

Master Sciences de l'Environnement Terrestre 1^{ère} année
Spécialité Biodiversité, Ecologie et Evolution (BEE)
Année 2015-2016

**Contribution relative des facteurs environnementaux sur la survie
du Busard cendré (*Circus pygargus*) en périodes d'hivernage et de
reproduction**



♥ Philippe Siriot

Mémoire de projet tutoré de première année
Présenté par COURTIAL Anouk et DANOVARO Cécile

Responsables du projet tutoré : MILLON Alexandre & PRINTEMPS Thierry
Responsables pédagogiques du M1 BEE : GROS Raphaël et KALDONSKI Nicolas

Année 2015-2016

Master Sciences de l'Environnement Terrestre 1^{ère} année
Spécialité Biodiversité, Ecologie et Evolution (BEE)

**Contribution relative des facteurs environnementaux sur la survie
du Busard cendré (*Circus pygargus*) en périodes d'hivernage et de
reproduction**

Mémoire de projet tutoré de première année
Présenté par A. COURTIAL et C. DANOVARO

Responsables du projet tutoré : A. MILLON, T. PRINTEMPS

Responsables pédagogiques du M1 BEE : R. GROS, N. KALDONSKI

Charte anti-plagiat

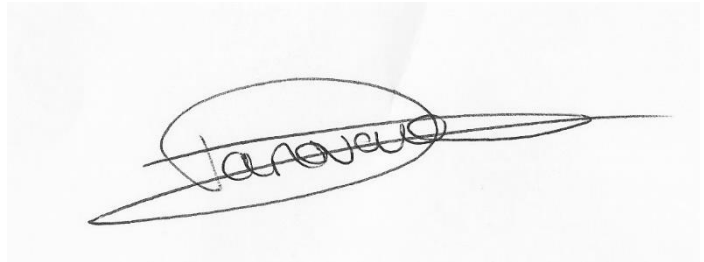
Nous soussignées, COURTIAL Anouk et DANOVARO Cécile, étudiantes en première année de master SET spécialité BEE à Aix-Marseille Université,

Attestons sur l'honneur que le présent mémoire a été écrit de nos mains, que ce travail est personnel et que toutes les sources d'informations externes et les citations d'auteurs ont été mentionnées conformément aux usages en vigueur (Nom de l'auteur, nom de l'article, éditeur, lieu d'édition, année, page).

Nous certifions par ailleurs que nous n'avons ni contrefait, ni falsifié, ni copié l'œuvre d'autrui afin de la faire passer pour nôtre.

Fait à Marseille, le 13/06/2016

Signatures :

Handwritten signature of Anouk Courtial, featuring a large, stylized initial 'C' followed by the name 'COURTIAL' in a cursive script.Handwritten signature of Cécile Danovaro, featuring a large, stylized initial 'D' followed by the name 'DANOVARO' in a cursive script.

Remerciements

Nous tenons tout d'abord à adresser nos plus sincères remerciements à notre responsable de projet tutoré, Alexandre Millon, pour nous avoir donné la chance de travailler sur ce sujet mais aussi pour sa disponibilité, ses conseils avisés, sa rigueur et son désir de transmission tout au long de cette période de stage. Nous avons beaucoup appris à vos côtés (et ri aussi). Nous n'oublierons pas de sitôt que "L'absence de résultat est un résultat." et qu'"un biais estimé n'est plus un biais".

Nous remercions également Thierry Printemps, co-responsable du projet, pour sa disponibilité et sa gentillesse. Merci d'avoir accepté de répondre à nos questions, de nous avoir permis de travailler sur vos données et d'œuvrer avec autant de passion pour la protection du Busard cendré.

Merci à l'ensemble de l'équipe pédagogique du M1 BEE pour les enseignements reçus pendant cette année scolaire enrichissante.

Merci à Sabine et Marine pour le soutien, les rires, les bons moments passés ensemble à refaire le monde, les pâtes au ketchup et les cookies. On s'en souviendra de ce M1 !

Enfin, merci à nos familles, qui, même si elles n'ont pas toujours bien compris notre sujet de stage (et notre manière de nous organiser) ont su répondre présent en cas de besoin. Merci pour votre soutien sans faille.

Sommaire

I.	Introduction	1
II.	Matériel et méthodes	3
1)	Modèle biologique.....	3
2)	Site d'étude	5
3)	Protocole	5
	<i>Programme de suivi et récolte des données.....</i>	<i>5</i>
	<i>Variables environnementales.....</i>	<i>7</i>
4)	Analyses	8
III.	Résultats	9
IV.	Discussion.....	12
1)	Trap-dependance et transience : des biais d'estimation ?.....	12
2)	Contribution relative des variables environnementales	13
V.	Conclusion	14
	Références Bibliographiques	16

Liste des tableaux

Tableau I. Tests d'ajustement au modèle CJS réalisés sous U-Care 9

Tableau II. Sélection de modèles concernant la prise en compte de la transience (a) puis les conditions environnementales (b).....10

Liste des figures

Figure 1. Routes migratoires des Busards cendrés.....	4
Figure 2. Zone d'étude en Maine-et-Loire (en rouge).....	5
Figure 3. Exemple de marquage alaire sur Busard.....	6
Figure 4. Survie apparente en fonction des données standardisées de la pluviométrie au Sahel (a et b) et du nombre total de poussins (c et d).	11

I. Introduction

Les espèces animales ou végétales sont contraintes par leur environnement. Par conséquent, leurs variations démographiques sont soumises aux conditions biotiques et abiotiques du milieu. Les deux processus les plus importants en dynamique des populations sont la reproduction et la survie. En effet, l'accroissement des populations dépend largement du succès reproducteur (i.e nombre de petits) et de la survie des individus. Les facteurs qui influencent ces processus peuvent être intrinsèques ou extrinsèques. Ainsi, on constate que chez certaines espèces, comme les Fous de Bassan (*Morus bassanus*), l'effet de groupe stimule la fonction de reproduction en favorisant la rencontre des sexes. Cet effet permet d'accélérer l'accroissement de la population et protège la naissance et la croissance des jeunes (Faurie, 2011). Chez le Faucon crécerellette (*Falco naumanni*), le taux d'accroissement de la population est largement impacté par la survie adulte et, plus modérément, par la survie juvénile et le succès reproducteur (Hiraldo et al., 1996). La compréhension des facteurs environnementaux qui contrôlent ces mécanismes est largement étudiée.

La ressource alimentaire joue un rôle décisif. Des études montrent, en effet, une relation positive entre l'abondance de nourriture et le succès reproducteur. Par exemple, le succès reproducteur annuel de la Chouette hulotte (*Strix aluco*) est corrélé aux variations de densité de sa proie principale. Dans la forêt de Grunewald, à l'ouest de Berlin, il s'agit du Mulot à collier (*Apodemus flavicollis*), suivant un cycle de trois ans (Wendland, 1984). Ce constat de dynamique cyclique entre proie et prédateur a été vérifié chez le Busard cendré (*Circus pygargus*), dont les tailles de couvées sont positivement corrélées à l'abondance de Campagnol commun (*Microtus arvalis*) (Millon et al., 2002). Les conditions climatiques sont également un facteur déterminant de la démographie animale. Chez l'Albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris*), les conditions climatiques océaniques influencent l'accès à la ressource alimentaire. En phase El Niño, les eaux du Pacifique-ouest, où cette espèce passe l'hiver se refroidissent, favorisant la chaîne trophique au sommet duquel se trouve les albatros. Le taux de survie annuel est alors meilleur (Nevoux et al., 2007). En Espagne, la hausse des températures durant l'incubation du Busard Saint-Martin (*Circus cyaneus*) conduit à la baisse du succès reproducteur (surchauffe des œufs) mais la survie des jeunes augmente avec le total des précipitations enregistrées durant la période de reproduction (Garcia et al., 2001).

Pour les espèces migratrices, il est difficile d'identifier les processus environnementaux impactant les dynamiques. En effet, ces espèces sont à la fois affectées par les interactions

biotique et abiotique sur les sites d'hivernage, de reproduction et durant la période de transit entre les deux (Mihoub, 2009). Beaucoup d'études se sont concentrées sur les facteurs environnementaux agissant uniquement durant la période de reproduction. Mais de récentes études montrent que les conditions environnementales des zones d'hivernage ne doivent pas être négligées. Ces études cherchent à évaluer la contribution relative des conditions environnementales aux différentes périodes du cycle biologique de l'espèce. Par exemple, des études sur le Faucon crécerellette (*Falco naumanni*), ont démontré que le taux d'accroissement de la population était régi principalement par le taux de survie des individus, notamment lors de la première année. En effet, la baisse des précipitations aux Sahel impacte négativement la survie, en réduisant l'abondance des sources de nourriture (Mihoub, 2009). Pour la tourterelle des bois (*Streptopelia turtur*), il en est de même ; celle-ci étant granivore, les années à fort rendement céréalier du fait d'importantes précipitations correspondent à des années où la survie des tourterelles est élevée (Eraud et al., 2008). Malgré les effets des conditions printanières sur la fécondité, les variations de cette dernière ont une plus faible contribution au taux d'accroissement que les conditions d'hivernage. Ceci est notamment lié au changement d'occupation des sols et à l'intensification de l'agriculture (utilisation de pesticides, courte rotation des cultures) (Bustamante, 1997 ; Browne et al., 2003 ; Eraud et al., 2008). En ce qui concerne l'Hirondelle des rivages (*Riparia riparia*), il semble que les conditions printanières et estivales aient plus d'incidence sur la survie annuelle que les hivernales. On constate que les pluies de mai à octobre en zone aride (Sahel) favorisent l'émergence d'insectes durant la période d'hivernage, et par là même contribuent à l'augmentation de la survie. D'autre part, celles de juin en Angleterre réduisent le nombre d'insectes volants, faisant ainsi chuter la survie globale de la population (Cowley, 2005). Ces études démontrent qu'il n'existe pas de règle générale concernant les effets des conditions environnementales sur la démographie et ses variations et il est tout à fait possible que l'importance relative des facteurs varie selon les lieux de reproduction et d'hivernage des populations (Cowley, 2005).

Le Busard cendré (*Circus pygargus*) fait partie des espèces d'oiseaux, sur liste rouge IUCN (classé en « Vulnérable »), protégées à l'échelle nationale (loi du 10 juillet 1976), européenne (Directive « Oiseaux » 1979) mais également mondiale (Convention de Bonn, 1982). Représenté dans une grande partie de l'Europe, de nombreuses études ont été réalisées afin d'identifier les facteurs impactant sa dynamique durant sa période de reproduction. Elles démontrent qu'en période de reproduction, le nombre de reproducteurs est fortement corrélé à l'abondance de campagnols au printemps tandis que le nombre de poussins à l'envol est corrélé à leur abondance estivale (Salamolard et al., 2000). Le taux de survie adulte, quant à lui, est

peu ou pas affecté ($\Phi = 0.67 \pm 0.02$) (Millon et *al.*, 2008). Les observations en zone sahélienne montrent que le Busard cendré se nourrit essentiellement d'insectes orthoptères. Cependant, aucune étude n'a pu évaluer la contribution des facteurs environnementaux hivernaux sur la dynamique de ce rapace. L'objectif de notre étude est donc d'évaluer l'effet des facteurs environnementaux des sites d'hivernage et de reproduction sur la survie adulte du Busard cendré et de quantifier leur contribution relative. Le Busard cendré étant une espèce relativement longévive, nous posons l'hypothèse que le taux d'accroissement des populations est principalement régi par la survie adulte plus que tout autre paramètres démographiques tels que la fécondité ou la survie juvénile. Nous avons donc évalué l'effet de l'abondance de la ressource alimentaire sur la survie adulte en période de reproduction mais également en période d'hivernage en zone sahélienne.

II. Matériel et méthodes

1) Modèle biologique

Le Busard cendré, *Circus pygargus*, est un rapace diurne, de l'ordre des Accipitriiformes. C'est une espèce de taille moyenne (43-47 cm de long et 105-120 cm d'envergure) présentant un fort dimorphisme de couleur entre mâle et femelle (Millon, 2006). Cette caractéristique permet de sexer sans ambiguïté les individus adultes. L'âge médian de première reproduction est de 3-4 ans pour les mâles et de 2-3 ans pour les femelles. Les individus sont fidèles entre eux sur une même période de reproduction bien que des cas de polygynie (plus rarement de polyandrie) aient été observés lors d'années à forte disponibilité alimentaire. Les individus ne restent cependant pas fidèles à leur partenaire d'une année sur l'autre (Arroyo et *al.*, 2002). Après la réalisation d'une parade nuptiale complexe, les nids sont confectionnés à terre dans la strate herbacée. Aux mois de mai-juin, la femelle pond entre 3 et 5 œufs dont l'incubation dure entre 28 et 30 jours. Les jeunes sont capables de voler dès l'âge de 29 jours.

Le busard cendré vit et se reproduit dans des zones agricoles, au sein de cultures céréalières (blé, orge, escourgeon), de graminées (dactyle, fétuque), d'oléagineuses (colza) et de légumineuses (luzerne). En France, son aire de répartition constitue trois pôles (centre-ouest, nord-est auxquels s'ajoutent une zone couvrant partiellement Auvergne, Rhône-Alpes et Languedoc-Roussillon). L'intensification des pratiques agricoles, notamment à travers la mécanisation des plaines céréalières, induit une mortalité de 30% à 70% chez les juvéniles en

l'absence de protection des nids (Millon, 2002 ; Arroyo *et al.*, 2002). En effet, de nombreuses nichées sont détruites en période de moissons lors du passage des engins (moissonneuses) ou lors des fauches. L'intensification des pratiques agricoles en général pourrait également avoir un rôle néfaste sur les populations, notamment par la réduction des ressources alimentaires (campagnols).

Le Busard cendré est une espèce migratrice. Il quitte ses zones de reproduction pour le Sahel dès le mois de septembre, et reste en Afrique, dans la zone sahélienne, jusqu'au mois de mars. La fidélité au site d'hivernage et les routes migratoires empruntées (Figure 1) ont pu être mises en évidence par le suivi d'oiseaux équipés de balises (Trierweiler & Koks, 2009 ; Trierweiler *et al.*, 2014)

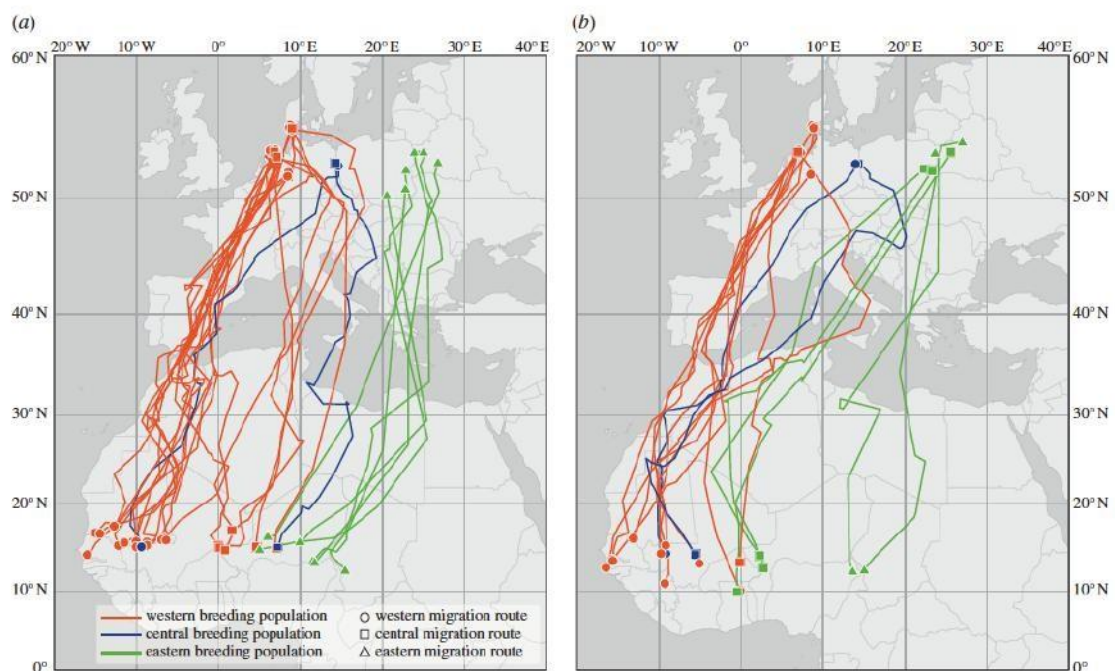


Figure 1. Routes migratoires des Busards cendrés adultes en automne (a) et au printemps (b) et zones de présence africaine. Les couleurs indiquent la provenance des différentes populations de reproducteurs (orange : ouest, bleu : centre, vert : est) et les symboles se réfèrent aux routes migratoires (cercle : ouest, carré : centre, triangle : est). Les points d'arrivée et de départ diffèrent en fonction des mouvements hivernaux en zone africaine (d'après Trierweiler *et al.*, 2014).

Au Sahel, les Busards cendrés vivent dans les milieux ouverts à semi-ouverts (végétation herbacée, présence de quelques arbres isolés et de formations arbustives) mais sont absents des milieux forestiers (Trierweiler & Koks, 2009). Ces milieux abritent la principale ressource alimentaire du rapace au Sahel : les orthoptères. A l'échelle locale, cette disponibilité alimentaire varie et les proies du Busard cendré peuvent également être des œufs d'oiseaux, des

reptiles ou des rongeurs (Trierweiler & Koks, 2009).

2) Site d'étude

Le site d'étude se situe en Maine-et-Loire sur une surface d'environ 250 km² (Figure 2). Il se présente sous la forme d'une « tâche étalée » au sein d'une large plaine agricole. Le contrôle des individus se fait uniquement sur ce site même si des individus peuvent être retrouvés dans des départements adjacents voire dans d'autres pays.

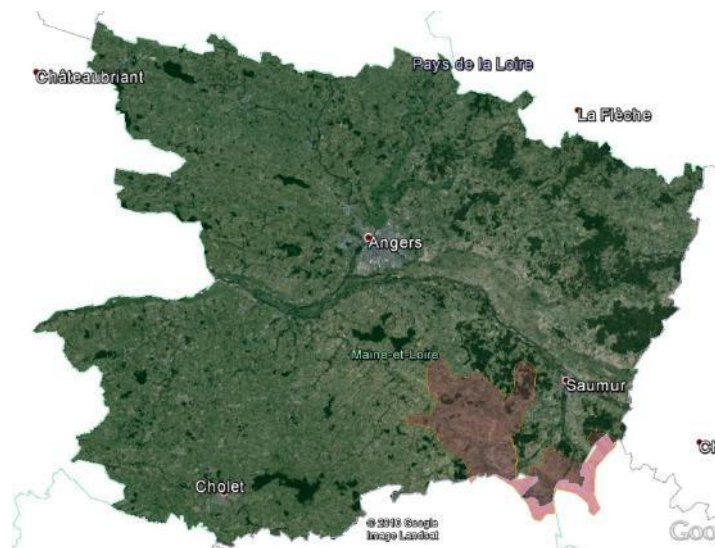


Figure 2. Zone d'étude en Maine-et-Loire (en rouge)

Le périmètre du site englobe la quasi-totalité des observations de busards cendrés en Maine-et-Loire. Au total, ce sont entre 28 et 59 couples observés chaque année (moyenne sur 15 ans : 44).

3) Protocole

Programme de suivi et récolte des données

Les individus sélectionnés pour notre étude font l'objet d'un suivi depuis 1995 selon un protocole de Capture-Marquage-Recapture (CMR), dont la période de contrôle s'étend de mai à juillet. Un marquage alaire est apposé sur tous les individus adultes capturés tout au long de la saison de reproduction. Ces derniers sont sexés immédiatement grâce à leur dimorphisme

sexuel. La méthode la plus évidente est la capture au nid durant le nourrissage des poussins. Les captures avant incubation sont proscrites pour éviter les abandons du site. Le marquage est également réalisé sur les poussins mais la prise en compte dans le suivi se fait dès la première observation en statut « nicheur ». Ce marquage est une technique simple d'observation et d'identification des individus ne nécessitant aucune recapture physique. Dans un souci de clarté, le terme « capture » sera utilisé pour définir l'année de marquage et toutes les observations suivantes.



Figure 3. Exemple de marquage alaire sur Busard. La combinaison des couleurs sur chaque marque permet l'identification unique de l'oiseau (Photo : A.Millon)

Au total, 435 individus adultes (i.e. âgés d'au moins 1 an) ont été marqués depuis 1995. Les données d'observation des individus marqués permettent d'obtenir les histoires de capture. Pour chaque individu, on note « 1 » les années d'observation sur la zone d'étude, « 0 » pour les années sans observation. Cependant, afin de réaliser nos analyses nous avons choisi d'étudier seulement les histoires de captures débutant en 1999. En effet, les autres années ont été retirées car elles présentaient un nombre d'individus par année insuffisant à la réalisation des analyses statistiques. Notre jeu de données final comporte donc 400 individus, soit 242 femelles et 158 mâles. Parallèlement, ont été collectées des données de reproduction (couples, nombres d'œufs, poussins à l'envol, ...) de tous les couples suivis (avec individus marqués ou non) depuis 1992.

Variables environnementales

Notre objectif est de tester si la quantité de la ressource alimentaire en zone d'hivernage et en zone de reproduction, a un effet sur la survie apparente adulte. Pour cela, nous avons défini les co-variables nécessaires à nos analyses.

En zone d'hivernage (Sahel), il n'existe pas de données directes sur les principales ressources alimentaires des Busards cendrés que sont les criquets. Ce genre est connu pour être très dépendant des précipitations. En Afrique sahélienne, leur taux d'émergence est positivement corrélé à la quantité d'eau tombée durant la mousson. Cette pluie conditionne aussi l'émergence et le maintien de la végétation, principale source de nourriture du criquet. Les quantités de pluie qui tombent lors des moussons constituent un facteur très limitant dans cette région, le Sahel étant une région aride à semi-aride, située sur le côté Sud du Sahara. La vigueur et la quantité de végétation, elle, peut être évaluée grâce à des indices de végétation normalisés (NDVI). Ainsi, les données pluviométriques et les indices de végétation sont des proxys adéquats pour caractériser l'abondance de la ressource alimentaire du Busard cendré. Les données NDVI et pluviométriques étant fortement corrélées ($p = 2.5e-05$; $R^2 = 0.77$), nous avons choisi de ne retenir que les précipitations effectives dans la zone sahélienne de juin à septembre. Cet intervalle de temps coïncide avec la période des moussons dans cette zone de l'Afrique. Les données pluviométriques ont été obtenues sur le site http://research.jisao.washington.edu/data_sets/sahel/.

Chez le Busard cendré, le succès reproducteur est positivement corrélé à l'abondance des campagnols. Ce proxy d'abondance semble donc idéal à notre analyse. Nous considérons deux estimations du succès reproducteur : le nombre total de poussins à l'envol chaque année au sein du site d'étude et le succès reproducteur moyen annuel, calculé comme suit :

$$SR = \frac{\sum_{i=1}^n \text{NDVI}_i \times \text{Precip}_i}{\sum_{i=1}^n \text{Precip}_i}$$

Enfin, nous créons une dernière co-variable synthétisant l'effet additif des deux facteurs. Pour cela nous considérons trois types d'années : les bonnes années correspondant à de bonnes conditions tout au long de l'année (grand nombre de poussins et fort taux de précipitations au Sahel) et les mauvaises années correspondant à des mauvaises conditions tout au long de l'année (peu de poussins et forte sécheresse au Sahel). Nous avons scindé le jeu de données en trois parties suivant les quartiles. La dernière catégorie considère toutes les années intermédiaires.

4) Analyses

Notre jeu de données s'étalant sur une grande période de temps, la population ne peut être considérée comme fermée. Un individu considéré comme « mort » est un individu non observé, mort ou absent de la zone d'étude. Ainsi nous n'estimons pas la survie réelle mais la survie apparente des individus adultes sur le site.

Pour appliquer nos analyses, nous avons utilisé le logiciel E-Surge (version 1.9.0, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, 2009). Ce dernier permet d'évaluer le taux de survie apparente (Φ) en tenant compte de la probabilité de capture (p). Nous basons cette modélisation sur les hypothèses du modèle CJS (Cormack-Jolly-Seber ; Lebreton *et al.*, 1992). Ce modèle est construit sur plusieurs hypothèses. La première est que tous les individus présents dans la population dans un intervalle de temps ont la même probabilité de survie indépendamment du fait qu'ils aient été marqués nouvellement. Cette hypothèse peut être faussée par le phénomène de *transience* qui consiste en l'apparition d'individus de manière fugace. Si un individu « transient », c'est-à-dire de passage, est marqué, il ne sera jamais ré-observé. Ceci mènera à une sous-estimation de la survie. La deuxième hypothèse considère un même taux de recapture pour tous les individus. Un phénomène est relié à cette hypothèse et peut venir biaiser les estimations : la trap-dépendance. Elle définit l'évitement ou l'attraction de certains individus marqués face à la recapture. Certains individus peuvent devenir moins détectables (*trap-shyness*) ou, au contraire, plus que la normale (*trap-happiness*). En outre, le marquage doit être permanent et lu sans erreur. Enfin, les sessions de captures sont instantanées par rapport à l'intervalle de temps entre deux occasions afin que, durant la session, la population soit jugée fermée (ni déplacement, ni naissance ou mort). Ici, la période d'observation des individus marqués s'étale sur trois mois.

Si les hypothèses ne sont pas respectées, le modèle doit être soumis à des corrections. Ainsi, avant de commencer, nous devons vérifier les conditions d'application grâce à un test d'ajustement de modèle « Goodness of fit » (Tableau I). Pour cela nous utilisons le logiciel U-Care (Utilities for CApture-REcapture, version 2-3-2, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, 2005). Les 4 tests d'ajustement au modèle CJS sont les suivants : 3SR, 2CL, 2CT et 3SM. Ils apparaissent significatifs lorsque le rapport χ^2/dof est supérieur à 1. Le test 3SR révèle une légère *transience* chez les femelles, tandis que le test 2CT met en lumière un phénomène de trap-dépendance, et plus précisément de *trap-happiness* pour les deux groupes. La *trap-happiness* est remarquable lorsque les individus précédemment capturés ont une

probabilité plus élevée d'être recapturés. Les deux autres tests (2CL et 3SM) n'ont pas de signification biologique précise et dans notre cas, ne montrent pas d'hétérogénéité.

Tableau I. Tests d'ajustement au modèle CJS réalisés sous U-Care. Les résultats obtenus pour le test 3SR révèlent une légère transience, tandis que le test 2CT met en évidence un phénomène de trap-dépendance, plus précisément de trap-happiness.

	Groupe	ddl	χ^2
3SR	Mâles	15	12,55
	Femelles	15	26,86
3SM	Mâles	13	5,4
	Femelles	14	16,37
2CT	Mâles	14	32,57
	Femelles	14	26,36
2CL	Mâles	11	3,56
	Femelles	13	2,82
	Total	109	126,49

Grâce au logiciel E-Surge nous pouvons développer l'ensemble de nos modèles, selon diverses hypothèses, en prenant en compte nos deux groupes (mâles et femelles), la trap-dépendance, ainsi que nos co-variables environnementales, uniquement associées à l'estimation de la survie. Le choix du modèle offrant la meilleure estimation des paramètres se fait grâce au critère d'Akaike (AIC). Le meilleur modèle est celui présentant l'AIC le plus faible. On peut considérer une différence significative entre deux modèles à partir de deux points d'AIC (Burmhan & Anderson, 2002).

III. Résultats

Les ajustements concernant les phénomènes de trap-dépendance et de *transience* concernent respectivement la probabilité de recapture et la survie. L'estimation de la survie étant le cœur de notre problématique, nous commençons par la probabilité de capture afin de trouver la meilleure paramétrisation. Nous n'avons pas conservé le modèle Cormack-Jolly-Seber, car l'ensemble de ses paramètres n'ont pu être estimés. Avec respectivement des ΔAIC de 49.20 et 65.12, les modèles sexe et temps dépendant, pour la probabilité de recapture, ont également été écartés (Tableaux II, a3 et a5). Nous voulions tester si l'effet de trap-dépendance était significatif et équivalent, ou non, chez les deux sexes. Le modèle le plus parcimonieux indique effectivement une probabilité de capture plus élevée l'année suivant une capture, que

suivant une année sans capture. Cet effet est plus marqué chez les mâles ($p = 0.26 \pm 0.07$ avant capture et $p = 0.70 \pm 0.04$ après) que chez les femelles ($p = 0.39 \pm 0.06$ et $p = 0.62 \pm 0.03$). Nous continuons le reste des analyses avec cette paramétrisation.

Tableau II. Sélection de modèles concernant la prise en compte de la trap-dépendance (a), de la transience (b) et des conditions environnementales (c). Ils prennent en compte la modélisation sexe (s) et temps (t) dépendante mais également les deux classes d'âge, pour les deux sexes (a) ou uniquement pour les femelles (afem). Les co-variables environnementales sont les données pluviométriques au Sahel (Sahel), le succès reproducteur moyen (SR) ou le nombre total de poussins (pulli). La co-variable intégrant un effet additif des deux facteurs est notée SRSahel. On considère que les deux sexes peuvent évoluer parallèlement (+) ou indépendamment l'un de l'autre (.). La déviance, le nombre de paramètres (np), la valeur d'AIC, et le ΔAIC (différence avec le meilleur modèle) sont notés pour chaque modèles.

Model	np	Deviance	QAIC	ΔAIC
(a) Trap-dépendance				
1 S(s.t) P(trap.s)	36	1857.25	1929.25	0.00
2 S(s.t) P(trap+s)	35	1863.14	1933.14	3.89
3 S(s.t) P(s)	34	1910.45	1978.45	49.20
4 S(s.t) P(t+s)	48	1897.86	1993.86	64.61
5 S(s.t) P(t)	47	1900.38	1994.38	65.12
(b) Transience				
1 S(s.afem)	7	1893.08	1907.08	0.00
2 S(s)	6	1895.53	1907.53	0.45
3 S(s.a)	8	1892.64	1908.64	1.56
(c) Conditions environnementales				
1 S(s.afem+Sahel)	8	1890.99	1906.99	0.00
2 S(s.afem+SRSahel)	8	1891.30	1907.30	0.31
3 S(s.afem+pulli)	8	1892.70	1908.70	1.70
4 S(s.afem+SR)	8	1893.02	1909.02	2.03

Afin d'intégrer les effets de *transience*, nous créons deux classes d'âge. Les individus *transients* n'étant observables que lors de leur année de marquage, nous estimons une survie pour la première année suivant la capture et une survie pour toutes les années suivantes. Comme le laissent présager les tests de *Goodness of fit*, les résultats indiquent la présence de *transience* uniquement chez les femelles. Ceci est vérifié par le modèle intégrant ce phénomène chez les deux sexes (Tableau II, b3). Ce modèle montre que la survie des mâles est en réalité plus élevée lors de la première année ($\Phi = 0.80 \pm 0.06$) que lors des années suivantes ($\Phi = 0.76 \pm 0.03$), ce qui n'illustre aucune *transience* mais plutôt un phénomène de sénescence. Pour les femelles, en revanche, la survie de première année est plus basse ($\Phi = 0.69 \pm 0.04$) que les années suivantes ($\Phi = 0.77 \pm 0.02$). Il n'est donc pas étonnant que le meilleur modèle d'estimation soit celui qui ne prend en compte des classes d'âge différentes que chez les femelles (b1). La survie des femelles ainsi « corrigée » est alors équivalente à celle des mâles

($\Phi_{\text{fem}} = 0.77 \pm 0.02$; $\Phi_{\text{mal}} = 0.77 \pm 0.03$). Bien que le modèle sexe-dépendant sans *transience* (b2) soit également valable ($\Delta\text{AIC} < 2$), nous conservons la correction afin de respecter les hypothèses de départ pour réaliser les modèles intégrant les co-variables environnementales. Enfin, lors de l'intégration des différentes variables environnementales, on constate que le meilleur modèle est celui considérant les variations pluviométriques au Sahel (c1). Ce dernier démontre que plus le taux de précipitation est élevé plus la survie augmente. Les précipitations en zone sahélienne semblent donc avoir un effet positif indirect sur la survie adulte du Busard cendré. Cependant, aux vues des estimations de pente (0.15, compris entre -0.05 et 0.34), cet effet est, de peu, non significatif (Figure 4, a et b).

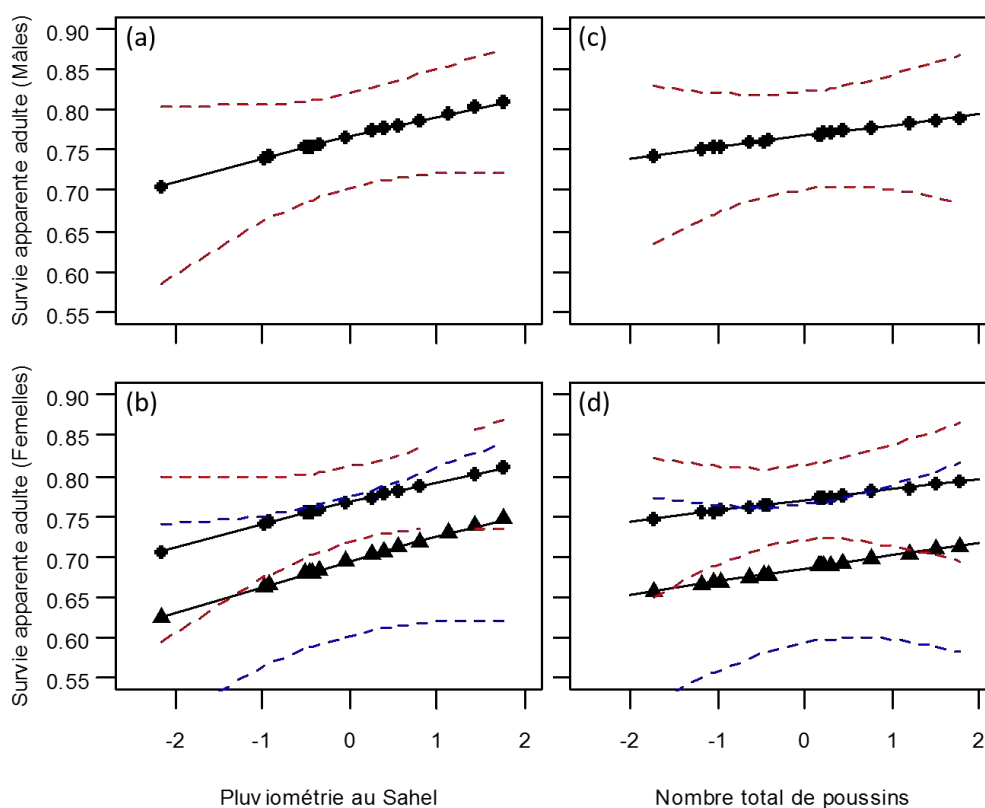


Figure 4. Survie apparente en fonction des données standardisées de la pluviométrie au Sahel (a et b) et du nombre total de poussins (c et d). Les graphiques du haut représentent la survie des mâles et ceux du bas celle des femelles. Ces dernières sont séparées en deux classes d'âge (triangle : première année de capture ; rond : toutes les autres années). Les intervalles de confiance sont représentés. En pointillés, les bornes inférieures et supérieures de l'intervalle de confiance à 95%. Les pentes sont toutes positives mais plus prononcées pour les relations entre survie et précipitations au Sahel, ce qui démontre l'effet plus fort de cette variable.

Le modèle intégrant le succès reproducteur moyen (c4) est non valide ($\Delta\text{AIC} > 2$) alors qu'en considérant le nombre total de poussins l'estimation devient meilleure ($\Delta\text{AIC} = 1.70$). Ici aussi l'effet semble positif, les années à fort succès reproducteur sont des années à survie élevée.

Cependant, les résultats ne sont pas significatifs (la pente est estimée à 0.07, compris entre - 0.16 et 0.31 ; Figure 4, c et d).

Le modèle incluant l'effet additif des deux variables est légèrement moins performant que le modèle prenant en compte les données pluviométriques ($\Delta AIC = 0.31$). Ceci semble indiquer que les deux variables ne sont pas indépendantes mais que les conditions sahéliennes contribuent de façon plus prononcée à l'évolution de la survie. Les données de nos modèles étant standardisées nous pouvons comparer les pentes afin d'évaluer leur contribution relative. L'effet des conditions environnementales sahéliennes est deux fois plus fort que celles de la zone de reproduction.

IV. Discussion

L'abondance de la ressource alimentaire sur les sites d'hivernage et de reproduction semble avoir un effet positif sur la survie adulte du Busard cendré. Malgré une absence de significativité, nous pouvons évaluer la contribution relative de cette variable à la survie adulte durant les différentes périodes du cycle biologique de l'espèce. En effet, les conditions hivernales au Sahel ont un impact deux fois plus important que celles de la zone de reproduction.

1) Trap-dépendance et *transience* : des biais d'estimation ?

Les résultats obtenus nous indiquent que la probabilité de capture augmente suite au marquage des individus avec un effet plus marqué chez les mâles. Les phénomènes de trap-dépendance ne sont pas rares dans les analyses de capture-recapture. Ici, on parle de *trap-happiness*. Les précédentes estimations de survie des mâles et des femelles ne tenaient pas compte de cette hétérogénéité dans la probabilité de capture. Ainsi Millon et *al.*, en 2008, estiment la survie des mâles $\Phi = 0.672 \pm 0.03$ et des femelles $\Phi = 0.668 \pm 0.03$. Avec un modèle équivalent qui prend en compte ce phénomène nous obtenons une survie des mâles $\Phi = 0.767 \pm 0.03$ et des femelles $\Phi = 0.749 \pm 0.02$. La *trap-happiness* entraîne donc une sous-estimation de la survie. La prendre en compte permet de préciser l'estimation.

Pour notre population, seules les femelles présentent un comportement de *transience*. En intégrant cette différence dans nos modèles nous avons pu corriger l'estimation de leur survie. Cette correction permet d'établir une survie équivalente entre les deux sexes. L'émergence de *transience* lors des études de capture-recapture peut, en effet, être provoquée par les comportements de territorialité, la disponibilité en nourriture ou encore l'expérience et

les stratégies de reproduction (Crespin et *al.*, 2008). Ici, l'effet du sexe pourrait être dû à une différence, entre mâles et femelles, dans la probabilité de nidification sur un même site après un échec de reproduction (Cézilly & Johnson 1995 ; Pradel et *al.*, 1997). En effet, des individus marqués ont pu être observés, en période de reproduction, dans des départements adjacents voire dans d'autres pays (ex : femelle baguée en Maine-et-Loire ré-observée en Allemagne). Les individus retrouvés hors du site d'étude peuvent donc nous renseigner sur les comportements de dispersion de l'espèce. Ce sont majoritairement des femelles qui sont observées hors de la zone de prospection (Printemps T., communications personnelles). En effet, chez les oiseaux, ce sont les femelles qui ont tendance à disperser plus que les mâles (Greenwood, 1980). De plus, la présence de *transience* peut dépendre de la taille de la zone d'échantillonnage. Plus la zone est grande, moins on remarque d'individus *transients* et inversement. Notre site a une superficie de 250 km², ce qui peut être considéré comme une taille relativement faible pour une espèce parcourant des milliers de kilomètres lors de sa migration. La forme et la taille de la zone de prospection constituent certainement un biais à considérer dans l'analyse des données.

2) Contribution relative des variables environnementales

Les résultats de notre étude ne montrent pas d'effet de l'abondance de ressource alimentaire en période de reproduction sur la survie annuelle du Busard cendré. Ceci démontre que, malgré un effet limitant de la ressource sur le succès reproducteur, elle n'affecte pas ou peu la survie annuelle adulte.

En parallèle, l'abondance de ressource alimentaire sur le site d'hivernage (Orthoptères) a un effet positif quasi-significatif sur la survie annuelle du Busard cendré. Dans un contexte de conservation, il est donc intéressant de connaître l'état actuel et l'évolution des sites d'hivernages. L'écosystème sahélien est principalement contrôlé par la forte variabilité des précipitations et leur difficile prédiction (Hermann et *al.*, 2005). Le Sahel est une zone aride à semi-aride de transition située entre le Sahara et l'Afrique tropicale caractérisée par un fort gradient nord-sud de précipitations. Les pluies sont le résultat de la mousson estivale de juin à septembre. La mousson se déclenche en été suite aux différences de températures entre l'océan froid et le continent qui se réchauffe. D'autres facteurs jouent certainement un rôle dans l'intensité des précipitations, comme les interactions végétation-atmosphère (effet positif), la présence de sable dans la strate atmosphérique, etc. Les patrons climatiques du XX^{ème} siècle ont montré une alternance d'épisodes secs et d'épisodes humides dans la région sahélienne. L'abondance de précipitations varie fortement de façon interannuelle et décennale, ce qui rend

difficile sa prédiction. La durée de ces cycles s'est allongée dès le milieu du siècle. En effet, le Sahel a connu le plus gros déficit pluviométrique jamais enregistré entre 1968 et 1990 (Brooks, 2004 ; Ozer & Ozer, 2005). Parallèlement, depuis les années 1980, on constate de nombreuses inondations et coulées de boues, mais la présence de sécheresses locales démontre une variabilité pluviométrique spatiale. Depuis 1990, la durée de la saison des pluies tend à diminuer mais les pluies journalières, quant à elles, sont plus intenses (Ozer & Ozer, 2005). Les prédictions restent cependant difficiles à formuler. Les processus régissant les pluies tropicales ne sont pas suffisamment connus pour produire des prévisions climatiques solides. Sous l'effet du réchauffement, la température du sol monte plus rapidement que celle de la mer, ce qui devrait intensifier la mousson. En revanche, le renforcement de l'anticyclone saharien pourrait entraîner l'effet inverse. Ainsi, si ces prévisions climatiques sont difficilement prédictibles, il en est de même pour l'évolution des espèces animales et végétales. Pour le Busard cendré, les conséquences de ces changements sur sa ressource alimentaire principale sont encore peu connues. Il paraît donc délicat de prédire l'évolution de la survie des populations de Busards cendrés et d'envisager la mise en place de programmes de conservation.

Chez le Faucon crécerellette (*Falco naumanni*), le taux de précipitations sahéliennes, a un effet positif sur la survie des adultes et des juvéniles. Cependant, cet effet est plus marqué lors de la première année de vie, expliquant 46% de la variance annuelle de la survie chez les jeunes (Mihoub et al., 2009). Il est probable qu'une telle différence adulte-juvénile se retrouve chez le Busard cendré. Une étude plus ciblée sur cette classe d'âge serait judicieuse afin d'évaluer la contribution de cette variable chez notre espèce. Cette étude pourrait apporter de plus amples informations quant à l'évolution du taux de croissance de la population.

V. Conclusion

La dynamique de population des espèces d'oiseaux migratrices sont régies à la fois par les conditions biotiques et abiotiques de leur site d'hivernage mais aussi par celles de leur site de reproduction. Le Busard cendré migre en zone sahélienne de septembre à mars. Nous avons donc cherché à évaluer la contribution relative des facteurs environnementaux sur la survie apparente adulte de l'espèce. A partir d'un jeu de données issus d'un programme de capture-recapture, nous avons pu constater que l'abondance de nourriture en zone d'hivernage tend à contraindre la survie adulte annuelle de façon plus forte qu'en zone de reproduction. Cependant, dans un contexte de changement global, l'évolution climatique au Sahel, qui conditionne

l'abondance des criquets, est incertaine. Il est donc complexe de prédire une éventuelle dynamique de l'espèce dans les années à venir.

L'estimation de la survie juvénile semble être une solution. Contrainte par les conditions environnementales au Sahel, elle représente une information clé pour l'étude de la dynamique de l'espèce. En effet, nous savons que la ressource alimentaire affecte le succès reproducteur des adultes. Si, ajouté à cela, nous réussissons à estimer la survie juvénile contrainte par les conditions hivernales nous pourrions alors créer un modèle de dynamique plus complet. Ainsi, malgré l'incertitude des prévisions climatiques, divers scénarii pourront être testés.

Définir l'ensemble des facteurs influençant la dynamique d'une espèce paraît délicat et plus encore sur des échelles biogéographiques importantes. S'ajoutent à cela des biais d'analyse courants associés aux techniques de Capture-Recapture. En effet, si les phénomènes de *trap-happiness* permettent un meilleur suivi de la population étudiée, la *transience*, elle, résulte de stratégies comportementales propres à l'espèce et ne peut être négligée lors de l'estimation de la survie.

Références bibliographiques

- Arroyo, B., Garcia, J. T., & Bretagnolle, V. (2002). Conservation of the Montagu's harrier (*Circus pygargus*) in agricultural areas. *Animal Conservation*, 5, 283–290.
- Brooks, N. (2004). Drought in the African Sahel: long term perspectives and future prospects. *Tyndall Centre for Climate Change Research*, (October).
- Browne, S. J., & Aebischer, N. J. (2003). Habitat use, foraging ecology and diet of Turtle Doves *Streptopelia turtur* in Britain. *Ibis*, 145(4), 572–582.
- Burnham, K. P., & Anderson, R. P. (2004). Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2), 261–304.
- Bustamante, J. (1997). Predictive models for lesser kestrel *Falco naumanni* distribution, abundance and extinction in southern Spain. *Biological Conservation*, 80(2), 153–160.
- Choquet, R., Lebreton, J. D., Gimenez, O., Reboulet, A. M., & Pradel, R. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. *Ecography*, 32(6), 1071–1074. <http://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2009.04281.x>
- Cowley, E., & Siriwardena, G. M. (2005). Long-term variation in survival rates of Sand Martins *Riparia riparia*: dependence on breeding and wintering ground weather, age and sex, and their population consequences: Capsule Survival rates of Sand Martins are driven by variation in rainfall on the w. *Bird Study*, 52(3), 237–251.
- Crespin, L., Choquet, R., Lima, M., Merritt, J., & Pradel, R. (2008). Is heterogeneity of catchability in capture-recapture studies a mere sampling artifact or a biologically relevant feature of the population? *Population Ecology*, 50(3), 247–256.
- Eraud, C., Boutin, J. M., Riviere, M., Brun, J., Barbraud, C., & Lormee, H. (2009). Survival of Turtle Doves *Streptopelia turtur* in relation to western Africa environmental conditions. *Ibis*, 151(1), 186–190.
- García, J. T., & Arroyo, B. E. (1998). Migratory movements of western European Montagu's. *Bird Study*, 45(February), 188–194.
- García, J. T., & Arroyo, B. E. (2001). Effect of abiotic factors on reproduction in the centre and periphery of breeding ranges: a comparative analysis in sympatric harriers. *Ecography*, 24(4), 393–402.
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28(4), 1140–1162.
- Herrmann, S. M., Anyamba, A., & Tucker, C. J. (2005). Recent trends in vegetation dynamics in the African Sahel and their relationship to climate. *Global Environmental Change*, 15(4), 394–404.

- Hiraldo F., Negro J.J., Donazar J.A, Gaona P. (1996). A demographic model for a population of the endangered lesser kestrel Spain, *The Journal of Applied Ecology*, 33(5), 1085–1093.
- Lebreton J.D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R., Society, E., & Monographs, E. (1992). Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals : A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Society of America St*, 62(1), 67–118.
- Mihoub, J. B., Gimenez, O., Pilard, P., & Sarrazin, F. (2010). Challenging conservation of migratory species: Sahelian rainfalls drive first-year survival of the vulnerable Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Biological Conservation*, 143(4), 839–847.
- Millon, A., Bourrioux, J. L., Riols, C., & Bretagnolle, V. (2002). Comparative breeding biology of Hen Harrier and Montagu's Harrier: an 8-year study in north-eastern France. *Ibis*, 144, 94–105.
- Millon, A. (2006). Influence de la variation cyclique des proies sur un prédateur, 214 pp.
- Millon, A., Arroyo, B. E., & Bretagnolle, V. (2008). Variable but predictable prey availability affects predator breeding success: Natural versus experimental evidence. *Journal of Zoology*, 275(4), 349–358.
- Millon, A., & Bretagnolle, V. (2008). Predator population dynamics under a cyclic prey regime: numerical responses, demographic parameters and growth rates. *Oikos*, 117(10), 1500–1510.
- Nevoux, M., Weimerskirch, H., & Barbraud, C. (2007). Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. *Journal of Animal Ecology*, 76(1), 159–167.
- Ozer, A., & Ozer, P. (2005). Désertification au Sahel : crise climatique ou anthropique? *Bull. Séanc. Acad. R. Sci. Outre-Mer Meded. Zitt. K. Acad. Overzeese Wet.*, 51(4), 395–423.
- Pradel, R., Hines, J. E., Lebreton, J.-D., & Nichols, J. D. (1997). Capture-Recapture Survival Models Taking Account of Transients. *Biometrics*.
- Salamolard, M., Bretagnolle V., Butet A., Leroux A. (2000). Responses of an Avian Predator to Variations in Prey Density at a Temperate Latitude. *Ecology*, 81(9), 2428–2441.
- Trierweiler, C., Klaassen, R. H. G., Drent, R. H., Exo, K.-M., Komdeur, J., Bairlein, F., & Koks, B. J. (2014). Migratory connectivity and population-specific migration routes in a long-distance migratory bird. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 281(September 2008), 20132897.
- Trierweiler, C., & Koks, B. J. (2009). Montagu's Harrier. In J. van der K. and E. W. Zwarts, L., R.G. Bijlsma (Ed.), *Living on the edge: Wetlands and birds in a changing Sahel*. (pp. 174–201). Zeist, The Netherlands: KNNV Publishing.
- Wendland, V. (1984). The influence of prey fluctuations on the breeding success of the Tawny Owl *Strix aluco*. *Ibis*, 126, 284–295.

Résumé

En dynamique des populations, la survie et la reproduction sont les deux processus démographiques principaux, influencés par les variations des conditions biotiques et abiotiques. Chez les espèces migratrices, ces variations concernent à la fois les sites d'hivernage et de reproduction. Notre objectif était d'évaluer la contribution relative des facteurs environnementaux sur la survie du Busard cendré (*Circus pygargus*) en zone d'hivernage, au Sahel, et sur le site de reproduction, en France. De peu non significatif, l'effet des conditions hivernales sur la survie adulte est deux fois plus important que celui des conditions printanières. Cela laisse présager que les modifications des patrons climatiques sahéliens impacteront la survie des juvéniles, plus sensibles aux variations. D'autres études sont donc nécessaires afin de réaliser un modèle de dynamique complet permettant de prévoir l'évolution de la population.

Mots-clés

Busard cendré, survie, facteurs environnementaux, changements globaux.

Abstract

In population dynamics, survival and reproduction are the main demographic processes influenced by the variations of biotic and abiotic conditions. Among migratory species, these variations both concern wintering and breeding sites. Our aim was to evaluate the relative contribution of environmental factors on Montagu's Harrier (*Circus Pygargus*) survival in wintering area, the Sahel, and breeding site in France. Near significant, the effect of winter conditions on adult survival is twice important than the effect of spring conditions. These results suggest that the modifications of Sahelian climatic patterns will impact the first-year survival, more sensitive to changes. Others studies should be necessary to achieve a population dynamic model to predict the future population patterns.

Key-words

Montagu's Harrier, survival, environmental factors, global changes.