



ANALYSE DE LA VIABILITÉ DE LA POPULATION DE
GRAVELOT À COLLIER INTERROMPU
(*Anarhynchus alexandrinus*)
EN BASSE-NORMANDIE

Avril 2017



© Jaime Martinez

Groupe ornithologique normand (GONm)

Siège social : Université de Caen

Adresse : 181 rue d'Auge 14000 Caen

Sommaire

I.	Introduction	1
II.	Estimation des taux vitaux de la population bas-normande	2
A.	La Survie des Adultes et des Poussins bagués	2
B.	La Survie des Poussins de l'éclosion jusqu'à l'envol.....	3
C.	La Fécondité	3
III.	Biais potentiels et incertitudes liés aux estimations des taux vitaux	3
A.	La Survie des Adultes et des Poussins bagués :	3
B.	La Survie des Poussins entre l'éclosion et l'envol :	4
C.	Le Taux de Fécondité	5
IV.	Analyse de Viabilité de la Population	5
A.	Méthode d'analyse	5
1.	Modèles « Pessimiste » et « Optimiste ».....	5
2.	Analyse de Sensibilité	6
3.	Stochasticité Environnementale	6
4.	Effort de Protection et de Gestion	7
B.	Résultats d'analyse	7
1.	Analyse de Sensibilité	7
2.	Effort de Protection et de Gestion	8
V.	Discussion & Conclusion	12
VI.	Bibliographie	14
VII.	Remerciements	16
VIII.	Annexes	19

Correction : Eva Potet, Alain Barrier

Validation : Gérard Debout

Références à utiliser : A. Berthe (2017) – Analyse de la viabilité de la population de gravelot à collier interrompu (Anarhynchus alexandrinus) en Basse-Normandie- GONm, AESN – 24 p.

Table des illustrations

Figure 1 : Cycle de survie des poussins.....	4
Figure 2 : Survie des poussins selon le modèle pessimiste	5
Figure 3 : Survie des poussins selon le modèle pessimiste	6
Tableau I : Valeur des taux vitaux de l'analyse de sensibilité.....	8
Figure 4 : Évolution de la population pour chaque scénario du modèle pessimiste.....	9
Tableau II : Valeur des taux vitaux pour chaque scénario du modèle pessimiste	9
Tableau III : Valeur des taux vitaux pour chaque scénario du modèle optimiste.....	10
Figure 5 : Évolution de la population pour chaque scénario du modèle optimiste.....	11

I. Introduction

Le gravelot à collier interrompu (*Anarhynchus alexandrinus*) est un petit limicole nicheur des hauts de plage. Il fréquente les zones côtières tempérées et tropicales ainsi que les zones humides intérieures d'Eurasie, d'Amérique et du nord de l'Afrique. En Europe, il niche sur les rivages de l'Ouest de la Baltique, de la mer du Nord, de l'océan Atlantique, de la Méditerranée et de la mer Noire. En France, l'espèce niche sur tout le littoral, sauf les Landes. En 2007, la Basse-Normandie hébergeait au moins 20 % de la population nicheuse française et présentait le cas exceptionnel en Europe d'héberger une population qui progressait régulièrement sur le plan démographique (Aubry 2013). Cette espèce est par ailleurs classée en danger critique d'extinction sur la liste rouge de Normandie (Debout, 2016).

C'est pourquoi, depuis 2010, deux Plans Régionaux d'Action (2010-2012 et 2014-2016) ont été menés afin de mener des actions d'étude, de protection et de sensibilisation en faveur de cet oiseau. Suite à la fin du dernier Plan, les membres du comité de pilotage ont souhaité connaître la viabilité de la population normande du gravelot à collier interrompu. Cette étude présente les résultats de l'analyse qui a été conduite pour répondre à ce questionnement.

Une analyse de viabilité de population (PVA) est un panel de méthodes qui permettent notamment d'identifier les processus écologiques et évolutifs qui agissent sur la dynamique d'une population. Elle permet de faire des projections à long terme sur l'évolution des populations. L'utilisation de PVA peut être très utile pour évaluer la dynamique des populations et déterminer l'importance relative de mesures de protection ou élaborer différentes stratégies de protection et de gestion des populations (Morris *et al.*, 1999).

Ces modèles se basent sur l'estimation des paramètres démographiques. Il est ensuite possible d'identifier sur quels paramètres agir afin d'influencer la croissance de la population et émettre des hypothèses quant à la gestion des espèces vulnérables (Keedwell, 2002).

Le taux de croissance λ est un paramètre très important dans l'analyse de viabilité de population. Il correspond, en effet, à la variation de la taille de la population entre le temps t et $t+1$ selon l'équation suivante : $N(t+1) = \lambda N(t) \rightarrow \lambda = N(t+1) / N(t)$ (N = taille de la population). Par conséquent, si $\lambda = 1$: la population est stable, si $\lambda > 1$: elle augmente et si $\lambda < 1$, elle décline (Morris *et al.*, 1999).

II. Estimation des taux vitaux de la population bas-normande

Avant de mettre en place une PVA, il est important d'estimer les différents paramètres de survie et de fécondité de la population que l'on appelle également taux vitaux.

A. La Survie des Adultes et des Poussins bagués

Les analyses qui suivent ont été effectuées à partir des données de baguage récoltées entre 2010 et 2016 selon la méthode de Capture-Marquage-Recapture (CMR). Les données récoltées entre 2007 et 2009 n'ont pas été intégrées car les bagues posées étaient de mauvaise qualité (perte de la bague couleur, effacement du numéro, ...), empêchant une lecture optimale et pouvant ainsi biaiser les résultats (Jean Baptiste, 2010). Au total, 667 individus ont été bagués sur les 7 saisons de reproduction (d'avril à août).

Les paramètres de survie ont été estimés à partir du logiciel MARK. Ces estimations sont issues de modèles statistiques générés à partir de l'histoire de capture/recapture de chaque individu considéré (White & Burnham, 1999). Le modèle Cormack-Jolly-Seber (CJS) implanté sous MARK, est un modèle de CMR pour population ouverte permettant une estimation de la probabilité de survie apparente (ϕ), en tenant compte de la probabilité de contrôle (p) (Sandercock, 2005). On parle, en effet, de survie « apparente » car le modèle CJS ne permet pas de faire la différence entre un individu mort et un individu ayant émigré de façon permanente (Pledger et al., 2003).

Le logiciel U-care a été utilisé afin de tester trois hypothèses nécessaires à l'application du modèle général CJS. Les trois hypothèses sous-jacentes sont les suivantes :

- pas de transience (excès d'individus capturés une seule fois) ;
- pas de trap-dépendance (réponse comportementale à la capture) ;
- le modèle de base (soit $\phi(g^*t) p(g^*t)$) s'ajuste bien aux données (soit g : groupe et t : temps) (Choquet, 2009).

Si les hypothèses ne sont pas respectées, le modèle doit être soumis à des corrections. D'après les résultats (Annexe 1), il y a de la transience chez les individus bagués poussins ainsi que de la trap-dépendance pour les deux groupes (bagués adultes et bagués poussins) et ces paramètres devront donc être pris en compte dans les modèles.

L'effort d'observation pouvant être très différent d'une année sur l'autre, ce paramètre a également été intégré dans les modèles. Pour ce faire, l'effort d'observation a été calculé comme le nombre total d'observations (bague et contrôle confondus) chaque année.

Pour plus de détails sur la démarche méthodologique utilisée (Berthe, 2013, Cooch & White, 2013).

Au total, 22 modèles ont été construits afin de tester ces différentes hypothèses biologiques (Annexe 2). Ensuite, un paramètre de sur-dispersion ($\hat{c} = 2,028$) est appliqué à l'ensemble des modèles afin de corriger un éventuel mauvais ajustement global du modèle (Cooch & White, 2013). Pour finir, le meilleur modèle a été sélectionné selon les critères d'AIC (Cooch & White, 2013 ; Lancelot & Lesnoff, 2005).

Au vu des résultats obtenus, le modèle sélectionné est le suivant : ϕ (ad,juv) p (ad,juv)TD (effort) (Annexe 2). L'hypothèse biologique associée est donc que la probabilité de survie diffère entre adultes et poussins (ϕ (ad,juv)) et la probabilité de contrôle diffère selon l'âge (p (ad,juv)), en fonction de l'effort d'observation (effort) ; la trap-dépendance ayant été prise en compte pour les deux groupes (TD) . On observe ainsi une probabilité de survie des adultes (ϕ_{AD}) de **0,81** [0,76-0,84] et une probabilité de survie des poussins bagués (ϕ_{JUV}) de **0,39** [0,31-0,47].

B. La Survie des Poussins de l'éclosion jusqu'à l'envol

La survie des poussins de l'éclosion jusqu'à l'envol nommée (ϕ_{FLED}) a été déterminée à partir des données récoltées au second PRAGCI. Elle a été calculée comme le nombre de poussins volants / nombre de poussins à l'éclosion. Elle est de **0,35** (Berthe, 2016).

C. La Fécondité

Afin d'estimer la fécondité de la population, les données des recensements effectués depuis 2010 ont été combinées aux données de suivi des nids. Nous avons surtout axé notre analyse sur les trois secteurs principaux de suivi : le Val de Saire, l'Est du Cotentin et la Baie d'Orne en fonction des données disponibles (Annexe 3). Le taux de fécondité moyen est défini comme le nombre de poussins (à l'éclosion) par femelle. Ce paramètre est le produit de deux sous-paramètres : le taux d'éclosion et le nombre d'œufs par femelle. Ainsi, le taux de fécondité $F = \text{Nb Poussins} / \text{Femelle} = \text{Nb Œufs} / \text{Femelle} \times \text{Taux d'éclosion}$.

Le taux de fécondité moyen est de **0,99** poussins / femelle soit 4,32 œufs pondus par femelle et 23% d'éclosion. En ce qui concerne les poussins volants par femelle, le taux de fécondité est de $0,99 \times 0,35 = 0,35$ poussin volant par femelle.

Par ailleurs, le taux de fécondité de la meilleure année est de 1,96 poussins / femelle, obtenu en 2011 soit 5,6 œufs pondus par femelle et 35% d'éclosion (Annexe 3).

III. Biais potentiels et incertitudes liés aux estimations des taux vitaux

Avant de mettre en place l'analyse de viabilité de population, il est important de bien définir les biais potentiels et incertitudes relatifs aux estimations des différents paramètres démographiques.

A. La Survie des Adultes et des Poussins bagués :

Comme il a été évoqué précédemment, la survie estimée représente la survie apparente des individus (pas de distinction entre mortalité et émigration permanente). Elle est donc potentiellement sous-estimée par rapport à la survie réelle des individus (Lebreton *et al.*, 1992). Néanmoins, selon les études effectuées sur le gravelot à collier interrompu et son homologue américain, la survie des adultes est estimée entre 0,64 et 0,91 mais se situe en majorité à environ 0,70 (Foppen *et al.*, 2006 ; Mullin, 2006 ; Page *et al.*, 2009 ; Sandercock *et al.*, 2005). On peut donc considérer que la survie des adultes de la population bas-normande est élevée.

A noter qu'aucune distinction n'a été faite entre la survie des mâles et femelles. En effet, malgré certaines études qui ont montré que la survie des femelles était inférieure à celle des mâles (Mullin *et al.*, 2010 ; Page *et al.*, 2009 ; Székely *et al.*, 2004), ces analyses se sont basées sur celles effectuées en 2013 sur la population du Val de Saire, qui ont montré qu'il n'y avait pas de différence de survie selon le sexe (Berthe, 2013).

Concernant la survie des poussins, une incertitude subsiste quant à l'âge des poussins bagués. En théorie, les poussins sont bagués à 7 jours, mais en pratique, les poussins peuvent être bagués à moins de 7 jours jusqu'au stade volant à environ 28 jours. Or, pour mettre en place une analyse de viabilité, il est nécessaire de connaître la survie des individus tout au long de leur existence comme illustré ci-dessous. L'incertitude réside dans le fait que la survie des poussins de l'éclosion jusqu'au moment du baguage (ϕ_{PUL}) est inconnue. La survie des poussins augmentant avec l'âge, il est seulement établi que la survie des poussins bagués estimée (ϕ_{JUV}) est comprise entre ϕ_{PUL} et $\phi_{POST-FLED}$: $\phi_{PUL} < \phi_{JUV} < \phi_{POST-FLED}$ (voir schéma ci-dessous).

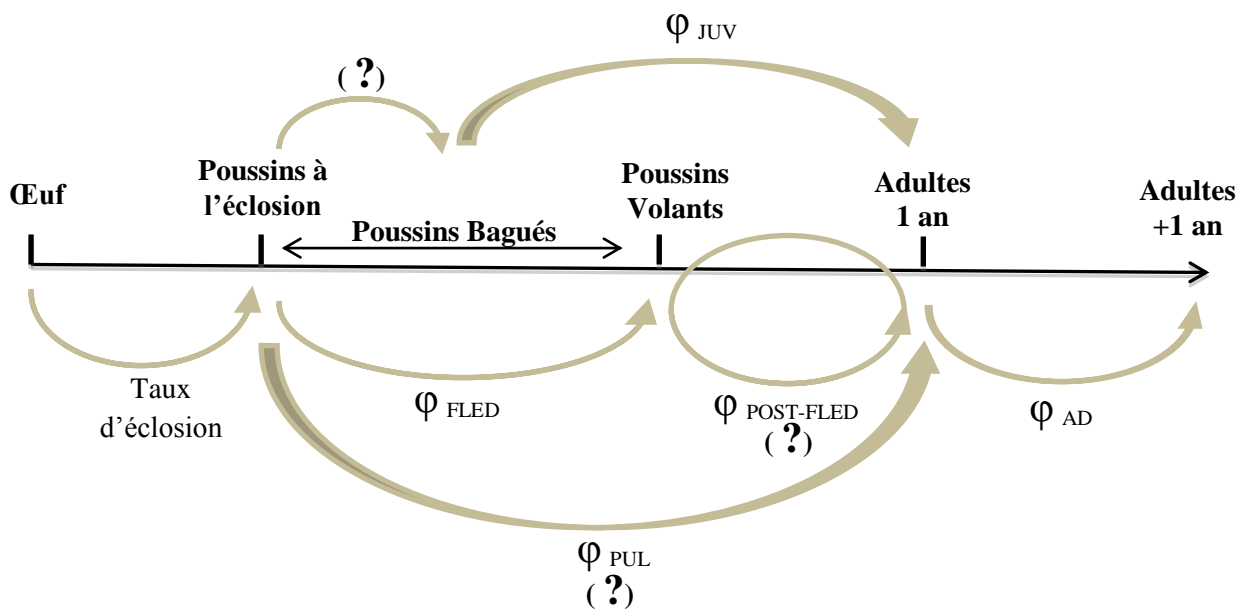


Figure 1 : Cycle de survie des poussins

Selon la bibliographie, la survie des poussins de l'éclosion jusqu'à la saison suivante (ϕ_{PUL}) est estimée au maximum à 0,18 (Page *et al.*, 2009 ; Sandercock *et al.*, 2005) et la survie des poussins volants jusqu'à la saison suivante ($\phi_{POST-FLED}$) est estimée entre 0,15 et 0,46 selon les études considérées (Foppen *et al.*, 2006 ; Page *et al.*, 2009 ; Sandercock *et al.*, 2005). La survie ϕ_{JUV} estimée, est donc plus proche de $\phi_{POST-FLED}$ que de ϕ_{PUL} .

B. La Survie des Poussins entre l'éclosion et l'envol :

Concernant la survie des poussins entre l'éclosion et l'envol (ϕ_{FLED}), celle-ci est probablement sous-estimée au regard notamment de la difficulté du suivi des poussins nidifuges. En effet, d'après la littérature, la survie est évaluée entre 0,38 et 0,43 selon les études (Page *et al.*, 2009).

C. Le Taux de Fécondité

Pour la même raison que pour la survie des poussins de l'éclosion à l'envol (ϕ_{FLED}), les poussins nidifuges peuvent parcourir plusieurs kilomètres rapidement après éclosion. Cela entraîne ainsi une sous-estimation du nombre de poussins par femelle. Si l'on considère le nombre de poussins volants / femelle, l'estimation est doublement sous-estimée ; ce dernier étant le produit de deux paramètres sous-estimés (F et ϕ_{FLED}). D'après la bibliographie, le nombre de poussins volants / femelle est compris entre [0,35 et 0,9] selon les études, ce qui montre une grande disparité selon la population considérée (Page *et al*, 2009).

IV. Analyse de Viabilité de la Population

A. Méthode d'analyse

1. Modèles « Pessimiste » et « Optimiste »

L'analyse de la viabilité de la population de Gravelot à collier interrompu en Basse-Normandie a été effectuée utilisant le logiciel ULM (Legendre, n.d). Ainsi, des modèles matriciels pour populations structurées en classes d'âge, ont été créés à partir du cycle de vie de l'espèce (Figures 2 & 3), (Ferrière *et al.*, 1996). A partir de l'estimation des différents taux vitaux et pour palier à l'incertitude qui subsiste quant à l'âge des poussins bagués, deux modèles de base ont été construits. Ces derniers sont basés sur les femelles, considérées comme le sexe limitant (σ représente le sex-ratio des poussins à l'éclosion (0,5)).

Le premier modèle dit « **Pessimiste** » considère que la survie des poussins bagués est égale à celle des poussins volants qui survivent jusqu'à la saison suivante : $\phi_{\text{JUV}} = \phi_{\text{POST-FLED}}$. Or en temps normal, $\phi_{\text{PUL}} < \phi_{\text{JUV}} < \phi_{\text{POST-FLED}}$, donc dans ce cas, la survie $\phi_{\text{POST-FLED}}$ est sous-estimée, d'où la nomination « Pessimiste » du modèle.

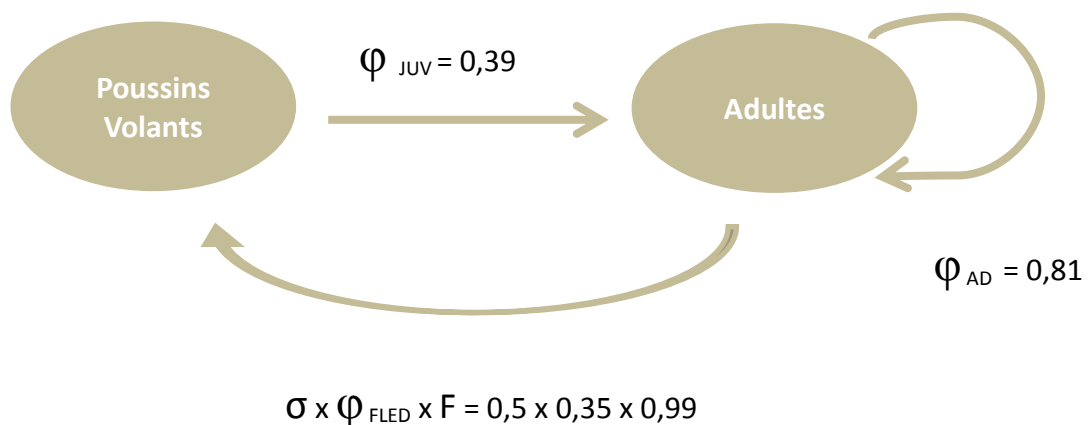


Figure 2 : Survie des poussins selon le modèle pessimiste

Le deuxième modèle dit « **Optimiste** » considère que la survie des poussins bagués est égale à celle des poussins à l'éclosion qui survivent jusqu'à la saison suivante : $\phi_{\text{JUV}} = \phi_{\text{PUL}}$. Par conséquent, dans ce cas, la survie ϕ_{PUL} est surestimée, d'où la nomination « Optimiste » du modèle.

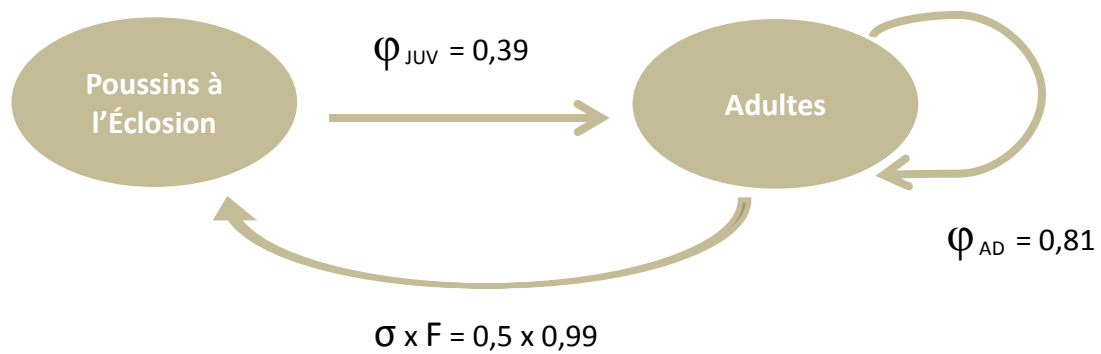


Figure 3 : Survie des poussins selon le modèle pessimiste

Les modèles réalisés sont basés sur les hypothèses suivantes :

- (1) le sex-ratio est de 0,5 ;
- (2) la fécondité et la survie sont égales entre individus d'une même classe ;
- (3) il n'y a ni émigration ni immigration ;
- (4) la croissance de la population est indépendante de la densité ;
- (5) aucune consanguinité ou effet génétique délétère n'agit sur la croissance de la population.

Les effets d'événements catastrophiques n'ont également pas été pris en compte par manque de données mais on peut considérer que les effets sont déjà incorporés dans les données récoltées (Plissner & Haig, 2000 ; Keedwell, 2002).

Ces modèles permettront ainsi d'estimer le taux de croissance de la population et d'élaborer des projections afin de déterminer l'évolution de la population à long-terme. La taille initiale de la population n'entre pas en jeu dans le calcul du taux de croissance, néanmoins, elle est importante pour modéliser l'évolution à long terme de la population. Dans notre cas, nous avons considéré le nombre maximal de femelles recensées depuis 2010 soit 262 femelles en 2012.

2. Analyse de Sensibilité

Pour les deux modèles, chacun des paramètres vitaux a été augmenté de 10 % de sa valeur initiale en gardant les autres paramètres constants afin d'analyser leur sensibilité et leur élasticité. Ces deux éléments permettent en effet de déterminer dans quelle mesure la variation de chacun des taux vitaux, impacte le taux de croissance. L'élasticité (E) calcule le pourcentage de variation du taux de croissance en réponse au faible pourcentage de variation du taux vital considéré. La sensibilité (S) permet quant à elle de quantifier l'effort à fournir pour la même variation du taux de croissance.

3. Stochasticité Environnementale

Les variations aléatoires des paramètres environnementaux (climat, ressources, prédateurs...), dues à des perturbations, ont un impact sur les paramètres vitaux de la population. Afin de prendre en compte cet effet de l'environnement sur les taux vitaux, une variation de 0,1 de déviation standard a été incorporée de manière arbitraire (Keedwell, 2002).

4. Effort de Protection et de Gestion

Divers scénarii ont été élaborés afin d'évaluer l'impact des mesures de protection mises en place, sur la croissance de la population. Cela permettra de déterminer sur quel paramètre agir et dans quelle mesure, dans le but de définir une nouvelle stratégie de gestion et de protection de la population.

Le taux de fécondité ayant été estimé à partir des données récoltées sur les trois secteurs protégés (Baie d'Orne, Côte Est et Val de Saire), celui-ci a été diminué de 10 % (scénario 1) afin de simuler un arrêt éventuel des mesures de protection et de gestion mises en place jusqu'à présent.

Pour les scénarii 2, 3 et 4, un ou plusieurs taux vitaux ont été augmentés ou diminués selon les valeurs maximales des estimations ou celles trouvées dans la bibliographie. Les modèles ont été projetés sur 50 ans à partir de 100 simulations.

B. Résultats d'analyse

D'après les résultats, on observe que pour les deux modèles de base, aussi bien pour le modèle « pessimiste » que le modèle « optimiste », le taux d'accroissement de la population est inférieur à 1 ($\lambda = 0,877$ et $0,996$). Ceci signifie que dans les deux cas la population décline sur 50 ans (dans une moindre mesure pour le modèle optimiste), (Tableau 1).

1. Analyse de Sensibilité

Pour les deux modèles, l'élasticité est nettement plus élevée pour la survie des adultes ($E = 0,84$ et $0,67$ pour chaque modèle). Ceci est cohérent à la fois car le gravelot est une espèce longévive et car la classe des adultes est la seule classe qui se reproduit ; les autres classes n'ayant aucune valeur reproductive ont la même élasticité (Tableau 1). D'autre part, la survie des adultes a la plus forte sensibilité ($S = 0,92$ et $0,89$ quelque soit le modèle), suivi du taux d'éclosion ($S = 0,31$ et $0,71$).

La survie des poussins de l'éclosion jusqu'à l'envol (ϕ_{FLED} , avec $S = 0,20$ pour le modèle pessimiste) et la survie des juvéniles (qui représente $\phi_{\text{POST-FLED}}$, pour le modèle pessimiste avec $S = 0,18$ et ϕ_{PUL} pour le modèle optimiste, $S = 0,42$) ont un effet modéré sur le taux de croissance.

Pour finir, le nombre d'œufs par femelle a une sensibilité très faible et donc peu d'impact sur le taux de croissance. Ce dernier ainsi que le taux d'éclosion étant des sous-paramètres du taux de fécondité, la sensibilité du taux de fécondité est donc directement liée aux deux autres (Tableau 1).

Tableau I : Valeur des taux vitaux de l'analyse de sensibilité

Paramètres	MODELE PESSIMISTE					MODELE OPTIMISTE				
	Valeur Initiale	Valeur Nouvelle	λ	S	E	Valeur Initiale	Valeur Nouvelle	λ	S	E
Sans Changement			0,877					0,996		
$\phi_{AD} +10\%$	0,81	0,89	0,950	0,92	0,84	0,81	0,89	1,069	0,84	0,67
$\phi_{JUV} +10\%$	0,39	0,43	0,884	0,18	0,08	0,39	0,43	1,012	0,42	0,16
$\phi_{FLED} +10\%$	0,35	0,39	0,885	0,20	0,08					
F +10%	0,99	1,1	0,885	0,07	0,08	0,99	1,1	1,012	0,16	0,16
Taux d'Eclosion +10%	0,23	0,25	0,884	0,31	0,08	0,23	0,25	1,012	0,71	0,16
Nb Oeufs/fem +10%	4,32	4,75	0,884	0,02	0,08	4,32	4,75	1,012	0,04	0,16

2. Effort de Protection et de Gestion

- *Modèle Pessimiste et Scénarii associés :*

Le scénario 0 fait référence au modèle de base.

Dans le scénario 1, le taux de fécondité a été diminué de 10 % afin de simuler un arrêt éventuel des mesures de protection mises en place jusqu'à présent. On observe ainsi une légère diminution du taux de croissance (Tableau 2). Dans les deux scénarii, la population s'effondre de manière similaire (Figure 4), néanmoins, la probabilité d'extinction sur 50 ans, augmente de 87 % à 95 % entre le scénario 0 et 1 (Tableau 2).

Dans la réalité de terrain, il est difficile d'augmenter le paramètre de survie des adultes (qui est déjà très élevé) par des mesures de protection spécifiques, c'est pourquoi ce dernier n'a été augmenté qu'en dernier recours.

Dans le scénario 2, la survie des juvéniles ($\phi_{JUV} = \phi_{POST-FLED}$) a été augmenté à 0,46, la valeur la plus élevée trouvée dans la littérature, de même pour la survie des poussins jusqu'à l'envol, augmentée à 0,4. Pour le taux de fécondité, 1,96 représente la valeur maximale obtenue en 2011. La survie des adultes est restée la même.

Dans le scénario 3, la survie des adultes a été augmentée à 0,82, valeur minimale pour un état stable de la population.

Dans le scénario 4, la survie des adultes est augmentée à 0,84, valeur qui correspond au niveau élevé de l'intervalle de confiance (obtenu lors de l'estimation de la survie des adultes bagués (cf 2.1)), (Tableau 2).

Tableau II : Valeur des taux vitaux pour chaque scénario du modèle pessimiste

Paramètres	Scénario 0	Scénario 1	Scénario 2	Scénario 3	Scénario 4
Φ_{AD}	0,81	0,81	0,81	0,82	0,84
$\Phi_{JUV} = \Phi_{POST-FLED}$	0,39	0,39	0,46	0,46	0,46
Φ_{FLED}	0,35	0,35	0,4	0,4	0,4
F	0,99	0,89	1,96	1,96	1,96
λ Stochastique	0,877	0,872	0,987	1,001	1,014
Pe (50)	87 %	95 %	0 %	0 %	0 %

Dans le scénario 2 où tous les paramètres ont été augmentés, mise à part la survie des adultes, la population décline toujours fortement. Pour que la population atteigne un état stable, sans augmenter la survie des adultes, le taux de fécondité doit être équivalent à 2,15 poussins/femelle. Si la survie des adultes est augmentée, elle doit être au minimum de 0,82 pour que la population augmente (Figure 4).

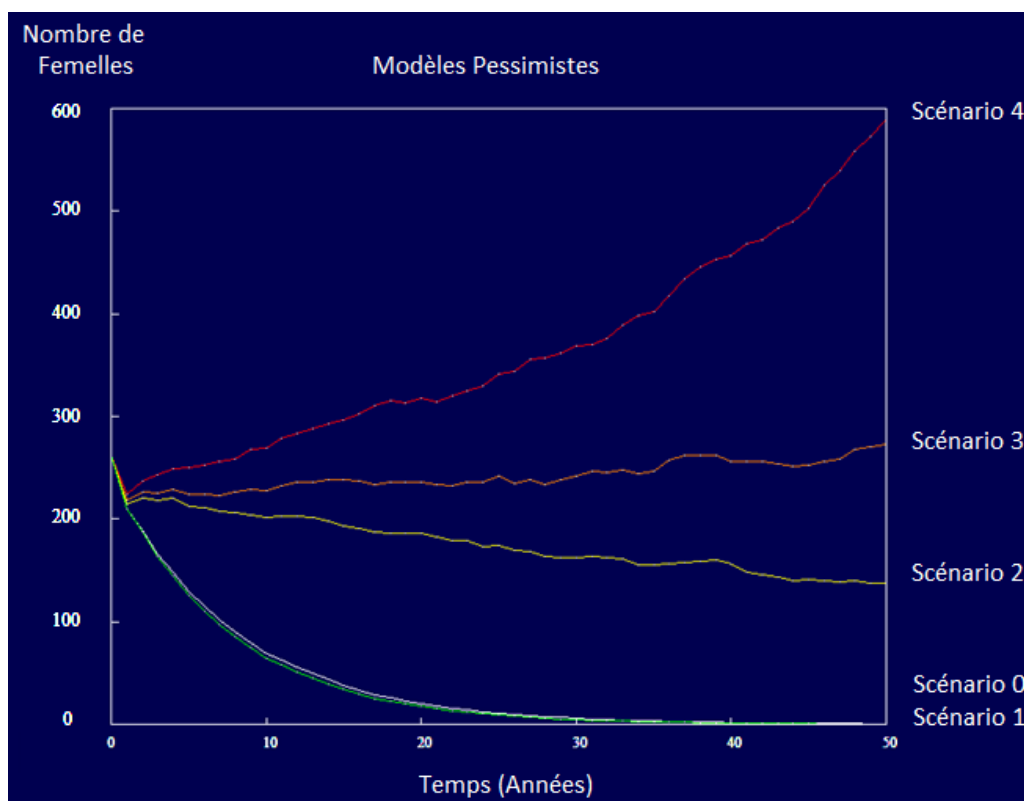


Figure 4 : Évolution de la population pour chaque scénario du modèle pessimiste

- **Modèle Optimiste et Scénarii associés :**

Comme pour le modèle pessimiste, le scénario 0 fait référence au modèle de base. D'après ce modèle, on constate une diminution de 32 % des effectifs.

Ensuite, dans le scénario 1, le taux de fécondité a été diminué de 10 %. Le taux d'accroissement diminue par rapport au scénario 0 (de 0.996 à 0.979) (Tableau 3). On observe, d'après la figure 5, une diminution significativement plus rapide, dans le scénario 1. Sur 50 ans, la population a diminué de 57 % par rapport au scénario 0.

Dans le scénario 2, le paramètre de survie des juvéniles, ($\phi_{JUV} = \phi_{PUL}$) a été ajusté à 0,18 correspondant à la valeur maximale de ϕ_{PUL} , constatée dans la littérature et 1,96 pour la fécondité.

Ensuite dans le scénario 3, la survie des juvéniles a été augmentée à 0,20, valeur minimale nécessaire pour la stabilité de la population.

Dans le cas du scénario 4, la survie des adultes est augmentée à 0,84 ; valeur qui représente le maximum de l'intervalle de confiance de l'estimation de ce paramètre.

Tableau III : Valeur des taux vitaux pour chaque scénario du modèle optimiste

Paramètres	Scénario 0	Scénario 1	Scénario 2	Scénario 3	Scénario 4
ϕ_{AD}	0,81	0,81	0,81	0,81	0,84
$\phi_{JUV} = \phi_{PUL}$	0,39	0,39	0,18	0,20	0,18
Taux fécondité	0,99	0,89	1,96	1,96	1,96
λ Stochastique	0,996	0,979	0,983	1,001	1,018

On observe ainsi, que pour que la population augmente, l'augmentation du taux de fécondité à sa valeur maximale est insuffisante, le paramètre de survie des juvéniles doit également être augmenté (< 0.20), ou la survie des adultes (Tableau 3 & Figure 5).

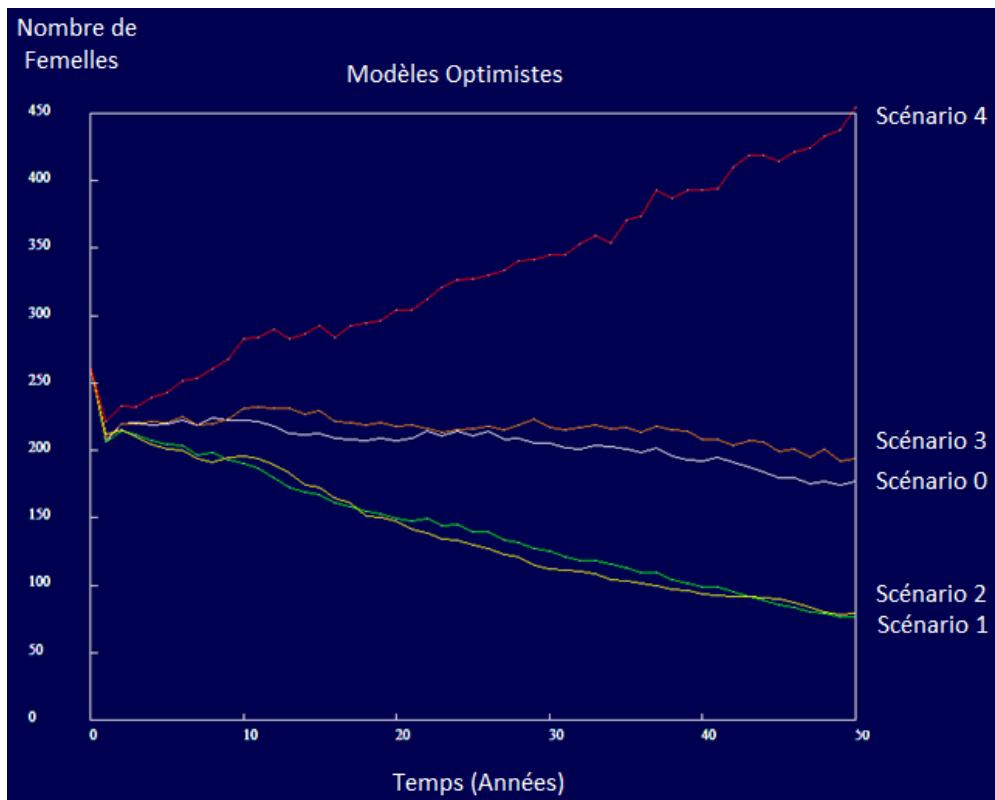


Figure 5 : Évolution de la population pour chaque scénario du modèle optimiste

V. Discussion & Conclusion

Bien qu'il soit pratiquement impossible de récolter des données précises pour développer des modèles de PVA, cette étude a permis d'identifier les biais et incertitudes relatifs aux estimations des différents paramètres démographiques de la population, en rassemblant toutes les informations connues sur l'espèce.

On remarque que certains paramètres ont plus d'impact sur la croissance de la population comme c'est le cas pour la survie des adultes. Une erreur relativement faible dans l'estimation de ces paramètres peut être à l'origine d'une mauvaise interprétation des résultats. Par conséquent, il est important de bien estimer les différents paramètres de survie et de fécondité pour que les analyses soient robustes et que l'on puisse véritablement conclure sur la dynamique de la population. Ceci souligne l'importance de continuer le suivi de la reproduction du Gravelot à collier interrompu en mettant en place des protocoles de suivi adaptés.

On a pu observer que pour les deux modèles de base créés à partir des paramètres de survie et de fécondité de la population bas-normande, les projections effectuées sur 50 ans montrent une croissance négative de la population dans les deux cas (évidemment dans une moindre mesure pour le modèle optimiste). Ce qui signifie que, en l'état actuel des choses, la production de poussins n'est pas suffisante pour que la population soit auto-suffisante. Cela implique que la population a besoin d'individus issus d'autres populations pour maintenir ses effectifs, ce qu'on appelle une population « puits » (Mullin *et al.*, 2010).

D'autre part, si l'on simule l'arrêt des mesures de protection mises en place par une diminution du taux de fécondité de 10 %, on constate un déclin plus rapide de la population et l'augmentation de la probabilité d'extinction sur 50 ans (de 87 % à 95 %) dans le cas pessimiste ou une diminution de 57 % de la population dans le cas optimiste.

À partir de ce constat, on peut donc en déduire que les mesures de protection mises en place sont importantes pour le maintien de la population mais qu'elles sont encore insuffisantes. Étant donné qu'il est difficile d'agir sur la survie des adultes lors de la saison de nidification (Mullin *et al.*, 2010), il serait intéressant de s'informer sur les actions entreprises en faveur du gravelot dans leurs zones d'hivernage, au sud de l'Espagne notamment.

Beaucoup plus important sont les conséquences de notre étude sur les actions menées pendant la saison de reproduction : nous savons désormais que la mise en place d'actions de protection n'agissant que sur la réussite des nids n'est pas suffisante pour le maintien de la population ; ces actions n'ont de conséquences que sur un des facteurs clés de la viabilité de la population : la fécondité ou le nombre d'œufs à l'éclosion par couple nicheur. Les mesures de protection devront, en effet, favoriser, à la fois, non seulement le taux d'éclosion afin d'améliorer la fécondité, mais également accroître de façon significative la survie des poussins des poussins jusqu'à l'envol. Les mesures de protection qui devraient être mises en place pour améliorer ce facteur sont forcément des mesures de limitation de la fréquentation humaine.

La recherche des causes d'échecs des nids par l'installation de caméras permettra ainsi d'adapter les efforts de protection des nids et permettront peut-être d'améliorer le succès à l'éclosion.

Par ailleurs, les poussins nidifuges étant difficiles à suivre, la mise en place de systèmes de protection directs, semble irréaliste. Néanmoins, plusieurs stratégies de protection indirectes peuvent être soumises :

- Favoriser le piégeage des prédateurs tels que les corneilles, pies ou petits mammifères. En effet, la prédation est connue pour être une des causes principales d'échecs des nids mais peut également impacter la survie des poussins (mais cela reste à démontrer) ;

- Créer de zones de repli pour les poussins : petites zones végétalisées interdites d'accès favorisant le camouflage des poussins, à l'instar de ce que montrent nos observations réalisées sur la plage d'Ouistreham où des poussins ont été observés à plusieurs reprises dans les ganivelles (mais nous n'avons pas de données confirmant une survie améliorée dans ce cas) ;

- Faire appliquer l'obligation de tenir son chien en laisse sur la plage et l'interdiction de circuler en véhicule motorisé sur la plage.

- Mettre en place une campagne de communication afin de sensibiliser un plus grand nombre de personnes sur la présence du Gravelot à collier interrompu sur nos plages, la fréquentation des plages pouvant également impacter la survie des poussins (mais ce n'est pas cette sensibilisation qui diminuera la fréquentation)..

La présente étude d'analyse de viabilité de la population permet de préjuger de l'état actuel de la population et projeter l'évolution future de la population dans le cas où les conditions environnementales et démographiques ainsi que les mesures de protection et de gestion de la population restent inchangées. Dans le futur, de nouvelles analyses devront être envisagées afin d'ajuster les modèles.

En conclusion pratique, le suivi de la population de gravelot à collier interrompu en Basse-Normandie doit continuer en se focalisant sur la population baguée, afin d'affiner les estimations des différents paramètres démographiques.

De plus, il est nécessaire de redoubler d'efforts concernant la protection de l'espèce sur nos plages (nids et poussins) : les mesures à prendre pour améliorer la situation sont pour la plupart impossibles à mettre en œuvre sur toute la région en première analyse (piégeage des prédateurs, obligation de tenir les chiens en laisse, zones de repli sur toute la longueur des plages...) ... à moins d'une prise de conscience forte non seulement du public mais, surtout, des administrations et des collectivités qui devront accepter que des mesures contraignantes soient mises en place sur une vaste échelle.

VI. Bibliographie

Berthe A., 2013 - Suivi de la Reproduction du Gravelot à collier, *Charadrius alexandrinus*, dans le Val de Saire : Dynamique de la Population et Caractérisation des sites de nidification à partir de variables environnementales. *Rapport de stage*.

Berthe A., 2016 - Second Plan Régional d'Actions Gravelot à collier interrompu en Basse-Normandie 2014-2016 -Bilan des 3 années - GONm, DREAL BN, AESN – 46p.

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. *Echography* 32 : 1071-1074, 2009.

Cooch, E.G., & White, G.C., (Eds) 201 -. Program MARK, a gentle introduction (Ed 12).

Aubry D., 2013 - Plan Régional d'Actions gravelot à collier interrompu en Basse-Normandie 2010-2012 -Bilan de l'année 2012-GONm, DREAL Basse-Normandie, AESN, EUROPE – 54p.

Ferrière, R., Sarrazin, F., Legendre, S. & Baron, J.-P., 1996 - Matrix population models applied to viability analysis and conservation: theory and practice using the ULM software. *Acta (Ecologica)*, 1996, 17 (6), 629-656

Foppen, R.P.B, Majoor, F.A., Willems F.J., Meininger, P.L. van Houwelingen, G.Ch. & Wolf, P.A., 2006 - Survival and emigration rates in Kentish, *Charadrius alexandrinus* and Ringed Plovers *Ch. Hiaticula* in the Delta area, SW-Netherlands. ARDEA 94(2), 2006.

Jean Baptiste, J., 2010 - Étude par le bagage du Gravelot à collier interrompu sur le littoral bas normand, suivi 2007-2009. Groupe Ornithologique Normand.

Keedwell, R.J., 2002 - Black-fronted terns and banded dotterels : causes of mortality and comparisons of survival. *Doctoral Thesis*.

Lancelot, R., Lesnoff, M., 2005 - Sélection de modèles avec l'AIC et critères d'information dérivés. Version 3.

Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J., & Anderson, D. R., 1992 - Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals : a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, Vol. 62, No. 1 (Mar., 1992), pp. 67-118.

Legendre, S. (n.d) - ULM. Unified Life Models. Population Dynamics. Reference Manual. Version 4.1.

Mullin, S.M., 2006 - Apparent survival and population growth of western Snowy Plovers (*Charadrius alexandrinus nivosus*) in Humboldt county, California. *Doctoral Thesis*.

Mullin, S.M., Colwell, M.A., McAllister, S.E. & Dinsmore, S.J., 2010 - Apparent Survival and Population Growth of Snowy Plovers in Coastal Northern California. *Journal of Wildlife Management*. Vol. 74, Issue 8, pg(s) 1792-1798 doi: 10.2193/2009-50.3

Morris, W., Doak, D., Groom, M., Kareiva, P., Fieberg, J., Gerber, L., Murphy, P. & Thomson, T., 1999 - A Practical Handbook for Population Viability Analysis. *The Nature Conservancy*. ISBN: 0-9624590-4-6.

Page, Gary W., Lynne E., Stenzel, G. W., Page, Warriner J. S., Warriner J. C. and Paton P.W., 2009 - Snowy Plover (*Charadrius alexandrinus*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/154>.

Pledger, S., Pollock, K. H., Norris, J. L., 2003 - Open Capture-Recapture Models with Heterogeneity : I Cormack-Jolly-Seber-Model. *Biometrics* 59, 786-794.

Plissner, J.H., Haig, S.M., 2000 - Viability of piping plover *Charadrius melodus* metapopulations. *Biological Conservation* (2000)92 163±173

White, G.C., & Burnham K.P., 1999 - Program MARK : survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46:SI, S120-S139.

Sandercock, B.K., Székely, T., and Kosztolányi, A., 2005 - The effects of age and sex on the apparent survival of Kentish Plovers breeding in southern Turkey. *Condor* 107: 582-595.

Székely, T., Cuthill I.C., Yezerinac, S., Griffiths, R. and Kis J., 2004 - Brood sex ratio in the Kentish Plover. *Behavioral Ecology* Vol. 15 No. 1: 58–62.

VII. Remerciements

Le Groupe Ornithologique Normand remercie l'ensemble des personnes et structures qui nous ont apporté l'aide technique sur le terrain en participant au recensement et à la protection des gravelots à collier interrompu. Cette étude n'aurait pu être menée à bien sans les observateurs qui transmettent leurs lectures. Un merci particulier à Martin Billard qui a développé la base en ligne, ce qui permet à chacun de recevoir les CV des oiseaux automatiquement (<http://banding-tracking.carmain.org/>). Merci aussi aux bagueurs qui ont participé à ce programme (en gras) :

Alain BARRIER	D FOURCAUD	Garcia RAFA
Alain CHARTIER	D LOPEZ-VELASCO	Gérard CHARLES
Alain GHERARDI	D ROBARD	Gérard DEBOUT
Alain LIVORY	David HEMERY	Gilbert VIMARD
Angel CAMACHO MARTI-NEZ	David VIGOUR	Gilles CORSAND
Anik DUFOUR	Delphine EVEN	Gilles GUILLOU
Anne-Isabelle BOULON	Delphine AUBRY	Griff WARRILOW
Annie CHÊNE	Denis LE MARÉCHAL	I SARABIA
Audey HEMON	Didier DESMOT	Jérôme BOZEC
Axelle BERTHE	E HAMANT	J COUTURIER
Axelle DENIS	Emmanuel CAILLOT	J DUPRIX
B FAUCON	Emmanuel CHABOT	J FERRER OBIOL
Baptiste PUBERT	Emmanuel MARTIN	J J SALAVERRI LEIRAS
Barbara MILON	Éric ROBBE	Jacques RIVIERE
Benjamin PELLEGRINI	Eva POTET	Jaime MARTINEZ
Benoît LECAPLAIN	F LEVIEZ	James JEAN BAPTISTE
Bruno CHEVALIER	François JEANNE	Jean BARBE
Céline CHARTIER	Franck MOREL	Jean pierre MARIE
Chloé BOULLARD	Franck SALMON	Jean-Claude HINET
Christophe PÉRELLE	François GROSBOIS	Jean-François BLANC
Clémence MICHEL	François LECLERC	Jean-François ELDER
	G GANTIER	Jean-Pierre MARIE

Jean-Pierre MOULIN	M. TAILLADE	Rnr SILLON DE TALBERT
Jésùs / alvaro MENÉNDEZ / BUSTAMANTE	Magiotto YANINA	Robin RUNDLE
Jésus DOMINGUES CONDE	Manuel FERNÁNDEZ PAJUELO	Rosine BINARD
Jm MENDEZ	Manuel fernández PAJUELO	S BACLE
Jules ALLAIS	Marc LACROIX	Séverine LOTON
Julien AVRIL	Marine CHRAPECKI	Sébastien BERNEDE
Julien COSSEC	Mario ESTEVENS	Sébastien PROVOST
Julien ROUGÉ	Martial TANCOIGNE	S THÉOF
Juliette HEMBERT	Martin BILLARD	Samuel CRESTEY
K WIMEZ	Matthias GRANDPIERRE	Samuel GIGON
Karsten SCHMALE	Maurice GUERARD	Sophie AKERMANN
Keith BETTON	Michel HEMERY	Sophie PONCET
L BRINKHOF	Michel LEROUX	Sylvain HOUPERT
L CHARDON	Milon BARBARA	Sylvie CORNEC
L MARTIN	Nicolas FILLOL	T ALCOCER
L POMAREDE	Nicolas LEJUEZ	Thierry GALLOO
Laurent HOUSSIER	Olivier WAILLE	Thomas GARCZORZ
Laurent LEGRAND	Olivier ZUCCHET	Tony LE HUU NGHIA
Laurent TRIOLET	P VALÉRIE	Uéline COURCOUX-CARO
Ludvine GABET	Pablo MIKI	Valentin VAUTRAIN
Ludovic MADELAINE	Patrick DESGUÉ	Vincent JAILLET
M PLESTAN	Pierre MONTPIED	Violette DÉROZIER
Matthieu RUTTEN	Philippe GACHET	Virginie RADOLA
Marion UGUEN	Rachel SICCARD	Vottana TEP
M. SPINEC	Régis PURENNE	Xavier LEROUX
		Xavier ROZEC

Nous remercions nos partenaires financiers sans qui ce projet n'aurait pas pu voir le jour : la DREAL Basse-Normandie, l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, l'Agence des Aires Marines Protégées et la Région Normandie.

Nous souhaitons aussi remercier la DDTM de la Manche et du Calvados ainsi que les mairies qui ont su prendre en considération la nécessité de protéger le gravelot à collier interrompu : Ouistreham, Merville-Franceville-Plage, Foucarville, Hermanville-Sur-Mer, Saint-Vaast-la-Hougue, Saint-Marcouf, Saint-Lô-d'Ourville, Cabourg, Varaville, Colleville-Montgomery, Courseulles-sur-Mer et Graye-sur-Mer.



VIII. Annexes

Annexe 1 : Résultats des Tests d'ajustements des données avec le logiciel U-CARE

U-CARE : groupes des individus bagués poussin et bagués adultes entre 2010 et 2016

Global TEST, number of groups =2, df =35

Quadratic Chi2 =153.0799

->P-level=1.1102e-16 < 0.05

N(0,1) statistic for transient(>0) =7.6138

->P-level, two-sided test =2.6645e-14 < 0.05

->P-level, one-sided test for transience =1.3323e-14

N(0,1) signed statistic for trap-dependence =-5.2007

->P-level, two-sided test =1.9857e-07 < 0.05

U-CARE : groupe des individus bagués adultes entre 2010 et 2016

Global TEST, number of groups =1, df =17

Quadratic Chi2 =29.5527

->P-level=0.029757 < 0.05

N(0,1) statistic for transient(>0) =1.1335

->P-level, two-sided test = 0.25701

->P-level, one-sided test for transience =0.12851

N(0,1) signed statistic for trap-dependence =-3.8525

->P-level, two-sided test =0.0001169 < 0.05

U-CARE: groupe des individus bagués poussins entre 2010 et 2016

Global TEST, number of groups =1, df =18

Quadratic Chi2 =123.5272

->P-level=0

N(0,1) statistic for transient(>0) =9.6341

->P-level, two-sided test =0 < 0.05

->P-level, one-sided test for transience =0

N(0,1) signed statistic for trap-dependence =-3.5023

->P-level, two-sided test =0.00046123 < 0.05

Annexe 2 : Tableau des modèles construits sous le logiciel MARK ainsi que les hypothèses associées à chaque modèle

Model Selection Based on c-hat = 2,0280000

Model	QAICC	Delta QAICC	QAICC weight	Model Likelihood	#Par	QDeviance
MOD 1 {Phi(ad, juv) p(ad, juv)TD (effort) DM}	1059,598	0,00	0,69394	1,0000	7	152,397
MOD 2 {Phi(ad, juv) p(ad, juv * effort) DM}	1062,233	2,64	0,18583	0,2678	6	157,057
MOD 3 {Phi(ad, juv) p(effort) DM}	1064,458	4,86	0,06111	0,0881	4	163,319
MOD 4 {Phi(ad, juv) p(t) PIM}	1065,075	5,48	0,04489	0,0647	8	155,846
MOD 5 {Phi(ad, juv) p(ad, juv)TD (t) DM}	1068,122	8,52	0,00978	0,0141	14	146,653
MOD 6 {Phi(ad, juv) p(mad, mjuv)TD (t) PIM}	1069,931	10,33	0,00396	0,0057	13	150,511
MOD 7 {Phi(ad, juv) p(.) DM}	1075,243	15,65	0,00028	0,0004	3	176,118
MOD 8 {Phi(ad, juv*t) p(t) PIM}	1076,162	16,56	0,00018	0,0003	18	146,462
MOD 9 {Phi(ad ./., juv*t) p(.) PIM}	1080,019	20,42	0,00003	0,0000	8	170,790
MOD 10 {Phi(ad, juv * t) p(.) PIM}	1082,992	23,39	0,00001	0,0000	13	163,572
MOD 11 {Phi(mad t/t mjuv t/t p(t) PIM}	1083,388	23,79	0,00000	0,0000	23	143,318
MOD 12 {Phi((ad, juv * t) p(ad, juv)TD (t)}	1083,446	23,85	0,00000	0,0000	23	143,376
MOD 13 {Phi(mad t/. mjuv t/. p(.) PIM}	1087,220	27,62	0,00000	0,0000	14	165,751
MOD 14 {Phi(mad t/t mjuv t/t p(.) PIM}	1089,755	30,16	0,00000	0,0000	18	160,054
MOD 15 {Phi(mad t/t mjuv t/t Dad p(t)}	1090,088	30,49	0,00000	0,0000	28	139,557
MOD 16 {Phi(mad t/t mjuv t/t Dad p(.) DM}	1096,241	36,64	0,00000	0,0000	23	156,171
MOD 17 {Phi(mad t/t mjuv t/t Dad p(ad, juv)TD (t)}	1097,103	37,50	0,00000	0,0000	33	136,018
MOD 18 {Phi(g) p(g*t) PIM}	1113,341	53,74	0,00000	0,0000	14	191,872
MOD 19 {Phi(g*t) p(g) PIM}	1122,095	62,50	0,00000	0,0000	14	200,626
MOD 20 {Phi(g*t) p(g*t) PIM}	1123,606	64,01	0,00000	0,0000	22	185,617
MOD 21 {Phi(g*t) p(t) PIM}	1127,883	68,28	0,00000	0,0000	17	200,246
MOD 22 {Phi(.) p(.) PIM}	1166,761	107,16	0,00000	0,0000	2	269,646

Phi = Probabilité de Survie mad = Bagués Adultes effort = Effort d'observation
p = Probabilité de contrôle mjuv = Bagués Juvéniles t = Temps
ad = Adultes TD = Trap-dépendance g = groupe
juv = Juvéniles

MOD 1 : La probabilité de Survie (Phi) diffère selon l'âge - La Probabilité de contrôle (p) diffère selon l'âge et en fonction de l'effort d'observation + ajustement du modèle à la trap-dépendance.

MOD 2 : MOD 1 sans l'ajustement du modèle à la trap-dépendance.

MOD 3 : Phi diffère selon l'âge - p est fonction de l'effort d'observation

MOD 4 : Phi diffère selon l'âge - p varie au cours du temps

MOD 5 : Phi diffère selon l'âge - p diffère selon l'âge et au cours du temps + ajustement du modèle à la trap-dépendance

MOD 6 : Phi diffère selon l'âge - p diffère selon l'âge de baguage et au cours du temps + ajustement à la trap-dépendance

MOD 7 : Phi diffère selon l'âge - p est constante

MOD 8 : Phi diffère selon l'âge et au cours du temps - p varie au cours du temps

MOD 9 : Phi est constant chez les adultes et varie au cours du temps chez les juvéniles - p constante

MOD 10 : Phi diffère selon l'âge et au cours du temps p est constante

MOD 11 : Phi diffère selon l'âge de baguage et au cours du temps + transcience chez les bagués juvéniles - p varie avec t

MOD 12 : Phi diffère selon l'âge et au cours du temps - p diffère selon l'âge et au cours du temps + TD

MOD 13 : Phi diffère selon l'âge de baguage et au cours du temps pour la 1ère capture - p constante

MOD 14 : Phi diffère selon l'âge de baguage et au cours du temps + transcience chez les bagués juvéniles - p est constante

MOD 15 : Phi diffère selon l'âge de baguage et au cours du temps + transcience pour les deux groupes - p varie avec t

MOD 16 : Phi diffère selon l'âge de baguage et au cours du temps + transcience pour les deux groupes - p est constante

MOD 17 : Phi diffère selon l'âge de baguage et au cours du temps + transcience pour les deux groupes - p diffère selon l'âge et au cours du temps + ajustement du modèle à la trap-dépendance

MOD 18 : Phi varie selon le groupe / p varie selon le groupe et au cours du temps

MOD 19 : Phi varie selon le groupe et au cours du temps / p varie selon le groupe

MOD 20 : Phi varie selon le groupe et au cours du temps / Même hypothèse que la survie

MOD 21 : Phi varie selon le groupe et au cours du temps p varie au cours du temps

MOD 22 : Phi et p sont constantes

Annexe 3 : Estimation des paramètres de fécondité

Année	Secteur	Nb Œufs	Nb Poussins	Nb Femelles	Nb Œufs / Femelle	Nb Poussins / Femelle	Taux d'éclosion
2010	Val de Saire	242	63	35	6,91	1,80	0,26
	Baie d'Orne	79	28	17	4,65	1,65	0,35
2011	Val de Saire	121	30	28	4,32	1,07	0,25
	Baie d'Orne	117	54	19	6,16	2,84	0,46
2012	Val de Saire	140	4	35	4,00	0,11	0,03
	Baie d'Orne	88	11	19	4,63	0,58	0,13
2014	Val de Saire	184	86	34	5,41	2,53	0,47
	Côte Est	103	17	41	2,51	0,41	0,17
2015	Val de Saire	162	28	34	4,76	0,82	0,17
	Baie d'Orne	93	16	14	6,64	1,14	0,17
	Côte Est	151	18	57	2,65	0,32	0,12
2016	Côte Est	322	56	84	3,83	0,67	0,17
	Total	1802	411	417	4,32	0,99	0,23