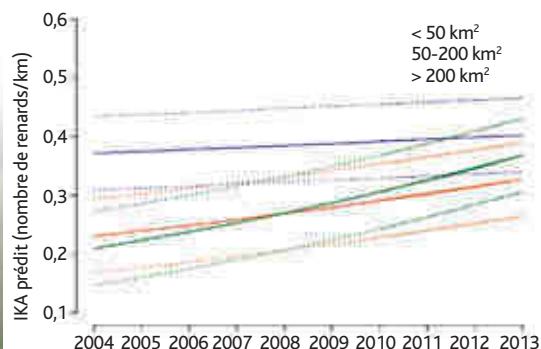


Figure 1b Évolution moyenne de l'IKA prédict par le modèle linéaire généralisé mixte retenu pour un parcours de 41 km (valeur médiane sur les 166 territoires) en fonction de la superficie du territoire.



▼ L'analyse révèle une tendance significative à l'augmentation très légère de l'IKA renard entre 2004 et 2013 sur les territoires de plus de 50 km^2 .



entre 2004 et 2013, significative sur les territoires de plus de 50 km² (< 0,001) mais pas sur ceux de moins de 50 km² (*figure 1b*). L'augmentation estimée sur les territoires de plus de 50 km² reste néanmoins très faible sur dix ans.

Peut-on passer de l'IKA à des estimations de densités ?

Prise en compte de la détectabilité

La tendance précédemment estimée à partir de l'IKA ne peut pas être extrapolée directement en termes de densité de renards, car cet indice ne prend pas en compte la détectabilité des individus et il n'est pas obligatoirement proportionnel à la densité. Pour conclure à une tendance en termes de densités, il fallait donc d'abord vérifier que la détectabilité n'avait pas varié au cours du temps et qu'elle était similaire d'un territoire à l'autre. En effet, des modifications des milieux, des améliorations liées au matériel (phares plus puissants) ou des changements d'observateurs pourraient avoir rendu les observations de renards plus faciles au cours du temps. Enfin, il fallait vérifier que la proportionnalité de la relation entre l'indice IKA et la densité était la même pour toutes les densités de renards, car la détection pourrait être plus facile à forte densité.

Une étude menée dans les années 2000 avait permis d'estimer les densités en renards par la méthode *distance sampling* sur douze territoires en France (Ruette *et al.*, 2003). Cette méthode permet en effet d'estimer une densité D à partir de données de comptages nocturnes. Le principe est d'estimer la largeur effective de la bande éclairée (*ESW*) à partir des distances entre observateurs et renards, mesurées précisément à l'aide d'un télémètre. La densité D est directement reliée à l'IKA, selon la formule : $D = IKA / 2 * ESW$, au facteur 1/2*ESW près. *ESW* traduit la détectabilité des renards sur un territoire. La méthode *distance sampling* nécessite un travail important sur le terrain et l'acquisition de matériel spécifique assez coûteux ; mais elle intègre explicitement la probabilité de détection des individus au calcul de densité.

À partir des données des années 2000 et en ajoutant les données plus récentes de territoires d'Ille-et-Vilaine (Lieury *et al.*, 2015 – *figure 2a*), nous avons utilisé une méthode récente de *multiple covariates distance sampling* associant des covariables, afin d'étudier la variabilité temporelle et spatiale de *ESW* sur les différents territoires. Ainsi, nous voulions vérifier que les variations des *ESW* entre territoires pouvaient être négligées ou expliquées par des facteurs paysagers mesurables, et que ces variations temporelles ne biaisaient pas la tendance estimée.



© P. Massit/ONCFS

▲ Les variations de détectabilité des renards entre territoires lors des comptages nocturnes aux phares sont faibles en valeur par rapport aux variations des IKA, justifiant l'utilisation de cette méthode pour estimer l'évolution des populations.

Figure 2a Localisation des quinze territoires suivis par *distance sampling*.

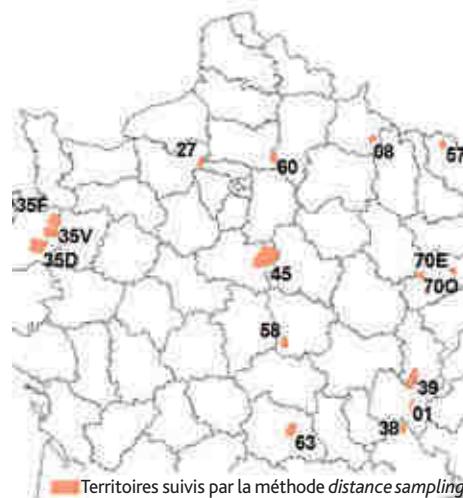
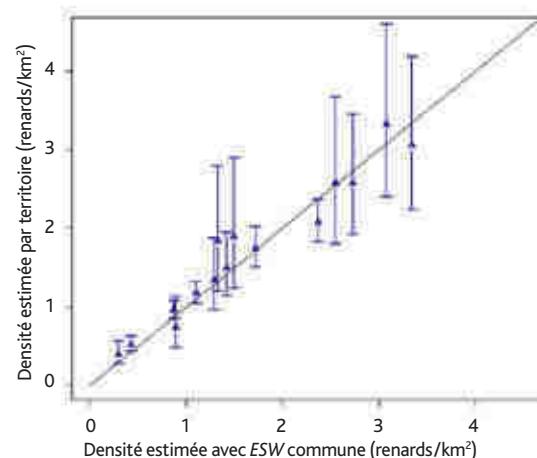


Figure 2b Comparaison des estimations de densités obtenues avec une *ESW* commune sur les quinze territoires étudiés aux estimations obtenues à partir d'une *ESW* propre à chaque territoire (IC 95 %).



Pour caractériser les territoires, nous avons étudié des variables du paysage qui pourraient influencer la valeur de la largeur effective de la bande éclairée. Deux groupes d'indices ont été construits pour chaque territoire : des indices de fragmentation forestière à partir des données « végétation » de la BD Topo (IGN), qui permet de prendre en compte les surfaces boisées (bois, haies et bosquets) d'une surface totale minimale de 500 m², et des indices traduisant le relief construits à partir de données de BD Alti 75 mètres (IGN). Les quinze territoires étudiés présentent de grandes variations de la proportion de surfaces boisées (8,2 à 55,9 %), mais également de la répartition de ces patchs boisés (nombre et taille moyenne), de la disponibilité en lisières (densité et longueur moyenne par patch) et de la distance moyenne au patch voisin le plus proche. En termes de relief, la pente moyenne varie entre 2 et 17,7 %, et les indices de relief, soit la mesure vectorielle de la rugosité du paysage (VRM d'après Sappington *et al.*, 2007) et l'indice de rugosité du paysage (TRI d'après Riley, 1999), varient respectivement de 0,1 à 5 et de 27 à 200.

Les analyses *distance sampling* permettent de retenir les points suivants :

- au sein d'un territoire, il n'y a pas de tendance mais des variations non statistiquement significatives de la détectabilité au cours du temps, ce qui justifie l'identification d'une tendance d'évolution sur les IKA ;
- entre les différents territoires, la probabilité de détecter des renards à longue distance varie significativement. Elle ne peut donc pas être considérée comme équivalente entre tous les territoires. De plus, aucune des variables environnementales testées n'a permis de rendre compte des variations de ESW entre les territoires. Ces différences sont donc à relier à d'autres facteurs qui influent sur la « visibilité » lors des comptages : des différences entre observateurs, des variations liées aux conditions climatiques (brumes et brouillards locaux), des différences de comportement des renards d'un territoire à l'autre ou une combinaison plus complexe de variables environnementales.

La meilleure solution pour estimer les densités serait d'estimer sur chaque territoire la largeur effective de la bande éclairée par la mise en place d'un protocole *distance sampling* pour une année. Les IKA réalisés les années suivantes pourraient alors être extrapolés, s'il n'y a pas de modification importante du paysage.

L'IKA est prépondérant pour l'estimation d'une densité

Néanmoins, les variations de détectabilité des renards entre territoires sont faibles en valeur par rapport aux variations des IKA. Un examen précis des gammes de variation des ESW sur les quinze territoires montre que plus de 80 % de la variance de l'estimation de la densité sont expliqués par l'IKA, celui-ci jouant donc un rôle prépondérant dans cette estimation. La comparaison des estimations de densités calculées, d'une part à partir d'une ESW commune, et d'autre part à partir d'une ESW propre à chaque territoire, permet de juger de l'erreur commise en ignorant les différences de détectabilité entre territoires (*figure 2b*). Elle montre que les écarts sont le plus souvent faibles, en moyenne $13\% \pm 11\%$, avec toutefois des écarts allant jusqu'à 20 à 38 % sur quatre territoires mais qui restent toujours dans

l'intervalle de confiance des estimations de densités. La relation entre l'IKA et la densité est donc approximativement proportionnelle.

Ainsi, en l'absence d'une estimation de la largeur effective de la bande éclairée pour chaque territoire, les IKA peuvent être extrapolés à des densités en utilisant l'estimation globale calculée sur les quinze territoires, soit $ESW = 221$ mètres (CV 4,8 % ; [201,4-242,5]). La gamme des IKA mesurés sur les territoires étudiés par *distance sampling* couvre la gamme des IKA observés sur les 166 territoires. À l'IKA moyen de 0,43 correspond une densité de 0,97 renard/km² environ. En 2013, 50 % des IKA étaient compris entre 0,20 et 0,66 avec un maximum de 2,99, soit une gamme de densités allant de 0,45 à 1,49 renard/km² et un maximum de 6,7.

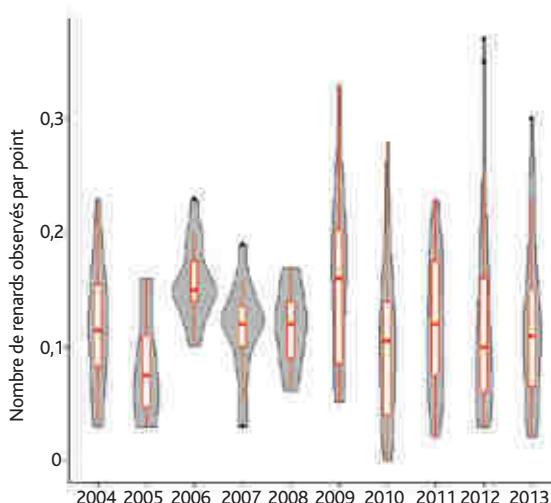
Les données et résultats pour les suivis par EPP sont présentés dans l'**encadré 1**.

► Encadré 1 • Les territoires suivis par EPP

Sur les neuf territoires suivis par la méthode EPP, le taux de rencontre était en moyenne de $0,13 \pm 0,07$ renard par point. Cependant, aucune tendance significative n'est identifiée par l'analyse de ces données, comme l'illustrent les grandes variations observées d'une année à l'autre (*figure 3*).

La méthode *distance sampling par point transect* a été utilisée sur cinq territoires en France (Ain, Jura, Puy-de-Dôme et Aube). Les analyses conduisent à des résultats similaires à ceux obtenus avec des données le long de circuits ou tronçons. Ainsi, au sein d'un même territoire, les variations de la détectabilité au cours du temps semblent peu importantes ; mais entre les différents territoires, la probabilité de détecter des renards à longue distance varie. Par contre, la gamme de variation est plus importante que pour les données de type IKA et joue un rôle important dans l'estimation des densités. Il n'est donc pas possible d'extrapoler les taux de rencontre en densités à partir de ces données.

Figure 3 Boîte de dispersion en violon du taux de rencontre par année sur les neuf territoires suivis par EPP.



Les comptages nocturnes de renards, des indicateurs fiables de l'évolution des populations ?

Oui...

Notre étude montre que les suivis répétés des populations de renards par comptages nocturnes aux phares peuvent constituer de bons indicateurs de l'évolution des populations. En effet, nos analyses ont montré la faible variation de la distance de détection des renards dans le temps pour un territoire donné, justifiant l'utilisation des IKA comme indicateurs. Ainsi, les modifications des paysages au cours des dix dernières années, comme la réduction des haies et des zones de bocage, ne semblent pas avoir conduit à faire varier la détection des renards. Ce point mériterait cependant d'être vérifié sur un nombre plus important de territoires.

... mais avec des améliorations à envisager

Tout d'abord, la précision autour des IKA est corrélée au nombre de répétitions réalisées au cours d'une même année, et cette précision détermine la capacité à détecter une tendance. Dans notre cas, cette précision était en moyenne de 28 à 36 % sur les territoires suivis (coefficients de variation), avec des valeurs dépassant parfois les 100 %. À cause d'un nombre de répétitions souvent faible (pas plus de deux par an dans 34 % des territoires), la précision des IKA actuellement réalisés en France est assez faible. Cette précision pourrait être grandement

améliorée en augmentant le nombre de répétitions effectuées chaque hiver. Si cet effort supplémentaire peut paraître difficile, il pourrait en fait être envisagé après avoir rationalisé la surface des territoires suivis, la distance parcourue comme le nombre de parcours. Dans certains territoires, l'économie des coûts de suivi engendrée par cette standardisation pourrait être réallouée au nombre de répétitions. Pour rendre les résultats plus comparables, un protocole commun à un ensemble de territoires pourrait être proposé, précisant notamment la méthode d'échantillonnage, fixant la taille des territoires et un nombre de répétitions par année entre 3 et 6.

Ensuite, la détectabilité des renards à longue distance (*ESW*) semble varier sensiblement entre territoires, sans que nous n'ayons pu identifier de variables du paysage expliquant ces variations. La réalisation des comptages en période hivernale, lorsque la population ne concerne que des adultes, limite certaines variations dans l'activité et le comportement des renards. Néanmoins, d'autres facteurs peuvent induire des variations entre territoires, comme par exemple la pression de chasse et de piégeage, pouvant influer sur le comportement de fuite ou de dissimulation d'individus. Pour les futurs suivis, il conviendrait de relever tous les éléments pouvant faire varier la détection (observateurs, conditions climatiques et météorologiques, habitats...) et de répéter au maximum les parcours dans les mêmes conditions d'observation.

Enfin, même si l'influence des variations d'*ESW* sur les estimations de densités semble modérée, l'extrapolation de l'IKA aux

densités en utilisant une estimation d'*ESW* commune à tous les territoires conduit à diminuer la précision des estimations, donc la capacité à détecter des tendances. Cette extrapolation nous semble utile pour évaluer la gamme de densités de renards observées en France, mais nous ne recommandons donc pas son utilisation pour étudier les tendances par site. Il est préférable d'appliquer un protocole distance sampling, au moins la première année du suivi, afin d'estimer la détectabilité sur le territoire.

Les densités de renards augmentent-elles en France ?

Les résultats précédents montrent que les IKA sont en moyenne stables, voire légèrement en augmentation, au cours des dix dernières années sur tout un ensemble de territoires répartis en France. Si l'on traduit ce résultat en termes de densité de renards en utilisant une *ESW* commune, cela correspond à une augmentation de 0,07 renard/km² par an. La petite taille de l'effet mis en évidence nous invite donc à conclure en faveur d'une stabilité moyenne des populations de renards depuis dix ans sur une bonne partie du pays, sans tendance importante à la hausse ou à la baisse. Cette stabilité moyenne autorise cependant l'existence de variations locales plus marquées, équitablement réparties entre baisse et croissance. L'absence d'informations concernant la pression de prélèvement exercée sur ces territoires ne permet pas d'interpréter plus avant ces résultats.

▼ Pour améliorer la précision des IKA, qui est assez faible en France, il faudrait pouvoir davantage répéter les opérations de comptages au cours de l'hiver.



Comprendre les variations des densités

À l'avenir, et sous réserve d'une amélioration de la standardisation des protocoles de suivi des populations de renard, il serait intéressant d'essayer de comprendre les causes à l'origine des variations de densités entre les territoires et au cours du temps et de corrélérer ces variations aux types d'habitats, à la disponibilité en nourriture et à la pression de prélèvement. Identifier des effets permettrait d'envisager de nouvelles pratiques de gestion. Tout particulièrement, les suivis de populations pourraient être utilisés afin de mesurer l'impact de la chasse et du

piègeage sur les densités de renards, étendant ainsi aux territoires des travaux précédemment réalisés à l'échelle des GIC (Lieury *et al.*, 2015). Dans le cas présent, il semble que l'augmentation des densités ait été plus marquée dans les territoires de plus grandes surfaces. Or, des niveaux de prélèvement importants n'induisent par toujours des baisses de densités, l'immigration compensant rapidement les prélèvements sur des territoires de 200 à 300 km² (Lieury *et al.*, 2015). Les suivis de population permettraient d'améliorer notre compréhension de ces phénomènes et donc la gestion de l'espèce sur le territoire français. ●

Bibliographie

- Lieury, N., Ruette, S., Devillard, S., Albaret, M., Drouyer, F., Baudoux, B. & Million, A. 2014. Compensatory immigration challenges predator control: an experimental evidence-based approach improves management. *Journal of Wildlife Management* DOI: 10.1002/jwmg.850.
- Riley, S.J., DeGloria, S.D. & Elliot, R. 1999. A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity. *Intermountain Journal of sciences* 5(1-4): 23-27.
- Ruette, S., Stahl, P. & Albaret, M. 2003. Applying distance sampling methods to spotlight counts of red foxes. *Journal of Applied Ecology* 40:32-43.
- Ruette, S. 2003. Méthode de suivi des populations de renard : évaluations récentes et perspectives. *Rapport scientifique ONCFS* 2002 : 64-66.
- Sappington, J.M., Longshore, K.M. & Thompson, D.B. 2007. Quantifying Landscape Ruggedness for Animal Habitat Analysis: A Case Study Using Bighorn Sheep in the Mojave Desert. *J. Wildl. Manag.* 71: 1419-1426. doi: 10.2193/2005-723.
- Stahl, P. 1990a. Suivi de l'abondance d'une population de renards (*Vulpes vulpes*) par comptages nocturnes : évaluation de la méthode. *Gibier Faune Sauvage* 7 : 293-309.
- Stahl, P. 1990b. Variabilité et sensibilité d'un indice d'abondance obtenu par comptages nocturnes chez le renard (*Vulpes vulpes*). *Gibier Faune Sauvage* 7 : 311-323.

▼ À l'avenir, comprendre les causes des variations de densités entre territoires et au cours du temps pourrait permettre d'adapter la gestion de l'espèce.



Annexe 6 — Réunir les représentations mathématiques et picturales de la Nature

Les peintures présentées dans le cadre de cette exposition ont été réalisées pour illustrer un travail de doctorat en Ecologie des populations s'attachant à comprendre comment réagissent certaines espèces aux actions de gestion dont elles sont l'objet. Tous les oiseaux représentés ici bénéficient de mesures de conservation visant à favoriser la persistance de leurs populations qui souffrent de nombreuses menaces d'origines humaines. Le renard roux est quant à lui soumis à une régulation de ces effectifs par des campagnes de prélèvements. A partir de données récoltées sur le terrain, mon travail de doctorat a consisté à construire pour chaque espèce un modèle mathématique expliquant les variations de leur abondance en lien avec les actions de gestion. Pour chaque espèce, une fiche descriptive présente ces principales caractéristiques, le modèle mathématique qui lui est associée, ainsi que la représentation picturale de son habitat de prédilection. Je remercie le peintre Alain Pouillet pour ses conseils lors de la réalisation de ces illustrations.

En réalisant simultanément les représentations mathématiques et picturales des espèces que j'étudiais, et suite à une discussion avec l'artiste Thomas Lasbouygues, j'ai pris conscience des grandes similitudes et de la convergence entre ces deux modes de représentation d'un même objet. En effet, les deux représentations cherchent, à mon sens, à reconstituer une vision schématique et partielle de la réalité, soulignant ce qui fait l'essence de l'objet étudiée, soit en termes de contrastes de couleurs et de lumières, soit en termes de processus démographiques. Que l'une recherche la véracité scientifique d'un processus et que l'autre s'extasie de la beauté d'un jeu de lumière, la finalité reste la même, simplifier une réalité trop complexe pour la rendre compréhensible à notre esprit, étape nécessaire à l'appréciation d'un objet. Leurs seules divergences concernent finalement les modes d'expression, avec leurs conventions et histoire respectives. Mon travail participe ainsi en l'intégration de champs de réflexion souvent fragmentés, ici la modélisation en écologie et la peinture figurative, afin de rendre possible l'appréhension de systèmes complexes, comme ici notre environnement naturel.



Monarque de Tahiti *Pomereea nigra*

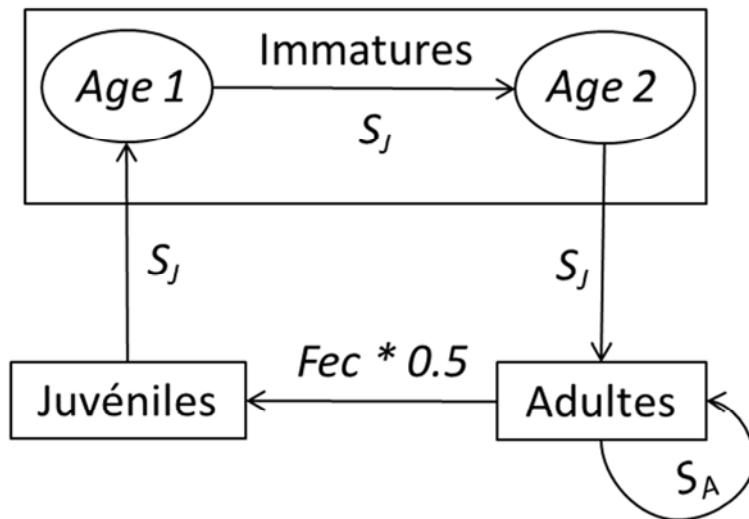
*Huile sur toile 50*30 cm*

Passereau insectivore

Endémique de l'île de Tahiti ; Plus qu'une vingtaine de couples reproducteurs

Gravement menacé par l'invasion par les rats et la dégradation de son habitat

Actions de conservation par la société ornithologique de Polynésie (SOP Manu)



Modèle démographique de l'espèce



Coucher de soleil polynésien. Alice LIEURY. Acrylique sur papier 150*90 cm



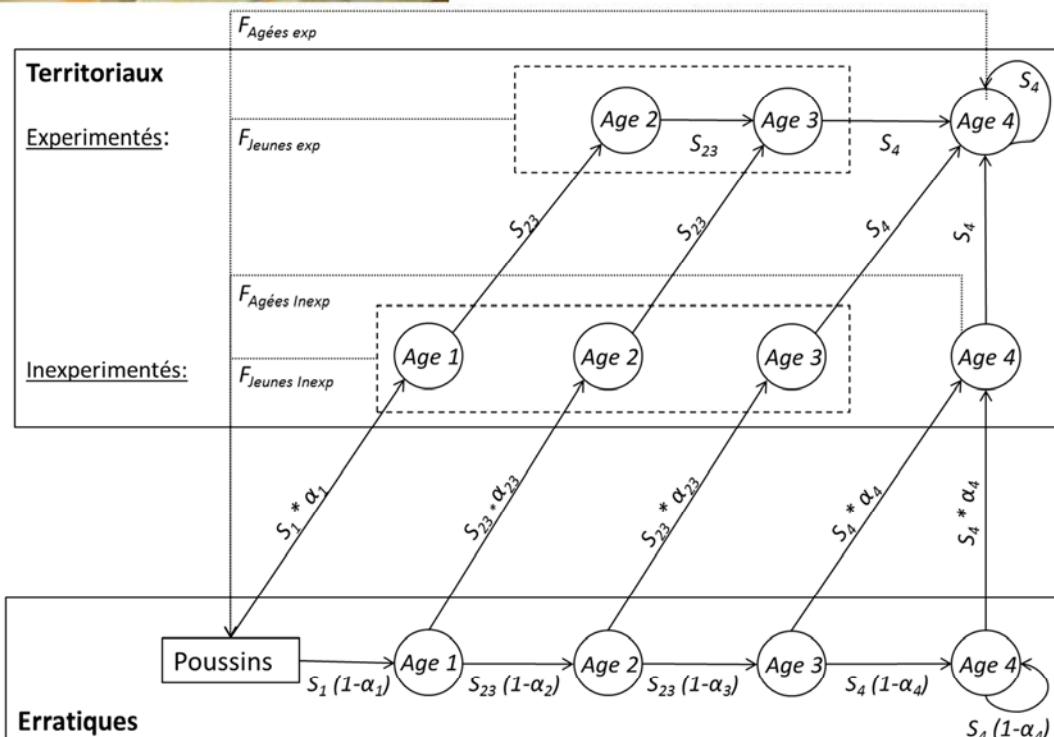
Aigle de Bonelli *Aquila fasciata*
*Pastel 60*40 cm*

Rapace prédateur

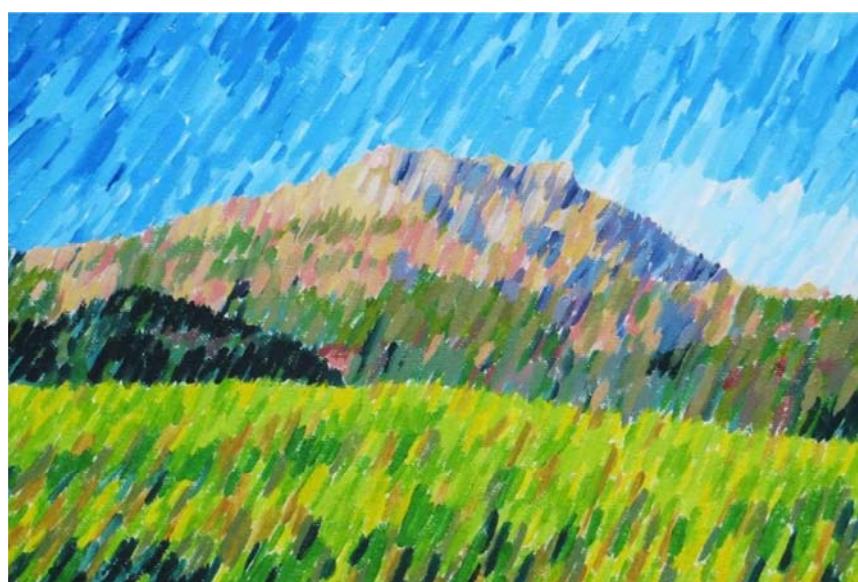
Grand rapace de milieu méditerranéen ; une trentaine de couples reproducteurs en France

Principalement menacé par les lignes électriques

Plan national d'actions de conservation en faveur de l'espèce en France



Modèle démographique de l'espèce



La montagne Sainte-Victoire *Huile sur toile 30*20 cm*

Vautour percnoptère d'Egypte *Neophron percnopterus*
*Pastel 50*30 cm*



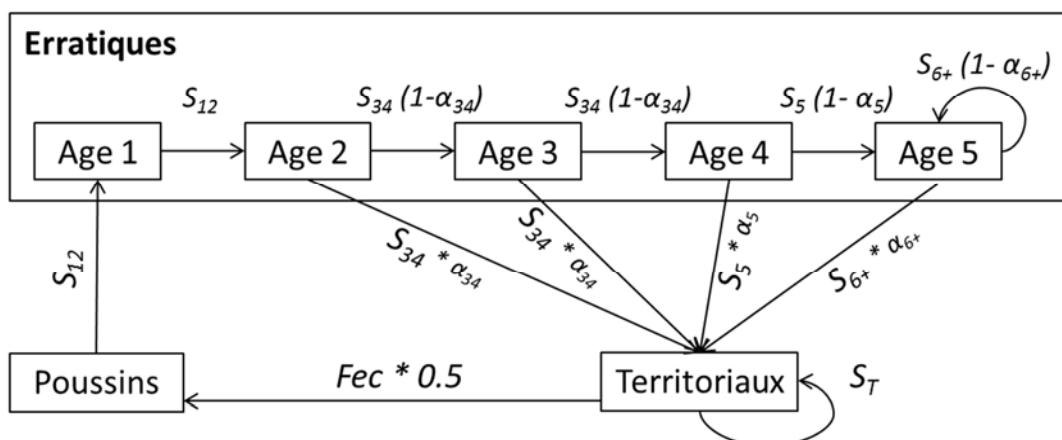
Rapace nécrophage

Grand rapace de milieu méditerranéen

Moins d'une centaine de couples reproducteurs en France

Principalement menacé par le déclin du pastoralisme, les législations sanitaires et l'empoisonnement indirect.

Plan national d'actions de conservation en faveur de l'espèce



Modèle démographique de l'espèce



Les Grandes Causses Huile sur toile 80*50 cm



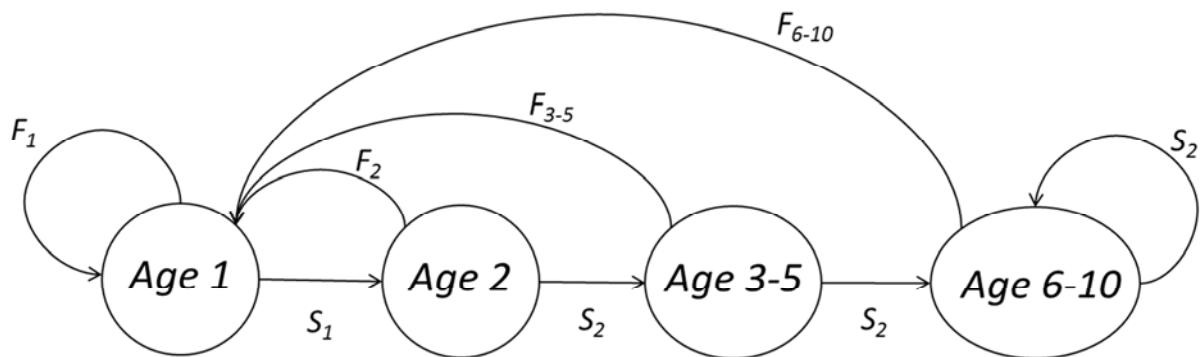
Renard Roux *Vulpes vulpes*
Acrylique sur papier 150*90 cm

Mammifère omnivore

Distribution continue dans l'hémisphère Nord

Très commun

Espèce gibier et considérée nuisible sur de nombreux territoires comme prédateur des élevages volaillers et du petit gibier. Densités de population régulées par des campagnes de prélèvements régulières.



Modèle démographique de l'espèce



Lumière d'automne en lisière de hêtraie Huile sur toile 60*50 cm