



MASTER 2 PNB : PATRIMOINE NATUREL ET BIODIVERSITÉ

ANNÉE 2022-23

RAPPORT DE STAGE DE : MARIE VALOIS



Dynamique temporelle et structuration d'une population d'oiseaux communs montagnards dans un contexte de changement climatique

**STRUCTURE D'ACCUEIL : Parc Naturel Régional du Vercors -
Réserve Naturelle Nationale des Hauts-Plateaux du Vercors**

Responsables de stage :
Hervé Tournier & Jean Andrieux,

Anne Marie Cortesero, Sébastien Dugravot et Frédéric Ysnel
Coresponsables du Master PNB



Table des matières

Remerciements	3
1. Introduction.....	1
2. Matériels et Méthodes.....	4
2.2. Protocole STOC-capture.....	5
2.3. Indices populationnels	5
2.4. Données environnementales	8
2.5. Analyses statistiques.....	8
3. Résultats.....	10
3.1. Structure de la communauté.....	10
3.2. Évolution de l'indice d'abondance	11
3.3. Évolution de l'indice de survie locale.....	13
3.4. Évolution de l'indice de productivité.....	14
4. Discussion.....	17
4.1. Structuration de la population.....	17
4.2. Dynamique de la population globale	20
4.3. Dynamique populationnelle par groupe de spécialiste d'habitat	24
4.4. Comparaison de l'indice d'abondance des groupes d'espèces avec les tendances nationales	26
4.5. Ebauche d'études à poursuivre	28
4.6. Cas particulier du site de la Molière	31
Conclusion :	35
Résumé :	37
Summary:.....	37
Bibliographie	38

Remerciements

Mes remerciements vont d'abord à Hervé Tournier et Jean Andrieux qui m'ont chaleureusement accueilli et suivi le long de mon stage. Ils m'ont permis de découvrir leur beau métier et la Réserve Naturelle des Hauts Plateaux du Vercors à travers des missions et des suivis incroyables. Ce fût une opportunité et une chance inouïe.

Je tiens également à remercier Thibaut Lacombe pour sa patience et sa pédagogie et qui a su me partager sa passion.

Un grand merci également à Jules Chiffard qui a su répondre à mes mails incessants de questions. J'tiens également à remercier Maxime Hervé, Emmanuelle Barreau, Yoann Paillet, Manon Ghislain, Claire Deleglise, et toutes les personnes que j'ai contactées et qui m'ont aidé.

Je remercie également mes collègues et amies de promotion, Julie Tonial et Clémence Bêteille, pour leur aide et soutien irremplaçable.

Merci à Lorig Tamian et Thomas Ledoux pour les rires et les moments partagés.

Pour finir, j'ai accompli ces six mois de stage avec un réel plaisir grâce à l'accueil chaleureux et la bonne humeur quotidienne de l'ensemble de l'équipe du parc, employés, services civiques et stagiaires.

1. Introduction

Le changement climatique global a été reconnu comme un des facteurs clé de la perte actuelle de la biodiversité (IPCC, 2007 ; Brook, 2008). Des phénomènes météorologiques extrêmes de par leur ampleur et leur fréquence (inondations, cyclones et sécheresses) et des changements majeurs dans les cycles hydrologiques (précipitations et évaporations) sont observés suite à l'augmentation des températures et des niveaux de gaz à effet de serre. De nombreuses espèces sont contraintes par l'évolution rapide des conditions climatiques, et sont forcées de s'adapter (migration, changement de niche écologique, etc.) au risque d'être menacées d'extinction (Anderson *et al.*, 2012). Les effets du changement climatique varient géographiquement, avec notamment un réchauffement des températures plus important et une fréquence des épisodes de froid extrême plus prononcés aux latitudes et aux altitudes élevées (Beniston & Rebetez, 1996 ; Liu & Chen, 2000 ; Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015). Par exemple, dans les Alpes, la température atmosphérique augmente d'environ +0,36 °C par décennie depuis 1970, presque deux fois plus que la moyenne mondiale qui se situe autour des +0,20 °C par décennie (Vitasse *et al.*, 2021). Ainsi, les régions montagneuses sont particulièrement vulnérables face au changement climatique (Rinawati *et al.*, 2013 ; Vij *et al.*, 2021).

Les régions montagneuses sont sensibles aux variations saisonnières des conditions climatiques dues à leur structuration et saisonnalité (Catalan *et al.*, 2017). Ces zones se structurent en étages altitudinaux qui sont définis par les variations des facteurs abiotiques du milieu (la pente, l'exposition, le rayonnement solaire, la direction du vent, le substrat et le microclimat) le long d'un gradient altitudinal (Nagy & Grabherr, 2009 ; Viterbi *et al.*, 2013 ; Boyle & Martin, 2015). Des changements marqués se produisent sur de courtes distances, par exemple la température varie en moyenne de -0,6 °C tous les 100 m d'altitude dans les régions tempérées (Dillon *et al.* 2006). Ces étages altitudinaux sont respectivement : l'étage collinéen (200 à 700 m), l'étage montagnard (700 à 1500 m), l'étage subalpin (1500 à 2000 m), l'étage alpin (2000 à 3000 m) et l'étage nival (> 3000 m). De fortes variations saisonnières dans les régimes de température, de précipitations et de couverture neigeuse sont également observées dans ces écosystèmes montagnards (Klein *et al.*, 2016), avec notamment des changements dans la quantité et la durée des précipitations en fonction des saisons. Cette structuration et saisonnalité offrent une grande variété d'habitats et d'écosystèmes complexes dont certains sont catégorisés parmi les plus rares et fragiles au monde (Diaz *et al.*, 2003 ; Pauchard *et al.*, 2009 ; Zimmermann *et al.*, 2013). Cela permet l'accueil d'une diversité faunistique et floristique spécialisées et des communautés hétérogènes adaptées (Körner & Ohsawa, 2006). Cette hétérogénéité d'habitats détermine des niveaux élevés de biodiversité, généralement supérieurs à ceux enregistrés dans les zones de plaine adjacentes (Körner, 2000 ; Theurillat *et al.*, 2003). Les populations faunistiques et

floristiques d'altitude sont généralement petites et isolées, les rendant sujettes à l'extinction locale. Elles sont souvent peu dispersives et se caractérisent par des niveaux élevés d'endémisme (McNeely, 1990 ; Boggs & Murphy, 1997).

Les écosystèmes montagnards sont donc très sensibles aux changements environnementaux et au réchauffement climatique (Beniston, 2006). De ce fait, ils constituent d'excellents laboratoires pour l'étude de l'impact du changement climatique sur les communautés ainsi que sur le renouvellement et le remplacement des espèces. Selon plusieurs auteurs, la faune et la flore montagnardes réagissent au changement climatique en modifiant leur distribution (Chen *et al.*, 2011), la taille de leur population (Stephens *et al.*, 2016) et leur phénologie (Both *et al.*, 2006 ; Thackeray *et al.*, 2016). Parmi les vertébrés de montagne, les oiseaux représentent le groupe le plus diversifié du point de vue taxonomique et fonctionnel, avec un taux élevé de renouvellement des espèces (Terborgh, 1971 ; Ruggiero & Hawkins, 2006). De plus, il est documenté que les changements climatiques influencent la date d'arrivée et de départ de migration, la productivité, la reproduction, la taille des populations ainsi que la répartition altitudinale et latitudinale des oiseaux (Crick *et al.*, 1997 ; Sæther *et al.*, 2000 ; Hüppop & Hüppop, 2003 ; Laaksonen *et al.*, 2006 ; Knudsen *et al.*, 2011). Pour cette raison, ce taxon est un modèle de prédilection pour les études de répartition géographique et de dynamique populationnelle (Huntley *et al.*, 2008).

En France, il existe plusieurs suivis scientifiques permettant d'étudier les dynamiques populationnelles et les variations d'abondance des communautés d'oiseaux (Suivi Temporel des Oiseaux Communs, Suivi Temporel des Oiseaux de Montagnes, Suivi des Populations d'Oiseaux Locaux, etc.). Parmi eux, le Suivi Temporel des Oiseaux Communs-Capture (STOC-Capture) permet un suivi sur le long terme du fonctionnement démographique des populations d'oiseaux communs, et de l'influence des variations climatiques et de l'habitat sur les communautés (CRBPO, 2023a). Ce protocole de suivi robuste, mis en place à l'échelle nationale, permet de caractériser le fonctionnement d'une communauté d'oiseaux en période de reproduction sur un site. Les processus populationnels qu'il peut documenter sont multiples : la survie locale (Julliard, 2004 ; Johnston *et al.*, 2016), le recrutement (Julliard, 2004), les effectifs locaux annuels (Clavel *et al.*, 2008) et leurs variations inter-annuelles et l'indice de productivité (Julliard *et al.*, 2004 ; Eglinton *et al.*, 2015).

La station 90 de la Réserve naturelle nationale des Hauts-Plateaux du Vercors (RNNHPV), dans le Vallon de Combeau dans la Drôme, qui est suivie depuis 2002 est l'une des uniques stations qui se situe en milieu montagnard. Cette station quasi-unique en France par sa situation géographique et sa longévité, permet l'étude de la dynamique populationnelle locale de la communauté d'oiseaux nicheurs à travers le temps dans un contexte de changement climatique.

Cette étude a pour objectif d'analyser l'évolution de la structure et de la dynamique populationnelle de la communauté de passereaux du Vallon de Combeau entre 2002 et 2021, afin d'orienter les stratégies de gestion de la RNNHPV. Elle permettra également d'évaluer la pertinence de ce suivi dans le contexte du Vallon de Combeau et de réfléchir sur la nécessité d'adapter le protocole pour un suivi plus adapté aux oiseaux de montagnes.

Pour cela, nous souhaitons étudier dans un premier temps la structuration globale de la communauté d'oiseaux du Vallon de Combeau. Les passereaux montagnards répondent différemment aux variations météorologiques et aux modifications de leur habitat (Rotenberry & Wiens, 1980). Ainsi, on suppose que les espèces du Vallon de Combeau ont des réponses interspécifiques différentes aux variations annuelles (météorologiques, abondance des ressources, etc.), et (i) qu'il existe une structure spécifique dans la communauté sur les 21 ans de suivis. On s'attend également à ce que (ii) les variables environnementales expliquent une telle structuration. Dans un second temps, nous étudions la dynamique de la population globale via l'évolution temporelle des indices populationnels (abondance, survie locale, productivité). Par la suite, nous étudions l'impact des changements climatiques sur ces indices. La population étudiée se trouve dans un espace naturel protégé depuis presque 40 ans, où les activités humaines sont régulées et où l'habitat est relativement stable (évolution lente des Pins à crochets, pression de pâturage constante) (Rolland *et al.*, 1998). Ainsi, on émet l'hypothèse que (iii) les indices populationnels ne varient pas dans le temps et (iv) qu'ils sont impactés par les variables environnementales.

Afin de déceler des dynamiques différentes au sein de la population, les espèces sont rassemblées en fonction de leur spécialisation à 3 grands types d'habitat : Forestier, Généraliste, Bâti. On s'attend à ce que les espèces du groupe des Forestiers soient mieux adaptées à l'habitat du Vallon de Combeau (pré-bois alpin) et à ses contraintes, à contrario des espèces des groupes Généraliste et Bâti. On prédit ainsi que (v) le groupe des Forestiers a un indice d'abondance, un indice de survie locale et un indice de productivité stable dans le temps, à l'inverse des autres groupes qui ont des indices qui augmentent et diminuent dans le temps. De plus, on s'attend à ce que (vi) les espèces du groupe des Forestiers et Bâtis soient plus impactées par les variations climatiques, car elles sont habituées à une niche écologique relativement restreinte. Les espèces du groupe des Généralistes sont à l'inverse moins impactées par les variations en raison d'une flexibilité écologique généralement plus élevée (Davey *et al.*, 2012).

Dans un dernier temps, nous souhaitons comparer l'évolution de la tendance de l'indice d'abondance des groupes du Vallon du Combeau avec les tendances nationales. On s'attend à ce que (vii) les tendances des groupes du Vallon de Combeau suivent la même évolution que

les tendances nationales, c'est-à-dire une diminution de l'indice d'abondance des groupes des Forestiers, Bâtis et Agricoles ainsi qu'une hausse de l'indice d'abondance des Généralistes.

Ces connaissances permettraient d'améliorer les prévisions de résilience ou de résistance de la population à de nouvelles conditions environnementales (Pearson *et al.*, 2015 ; Swab *et al.*, 2015) ainsi que de mettre en place des mesures de gestion adaptées.

2. Matériels et Méthodes

2.1. Zone d'étude

Le site d'étude se trouve dans le Vallon de Combeau, au Sud-Est de la Réserve naturelle nationale des Hauts-Plateaux du Vercors (RNNHPV), dans le département de la Drôme, en France (44°47'06.0"N 5°33'42.5"E) (Fig. 1). Le massif du Vercors est une charnière géographique et climatique entre les Préalpes du Sud et les Préalpes du Nord et des influences du climat méditerranéen et alpin y sont retrouvées (Bigot *et al.*, 2007). La RNNHPV occupe une surface de 17 000 hectares, comprise entre 1050 m et 2341 m d'altitude, et s'étend sur environ 10 % du territoire du Parc naturel régional du Vercors. La présence humaine est attestée depuis la préhistoire et aujourd'hui un certain nombre d'activités y sont pratiquées (pastoralisme, chasse, randonnée, activités de pleine nature, etc.). La RNNHPV a pour objectif la préservation de la biodiversité en conciliant protection de la nature et activités humaines.

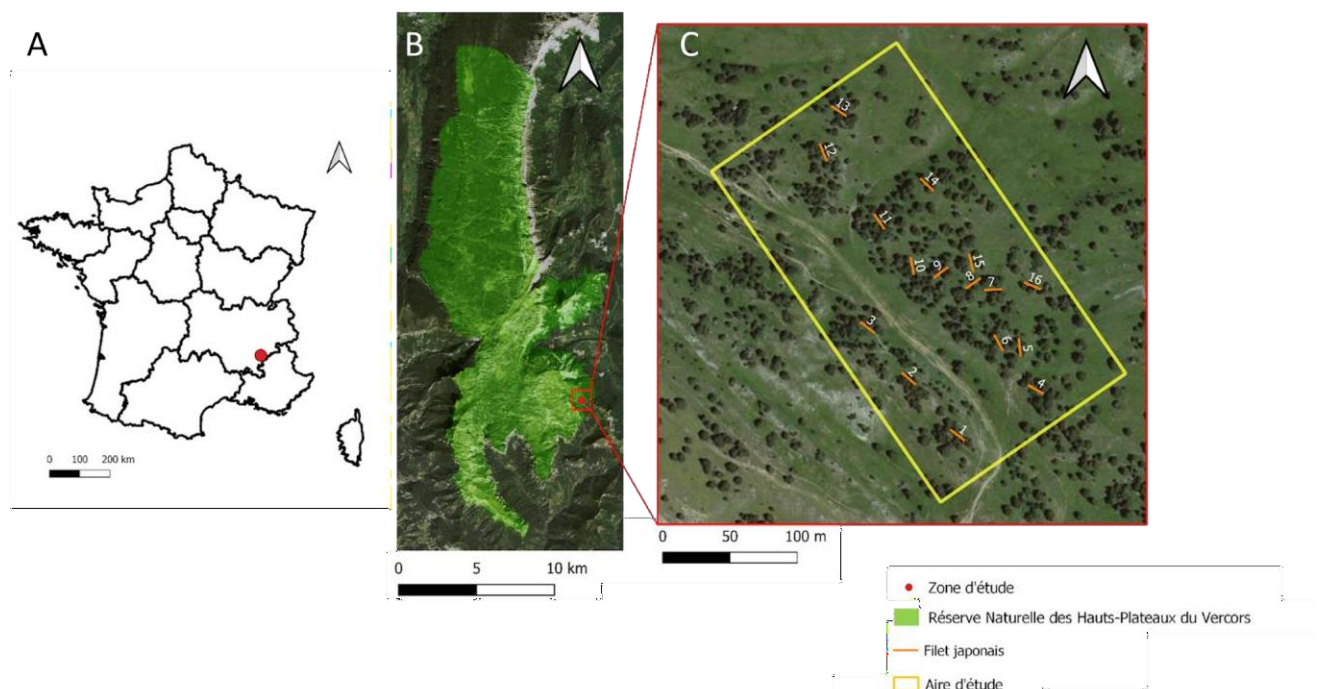


Figure 1. Localisation de la zone d'étude en France (A), au sein de la RNNHPV (B), et position des filets japonais dans l'aire d'étude (C).

La zone étudiée est d'une surface de 5 hectares, et se situe à 1640 mètres d'altitude, exposée au Sud-Ouest, à la limite entre l'étage montagnard et l'étage subalpin (Delhay *et al.*, 2021). Les habitats principaux sont le pré-bois alpin et les pelouses subalpines. Ils sont composés principalement de bois clairs de Pins à crochets (*Pinus uncinata*), et de Genévrier nain (*Juniperus communis subsp. nana*) (Inventaire National du Patrimoine Naturel, 2022). Cette zone fait partie d'un alpage où l'activité pastorale bovine y est pratiquée 4 mois de l'année, de mi-juin à mi-octobre, depuis plus de 20 ans (Groupement Pastoral de Combeau-Tête Chevalière, 2002). Des troupeaux de 200 bovins y sont présents chaque année et y appliquent une pression de pâturage.

2.2. Protocole STOC-capture

L'échantillonnage de la population d'oiseaux est réalisé en suivant le protocole STOC-capture, standardisé à l'échelle nationale (v. 3.8, CRBPO, 2020). Ce protocole de capture-marquage-recapture (CMR) permet de suivre la communauté d'oiseaux en période de reproduction sur un site donné en maintenant un effort de capture constant dans le temps.

Sur le Vallon de Combeau le suivi est réalisé depuis 2002. Chaque année, cinq sessions de capture sont réalisées entre le 15 mai et le 15 juillet, à 2 semaines d'intervalle. Ces sessions sont fixes, avec une flexibilité de 3 jours d'une année sur l'autre, en fonction des conditions météorologiques favorables au suivi (quasi-absence de vent et de pluie). La capture est réalisée à l'aide de 16 filets verticaux dits « japonais » (Ecotone, 3 m de haut, 12 m de long, maille de 16 mm) à emplacement fixe (Fig. 1). La durée d'une session dure du lever du soleil à 12h, et chaque filet est visité toutes les 30 minutes. Lors du passage au filet les individus sont démaillés, identifiés à l'espèce, bagués, sexés, âgés, et un ensemble de données biométriques sont relevées (adiposité, mue, longueur d'aile, masse, longueur du tarse, état de santé). Les bagues utilisées sont dotées d'un code muséum unique, et le type de bague varie en fonction de la taille de l'espèce (bague de type O = 2,3 L x 5 H, bague de type R = 2 L x 5 H, bague de type J = 4,2 L x 7 H). Toutes les recaptures journalières sont notées.

2.3. Indices populationnels

À partir des données récoltées par le STOC-capture, certains processus populationnels peuvent être décrits, tels que la survie locale, les effectifs locaux annuels et leur variation interannuelle, la productivité (pourcentage de jeunes retrouvés dans la population) et le pourcentage d'individus en transit dans la population (Julliard, 2004 ; Julliard *et al.*, 2004 ; Clavel *et al.*, 2008 ; Eglington *et al.*, 2015 ; Johnston *et al.*, 2016). Ces processus peuvent être étudiés à l'aide

d'indices. Ces indices permettent également de comparer les différentes stations entre elles au niveau national et européen (Lorrillière & Gonzalez, 2016).

Les indices utilisés pour étudier la population du Vallon de Combeau sont :

L'indice d'abondance, qui représente les effectifs locaux annuels (Clavel *et al.*, 2008). Il renseigne sur la taille globale de la communauté à travers le temps. Cet indice résulte des effets des variations de survie, de reproduction et de dispersion entre années. Il est calculé à partir des captures d'adultes et est standardisé (prise en compte de seulement 3 sessions par 120 m de filets) pour correspondre au critère national (Lorrillière & CRBPO, 2023). Le seuil requis pour calculer cet indice est qu'au moins 5 individus adultes de l'espèce soit capturés sur l'ensemble des années de suivis.

L'indice de survie locale (Julliard, 2004 ; Johnston *et al.*, 2016), calculé à partir du taux de retour des individus entre années. Il est la résultante de la survie annuelle et de la fidélité des individus au site de reproduction (pour les adultes) ou au site de naissance (pour les juvéniles). Cet indice représente la proportion des individus capturés à l'année t qui sont recapturés l'année $t + 1$. L'indice du taux de retour est calculé par classe d'âge et par groupe d'espèces (Lorrillière & le CRBPO, 2023). Le seuil requis pour calculer cet indice est que le nombre médian d'individus par station soit supérieur ou égal à 10 sur l'ensemble des années de suivi.

L'indice de productivité (Julliard *et al.*, 2004 ; Eglington *et al.*, 2015), qui correspond au nombre de jeunes produits par adulte par année. Il dépeint les effets des conditions environnementales sur la reproduction et la survie jusqu'à l'envol, renseignant ainsi sur la qualité de l'habitat pour la reproduction des passereaux communs. Cet indice de productivité est défini comme le nombre de jeunes divisé par le nombre d'adultes capturés sur 3 sessions tel que : Nombre de juvénile/Nombre d'adulte. Le seuil requis pour calculer cet indice est que le nombre médian d'individus par station soit supérieur ou égal à 5 sur l'ensemble des années de suivi.

Sur le site du Vallon de Combeau, 37 espèces ont été capturées depuis 2002, 19 espèces sont capturées de manière récurrente chaque année et depuis le début du suivi 345 juvénile et 733 adultes ont été capturés sur les 3 sessions standardisées.

Habituellement les indices se calculent pour chaque espèce. Cependant, les abondances trop faibles de la population du Vallon de Combeau, dû au fait qu'il s'agit d'une population d'altitude (Lehikoinen *et al.*, 2014), ne permettent pas de calculer ces indices spécifiquement.

Ainsi, les espèces sont regroupées en quatre catégories afin d’atteindre les seuils requis pour le calcul des indices. Chaque groupe est défini en fonction des habitats préférentiels des oiseaux à l’échelle nationale par le Centre d’Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO) :

- Les spécialistes des milieux agricoles : Linotte mélodieuse (*Linaria cannabina*), Bruant jaune (*Emberiza citrinella*), Alouette lulu (*Lullula arborea*).
- Les spécialistes des milieux forestiers : Épervier d'Europe (*Accipiter nisus*), Grimpereau des bois (*Certhia familiaris*), Gros-bec casse-noyaux (*Coccothraustes coccothraustes*), Pic épeiche (*Dendrocopos major*), Rougegorge familier (*Erithacus rubecula*), Mésange noire (*Parus ater*), Mésange huppée (*Lophophanes cristatus*), Pouillot de Bonelli (*Phylloscopus bonelli*), Pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*), Bouvreuil pivoine (*Pyrrhula pyrrhula*), Roitelet à triple bandeau (*Regulus ignicapilla*), Roitelet huppé (*Regulus regulus*), Sittelle torchepot (*Sitta europaea*), Fauvette babillarde (*Sylvia curruca*), (*Turdus philomelos*), Grive draine (*Turdus viscivorus*), Bec croisé des sapins (*Loxia curvirostra*), Merle à plastron des Alpes (*Turdus torquatus*), Tarin des aulnes (*Spinus spinus*), Venturon montagnard (*Carduelis citrinella*), Pipit des arbres (*Anthus trivialis*), Torcol fourmilier (*Jynx torquilla*).
- Les spécialistes des milieux bâtis : Verdier d'Europe (*Chloris chloris*), Chardonneret élégant (*Carduelis carduelis*), Rougequeue noir (*Phoenicurus ochruros*), Rougequeue à front blanc (*Phoenicurus phoenicurus*), Serin cini (*Serinus serinus*).
- Les généralistes : Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*), Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), Mésange charbonnière (*Parus major*), Accenteur mouchet (*Prunella modularis*), Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), Merle noir (*Turdus merula*).

Une espèce est considérée comme spécialiste d’un habitat donné lorsqu’au moins deux tiers de ses effectifs sont concentrés dans ce seul habitat. Ces catégories sont définies à partir d’une liste de 75 espèces. Les espèces non présentes dans cette liste mais retrouvées au Vallon de Combeau (Bec-croisé des sapins, Epervier d’Europe, Fauvette babillarde, Merle à plastron, Pipit des arbres, Tarin des aulnes, Torcol fourmilier et Venturon montagnard), ont été rajoutées en se basant sur l’Atlas des oiseaux de France métropolitaine (Issa & Muller, 2015).

Les indices cités ci-dessus sont calculés pour chaque habitat (Forestier, Bâti, Généraliste). Seul l’habitat Agricole n’est pas pris en compte, car il ne répond pas aux différents seuils dû à une abondance trop faible de ces espèces. Les données utilisées sont comprises entre 2002 et 2021 pour étudier l’évolution temporelle et l’impact des variables environnementales sur la population.

2.4. Données environnementales

Les variations annuelles des conditions environnementales locales pour la période d'étude (2002-2021) sont caractérisées en utilisant des variables extraites des modèles météorologiques de SAFRAN-Crocus (Vidal *et al.*, 2010 ; Le Moigne *et al.*, 2020).

Ces données, produites par Météo France, sont des chaînes de modèles numériques combinées à des observations météorologiques qui simulent des variables météorologiques et de couverture neigeuse sur les zones montagneuses (Durand *et al.*, 1993 ; Vidal *et al.*, 2010 ; Le Moigne *et al.*, 2020). Ces données sont disponibles de manière journalière, à une résolution spatiale de 8km x 8km, et le pixel 7477 représente le site de Combeau (Vidal *et al.*, 2010 ; Le Moigne *et al.*, 2020). Celles-ci permettent de calculer (a) la moyenne des températures de l'air sur la période de reproduction (mars-août), (b) le cumul des précipitations sous forme de pluie sur la période de reproduction (mars-août), (c) le cumul des précipitations neigeuse (janvier-août), (d) le nombre de jours avec une couverture neigeuse (janvier-août) et (e) le dernier jour de tombée de neige. Ces données sont calculées pour la période 2002 à 2021.

2.5. Analyses statistiques

1. Structure de la communauté à travers le temps

Afin d'étudier la structure de la communauté et sa relation avec les variables environnementales, deux Analyse en Composantes Principales (ACP) et leur couplage à l'aide d'analyse de co-inertie (COIA) sont réalisés. L'analyse de co-inertie est la meilleure alternative lorsque le nombre de variables explicatives est élevé par rapport au nombre d'échantillons, comme c'est le cas pour le jeu de données du Vallon de Combeau (Dolédéc & Chessel, 1994 ; Dray *et al.*, 2003). La base de données de l'abondance est basée sur les abondances adultes ayant un minimum de 30 individus compté sur les 21 ans de suivis. Dans un premier temps, chaque base de données (abondance et variables environnementales) subit une ordination. Celle réalisée sur le tableau d'abondance permet d'identifier les espèces structurantes de la communauté. Par la suite, ces tableaux sont couplés pour identifier la structure commune via un test de permutation de Monte Carlo. Dans ce test, les lignes des deux tableaux (structure de la communauté et variables environnementales) sont permutées de manière aléatoire 999 fois et un calcul de l'inertie totale est réalisé afin de vérifier l'importance de la co-structure.

2. Évolution de l'indice d'abondance dans le temps et impact des variables environnementales

Pour étudier l'évolution temporelle de l'indice d'abondance, un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) suivant une loi de poisson est réalisé. L'effet de l'année a été testé comme un facteur fixe. Le modèle linéaire mixte inclut le facteur site comme effet aléatoire pour tenir compte des mesures répétées sur chaque filet (Bolker *et al.*, 2009). Par la suite une analyse de variance (ANOVA) est réalisée afin d'évaluer l'influence du facteur année sur l'indice. Si l'influence du facteur année est significative, une comparaison multiple 2 à 2 est réalisée.

L'étude de l'impact des variables environnementales sur l'indice d'abondance se fait à l'aide d'un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM) suivant une loi de poisson. Les effets des variables température, précipitation sous forme de pluie, précipitation sous forme de neige, dernier jour de précipitation neigeuse et nombre de jours avec couverture neigeuse sont testés. Le modèle linéaire mixte inclut le facteur site et année comme effet aléatoire pour tenir compte des mesures répétées sur chaque filet et entre années (Bolker *et al.*, 2009). Dû au grand nombre de variables explicatives, une sélection de modèle est réalisée. Les différents modèles testés sont comparés avec le modèle nul à l'aide du critère d'information Akaike corrigé pour les petits effectifs (AICc) tout en respectant le principe de parcimonie (Burnham *et al.*, 2011). Un modèle moyen est réalisé si plus d'un modèle est en dessous du seuil de $\Delta > 2$. Les variables retenues dans le modèle moyen impactent la variable réponse à la hauteur de leur poids.

3. Évolution de l'indice de survie locale et de l'indice de productivité dans le temps et impact des variables environnementales

Pour étudier l'évolution temporelle de l'indice de survie locale et de productivité, une régression bêta mixte est réalisée. L'effet de l'année est considéré comme un facteur fixe et la variable site comme un facteur aléatoire pour tenir compte des mesures répétées sur chaque filet (Bolker *et al.*, 2009). Par la suite, une analyse de variance (ANOVA) est réalisée afin d'évaluer l'influence du facteur année sur l'indice. Si l'influence du facteur année est significative, une comparaison multiple 2 à 2 est réalisée.

L'étude de l'impact des variables environnementales sur l'indice est réalisée à l'aide d'une régression bêta mixte. Il est nécessaire de ramener la proportion de l'indice entre les bornes [0 ; 1] puis de réaliser une régression bêta pour remettre à l'échelle dans l'intervalle]0 ; 1[. Les effets des variables température, précipitation sous forme de pluie, précipitation sous forme de neige, dernier jour de précipitation neigeuse et nombre de jours avec couverture neigeuse sont testés. Les facteurs site et année sont considérés comme des facteurs aléatoires pour tenir compte des mesures répétées sur chaque filet et entre années (Bolker *et al.*, 2009). Une sélection de modèles est réalisée. Les modèles testés sont comparés avec le modèle nul à l'aide de l'AICc,

tout en respectant le principe de parcimonie (Burnham *et al.*, 2011). Un modèle moyen est réalisé si plus d'un modèle est en dessous du seuil de $\Delta > 2$.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel RStudio Version 1.4.1717 (R Core Team, 2021).

3. Résultats

3.1. Structure de la communauté

3.1.a. Abondance des adultes

Les deux premiers axes de l'ACP réalisée à partir des données d'abondance des adultes de la communauté comptabilisent 40,31% de l'inertie totale. Neuf espèces sont au-dessus du seuil de significativité (Fig. 2).

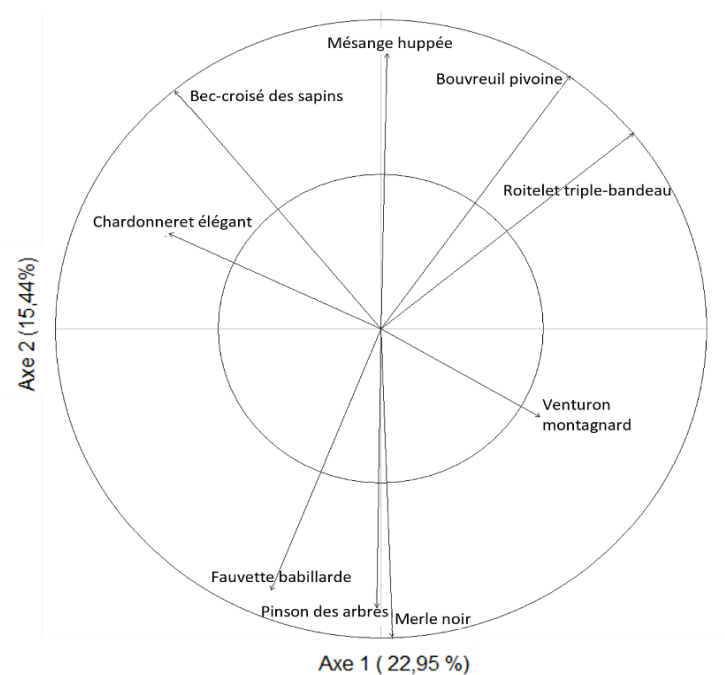


Figure 2. Cercle des corrélations issu de l'ACP réalisée sur l'abondance des oiseaux adultes capturés au Vallon de Combeau entre 2002 et 2021.

Les abondances de la Fauvette babillarde, du Merle noir et du Pinson des arbres sont corrélées positivement et de manière significative entre elles. À l'inverse, elles sont corrélées négativement avec l'abondance de la Mésange huppée. Les abondances du Bec-croisé des sapins et du Chardonneret élégant sont corrélées positivement et de manière significative entre elles et sont corrélées négativement avec l'abondance du Venturon montagnard. Les abondances du Bouvreuil pivoine et du Roitelet triple-bandeau sont corrélées positivement et de manière significative entre elles.

3.1.b. Structure commune

L'analyse de co-inertie, réalisée sur les 2 ACPs (abondance des adultes et variables environnementales), suivi du test de permutation de Monte Carlo donne une probabilité $p = 0,615$ d'obtenir une co-structure entre ces 2 jeux de données. La mesure de la similarité globale entre les deux ensembles de données indique un degré très bas de co-structure (coefficient RV = 0,014). Les deux tableaux ne sont pas significativement liés. Ainsi, les variables environnementales sélectionnées n'expliquent pas la structuration de la communauté des oiseaux adultes.

3.2. Évolution de l'indice d'abondance

3.2.a. Dynamique temporelle

L'année a un effet significatif seulement sur l'indice d'abondance de la population globale ($P < 0,05$).

Les années 2006 et 2021 sont significativement différentes l'une de l'autre. L'indice d'abondance de l'année 2021 est significativement plus élevé que celui de l'année 2006. Les indices d'abondance des autres années ne diffèrent pas entre eux.

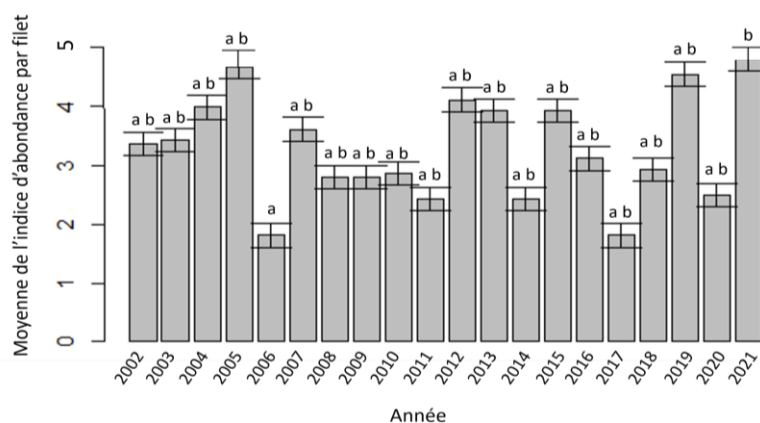


Figure 3. Évolution temporelle de l'indice d'abondance de la population globale. Les différences significatives entre les années sont représentées par des lettres différentes (a, b). Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance.

3 .2. b. Impact des variables environnementales sur l'indice d'abondance

Tableau 1. Importance relative (w) des variables environnementales sélectionnées dans les modèles synthétiques expliquant les relations avec l'indice d'abondance de chaque catégorie.

Variable /Groupes	Population globale	Spécialiste de l'habitat Forestier	Généraliste	Spécialiste de l'habitat Bâti
Température	w = 0,217	w = 0,45	w = 0,191	w = 1
Cumul des précipitations sous forme de neige	w = 0,18	w = 0,29	w = 0,21	w = 0,16
Cumul des précipitations sous forme de pluie	w = 0,127	w = 0,27		w = 0,80
Durée de la couverture neigeuse		w = 0,07	w = 0,166	w = 0,14
Dernier jour de précipitation neigeuse de l'année	w = 0,137	w = 0,1		w = 0,14

Seul le groupe des Bâtis a des variables avec un poids assez élevé pour analyser leur impact (Tab. 1). La température (w = 1) et le cumul des précipitations sous forme de pluie (w = 0,80) influent sur son indice d'abondance. Ainsi, plus les précipitations et la température augmentent, plus l'indice d'abondance du groupe des Bâtis diminue.

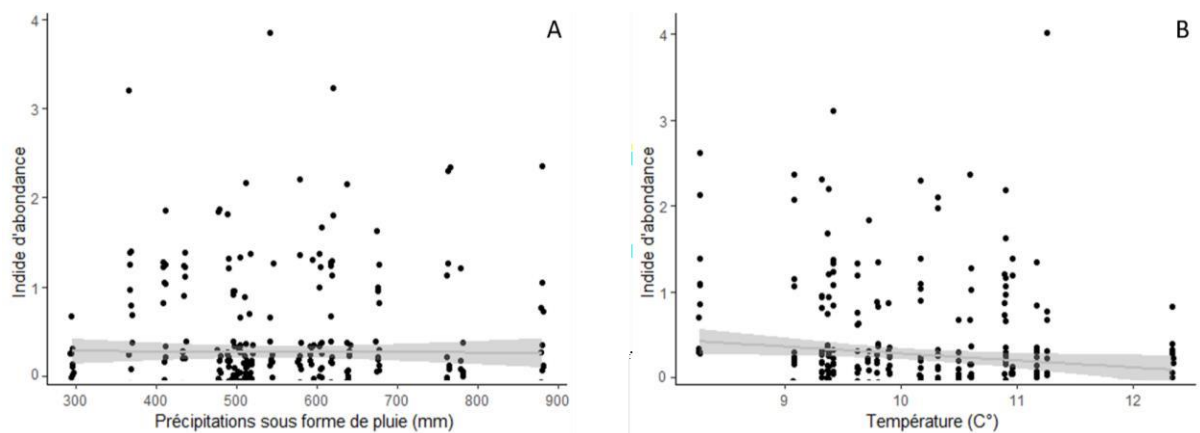


Figure 4. Variation de l'indice d'abondance du groupe des Bâtis estimée en fonction du cumul des précipitations sous forme de pluie (A) et de la température moyenne sur la période de reproduction (mars-août) (B). Intervalle de confiance à 95 % représentée par la colorisation grise autour de la courbe.

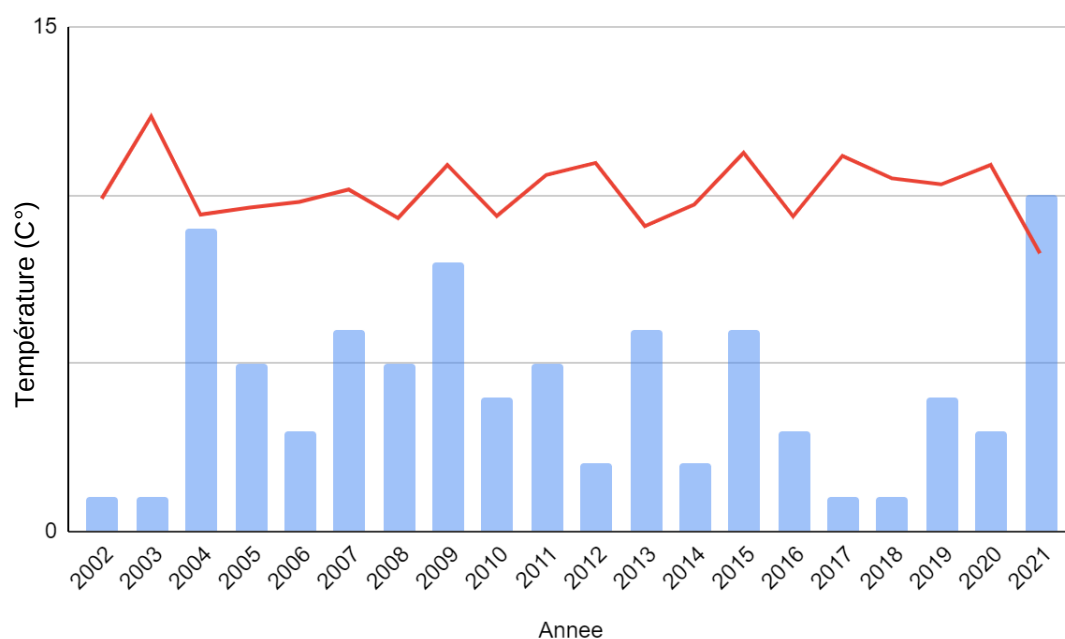


Figure 5. Variation de l'indice d'abondance du groupe des Bâtis en fonction de la température moyenne sur la période de reproduction (mars-août). La température est représentée par la courbe rouge et l'abondance par les barres bleues.

3.3. Évolution de l'indice de survie locale

3.3.a. Dynamique temporelle

L'année n a aucun effet significatif sur l'indice de survie locale de la population globale et des différents groupes ($P > 0,05$).

3.3. b. Impact des variables environnementales sur l'indice de survie locale

Tableau 2. Importance relative (w) des variables environnementales sélectionnées dans les modèles synthétiques expliquant les relations avec l'indice de survie locale de chaque catégorie.

Variables /Groupes	Population globale	Spécialiste de l'habitat Forestier	Généraliste	Spécialiste de l'habitat Bâti
Température	$w = 0,67$	$w = 0,13$	$w = 0,274$	
Cumul des précipitations sous forme de neige		$w = 0,28$	$w = 0,158$	
Cumul des précipitations sous forme de pluie				$w = 0,263$
Durée de la couverture neigeuse	$w = 0,53$	$w = 0,40$	$w = 0,159$	
Dernier jour de précipitation neigeuse de l'année	$w = 0,25$	$w = 0,26$		$w = 0,204$

Les variables qui ont le plus de poids dans les différents modèles synthétiques sont la température et la durée de la couverture neigeuse (Tab. 2). Les autres variables n'ont pas un poids assez fort par rapport à ces 2 variables dans les différents modèles pour pouvoir analyser leur impact sur l'indice de survie locale.

L'indice de survie locale diminue lorsque la température augmente pour la population globale ($w = 0,67$). De plus, la durée de la couverture neigeuse impact l'indice de survie locale de la population globale ($w = 0,53$). Plus la durée de la couverture neigeuse est longue, plus l'indice de survie locale diminue.

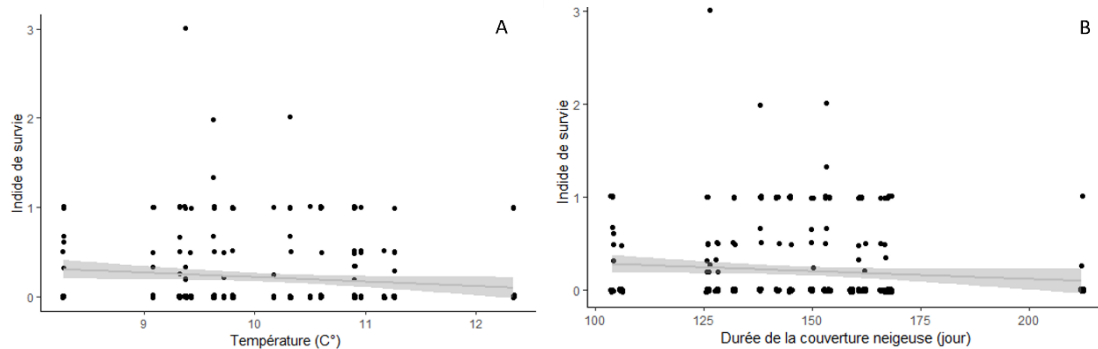


Figure 6. Variation de l'indice de survie de la population globale estimée en fonction de (A) la température moyenne sur la période de reproduction (mars-août) et (B) la durée de la couverture neigeuse. Intervalle de confiance à 95 % représentée par la colorisation grise autour de la courbe.

3.4. Évolution de l'indice de productivité

3.4.a. Dynamique temporelle

L'année a un effet significatif seulement sur l'indice de productivité de la population globale ($P < 0,05$). L'indice de productivité de 2008 et 2018 est significativement moins élevé que pour les années 2003 et 2017. Les années 2004 et 2016 sont significativement identiques à toutes les autres années, sauf l'année 2017, qui est significativement plus élevée.

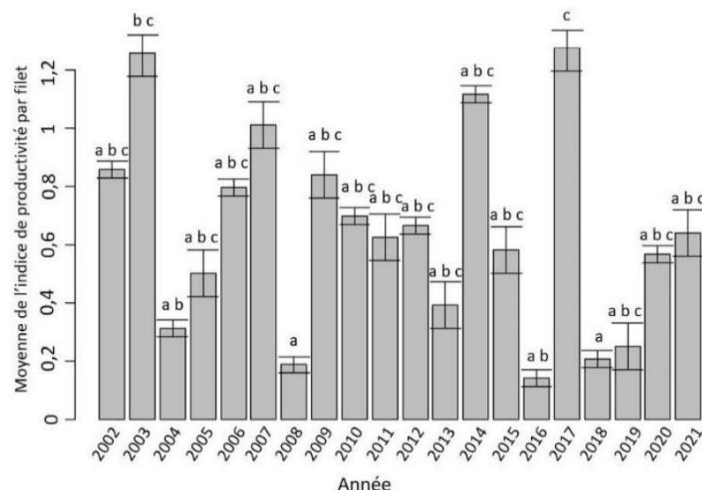


Figure 7. Évolution temporelle de l'indice de productivité de la population globale. Les différences significatives entre les années sont représentées par des lettres différentes (a, b, c et d). Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance.

3.4.b. Impact des variables environnementales sur l'indice de productivité

Tableau 3. Poids (w) des variables environnementales sélectionnées dans les modèles synthétiques expliquant les relations avec l'indice de productivité de chaque catégorie.

Variables explicatives /Groupes	Population globale	Spécialiste de l'habitat Forestier	Généraliste	Spécialiste de l'habitat Bâti
Température	$w = 1$	$w = 1$	$w = 0,51$	$w = 0,132$
Cumul des précipitations sous forme de neige	$w = 0,29$	$w = 0,44$	$w = 0,33$	$w = 0,129$
Cumul des précipitations sous forme de pluie			$w = 0,13$	$w = 0,126$
Durée de la couverture neigeuse	$w = 0,21$			$w = 0,145$
Dernier jour de précipitation neigeuse de l'année		$w = 0,34$	$w = 0,26$	$w = 0,128$

Les variables qui ont le plus de poids dans les différents modèles synthétiques sont la température et le cumul de précipitation sous forme de neige (Tab. 3). Les autres variables n'ont pas un poids assez fort par rapport à ces 2 variables dans les différents modèles pour pouvoir analyser leur impact sur l'indice de productivité. L'indice de productivité augmente lorsque la température augmente, et ce, pour la population globale ($w = 1$), le groupe des Forestiers ($w = 1$) et des Généralistes ($w = 0,51$).

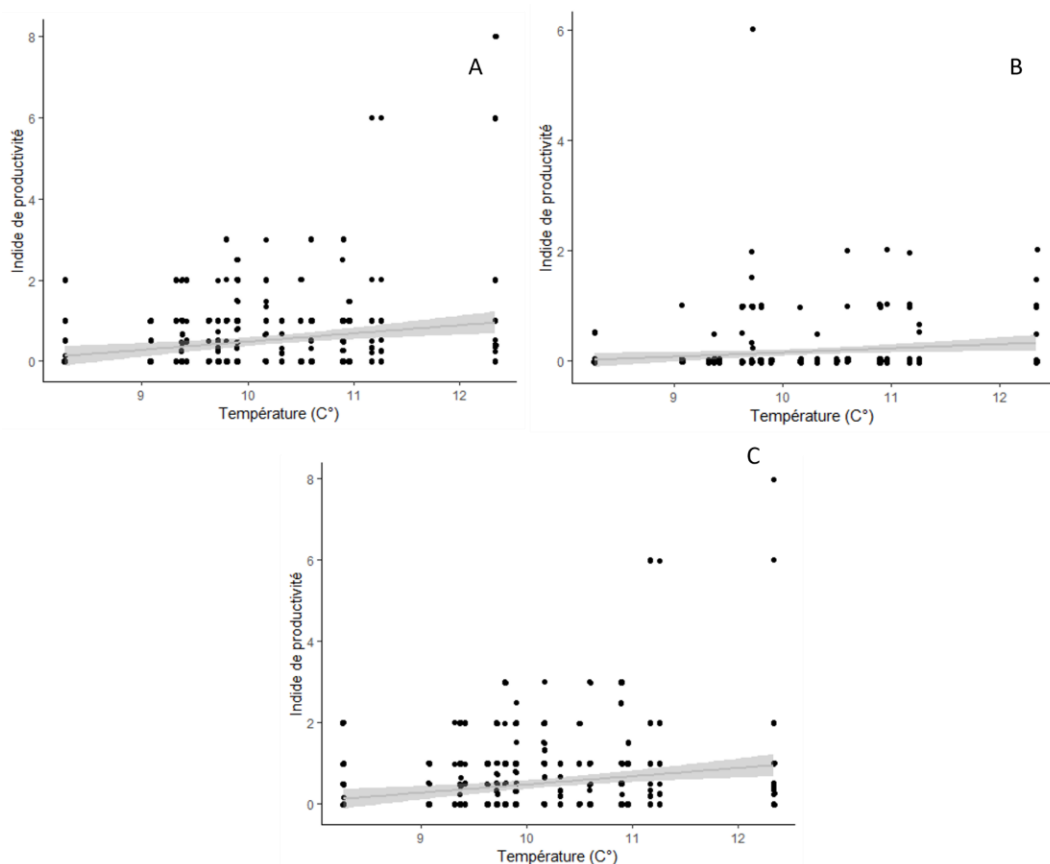


Figure 8. Variation de l'indice de productivité de la population globale (A), du groupe des Généralistes (B) et du groupe des Forestiers (C) estimée en fonction de la température moyenne sur la période de reproduction (mars-août). Intervalle de confiance à 95 % représentée par la colorisation grise autour de la courbe.

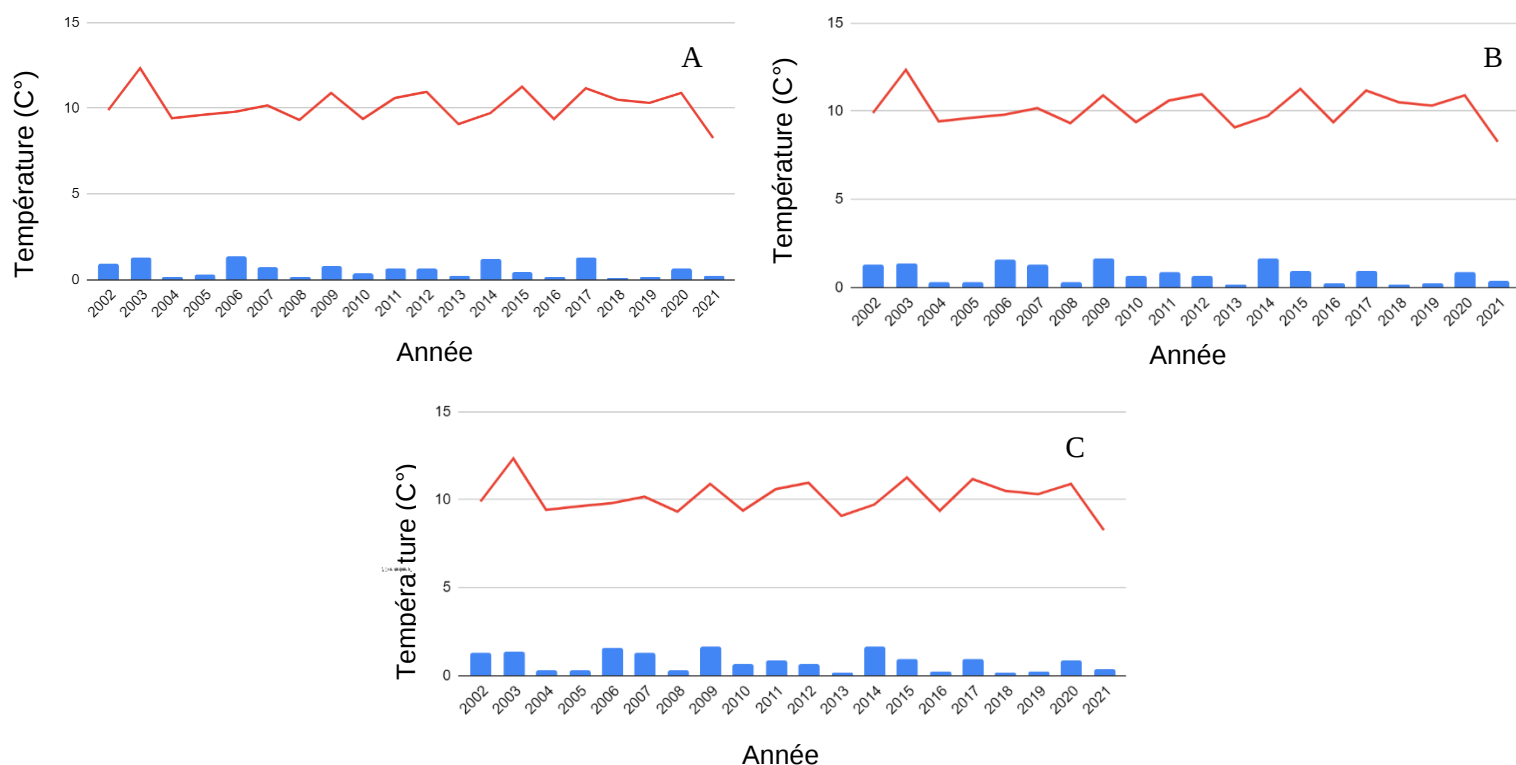


Figure 9. Variation de l'indice de productivité de la population globale (A), du groupe des Généralistes (B) et du groupe des Forestiers (C) estimée en fonction de la température moyenne sur la période de reproduction (mars-août). La température est représentée par la courbe rouge et l'indice de productivité par les barres bleues.

4. Discussion

4.1. Structuration de la population

Dans la période d'étude, sur les 19 espèces de passereaux étudiées, une dizaine structurent la communauté du Vallon de Combeau comme prédit dans l'hypothèse (i). Cependant, les variables environnementales testées n'expliquent pas cette structuration.

Les populations et les communautés d'organismes sont influencées par une série de facteurs abiotiques (climat, nutriments, qualité et quantité de la ressource alimentaire, etc.) et biotiques (prédateurs, compétiteurs) et les espèces les composant peuvent y répondre de manière variée (Hunter & Price, 1992). La dynamique des communautés peut être influencée par des processus dits « bottom-up », telle que la disponibilité de la ressource alimentaire, ou par des processus dits « top-down » dépendants de la densité, tels que la prédation, les maladies ou la compétition (Hunter & Price, 1992 ; Pascual & Dunne, 2006). Il est possible que la structuration de la communauté d'oiseaux du Vallon de Combeau soit influencée par un modèle dit en « cascade ascendante », c'est-à-dire qu'elle soit impactée conjointement par des processus « bottom-up » et par des processus « top-down » (Hunter & Price, 1992).

4.1.a. Processus “bottom-up”

Premièrement, la structuration de la population du Vallon de Combeau peut s'expliquer par la disponibilité et l'abondance des ressources alimentaires. Par exemple, les granivores paraissent abondants les années où la production de fruits et de graines est favorisée par des conditions climatiques bénéfiques à la croissance végétale. Par ailleurs, la relation de coexistence entre le Merle noir et le Pinson des arbres (Fig. 2) pourrait s'expliquer par le fait qu'il s'agit de 2 espèces omnivores, capables de s'adapter à plusieurs ressources alimentaires. La qualité et la quantité des ressources alimentaires disponibles pendant la saison de reproduction des oiseaux sont d'une importance majeure pour le succès de la reproduction, et donc pour la dynamique des populations (Lindström, 1999). Il est possible que les généralistes soient favorisés par rapport aux spécialistes en cas de mauvaise année de fructification ou d'émergence des arthropodes (Marvier *et al.*, 2004). Les ressources alimentaires sont elles-mêmes influencées par de nombreux facteurs biotiques et abiotiques (les conditions environnementales, le pâturage, la disponibilité en nutriments, la qualité du sol, etc.) (Holmes & Schultz, 1988). Non loin de notre site d'étude, dans le massif de la Chartreuse, Corona et ses collaborateurs (2021) ont montrés que la croissance d'une population de Pins à crochets est influencée négativement par des précipitations basses et par

la hausse inhabituelle des températures sur les mois de mai et de juin. Les conditions environnementales et leurs variations interannuelles impactent la croissance, la composition et la structure de la végétation qui en est fortement modifiée. Cela influence d'une part la quantité et la qualité de la ressource alimentaire des oiseaux (fruits, graines, baies, bourgeons) et d'autre part l'exploitation et la disponibilité de l'habitat (développement foliaire, etc.) (Holmes & Schultz, 1988 ; Whelan, 2001 ; Jones *et al.*, 2003). Ainsi, les variables environnementales impactent de manière indirecte la structure de la communauté d'oiseaux à travers la variation de la physionomie de l'habitat (Rotenberry & Wiens, 1980).

Dans un second temps, bien qu'il soit réparti de manière hétérogène sur la zone d'étude, le pastoralisme peut avoir un impact sur la communauté (piétinements, couchades, pâturage). Le troupeau est constitué de 200 bovins, répartis sur une superficie de 350 hectares. Cela représente 0,6 Unité de Gros Bétail par hectare ce qui, sur des milieux peu productifs comme celui du Vallon de Combeau (sol calcaire et peu épais), peut avoir un impact direct considérable sur l'habitat et indirect sur la communauté d'oiseaux (Rolland, 2001 ; Scridel *et al.*, 2018). Le bétail et la pression de pâturage impactent fortement les caractéristiques et les communautés végétales (Bardgett & Wardle, 2003 ; Dainese *et al.*, 2015), la constitution et la chimie du sol, et les réseaux trophiques (Foster *et al.*, 2014 ; Daskin & Pringle, 2016 ; Chiffard *et al.*, 2023). Il influence notamment le remplacement et la succession des espèces végétales, et peut causer un retard ou une accélération de la succession végétale (Davidson, 1993 ; Bardgett & Wardle, 2003). Ces bovins réduisent également la diversité et l'abondance de l'entomofaune herbivores tout en favorisant une plus grande diversité et l'abondance de l'entomofaune coprophage à qui profite leurs fèces (Bardgett & Wardle, 2003 ; Myrsterud *et al.*, 2011). Cependant, cet effet est paradoxal, car le traitement antiparasitaire que les bovins subissent se retrouve dans leurs déjections et peut avoir des impacts néfastes sur certaines espèces de coprophages tels que les bousiers, qui jouent un rôle essentiel dans la dégradation rapide de ces fèces (Perrin, 2019). Les modifications de la structure de la végétation et des communautés l'entomofaune peuvent à leur tour affecter le régime alimentaire des oiseaux insectivores via les liens trophiques (Goosey *et al.*, 2019 ; Chiffard *et al.*, 2023). Ainsi, il est possible que le troupeau de bovins impacte la communauté végétale et la communauté d'entomofaune au Vallon de Combeau, et par conséquent influe indirectement sur la structure de la communauté d'oiseaux. Il serait intéressant de réaliser un suivi de l'impact du pastoralisme sur la structure de l'habitat au Vallon de Combeau et de mettre ces résultats en relation avec la dynamique de la population des oiseaux.

4.1.b. Processus “top-down”

Des phénomènes comme la compétition peuvent expliquer certaines relations retrouvées dans la communauté du Vallon de Combeau. Par exemple, le Venturon montagnard et le Chardonneret élégant ont une relation antagoniste (Fig. 2), ils sont tous les 2 granivores et pourraient entrer en compétition pour leurs ressources alimentaires (Issa & Muller, 2015). Concernant la relation antagoniste entre le Venturon montagnard et le Bec-croisé des sapins (Fig. 2), on peut faire l’hypothèse qu’il existe une concurrence pour l’habitat de reproduction, qui est dans les épicéas ou dans les Pins à crochets (Issa & Muller, 2015). Les Bec-croisé des sapins ont une reproduction qui dépend de l’état de maturité des graines de conifères et leur reproduction peut alors se dérouler à tout moment dans l’année à partir du moment où la ressource est présente et en quantité suffisante (Hahn, 1998). Ils ont des comportements erratiques avec une migration partielle et de grands mouvements de population. Leur abondance varie fortement, et lorsqu’elle est importante sur la zone d’étude cela peut influencer sur la présence du Venturon montagnard via la disponibilité en habitat de reproduction. Il en va de même pour la relation antagoniste de la Fauvette babillarde avec la Mésange huppée et le Roitelet triple-bandeau (Fig. 2). La première étant essentiellement insectivore, elle entre sûrement en compétition pour l’utilisation de ressources alimentaires avec les 2 autres espèces qui sont elles aussi insectivores (Issa & Muller, 2015). Cependant la Mésange huppée et le Roitelet triple-bandeau ne semblent pas être en compétition malgré l’utilisation de la même ressource. D’autres processus peuvent expliquer les relations inter-espèces (prédation, maladie, etc.) mais il est difficile de tous les identifier et les quantifier.

Ainsi, la structure de la communauté est expliquée en partie par la disponibilité et la diversité de la ressource alimentaire et de l’habitat de nidification, ainsi que par les relations interspécifiques pour l’accès à ces ressources. Il est très probable qu’un ensemble d’autres facteurs influent sur cette structuration (maladies, prédation, etc.) mais il est difficile de les quantifier sur la communauté du Vallon de Combeau actuellement. Il serait pertinent de réaliser un suivi de la végétation pour connaître sa structure et son évolution ainsi que pour évaluer l’impact du pâturage, tel que la réalisé Chiffard et ses collaborateurs (2023). Ces suivis permettront de mieux comprendre les dynamiques en jeu présentent entre les différentes strates trophiques et relier la structure de l’habitat et la structure de la communauté d’oiseaux. Il est particulièrement important de mesurer les processus “bottom-up”, car la force et le nombre de liens trophiques dans les parties inférieures du réseau peuvent déterminer la résilience des espèces aux changements environnementaux et climatiques des niveaux trophiques supérieurs (Both *et al.*, 2009).

4.2. Dynamique de la population globale

Sur la période d'étude, la population globale a une dynamique qui varie dans le temps, contrairement à ce qui est prédit dans l'hypothèse (iii). Cependant, les variables environnementales testées impactent la dynamique de la population, comme prédit dans l'hypothèse (iv).

4.2.1 Variation de l'indice d'abondance à travers le temps

L'indice d'abondance est stable dans le temps sauf pour l'année 2006 (16 individus) et 2021 (51 individus), qui sont différentes l'une de l'autre (Fig. 3). La population du Vallon de Combeau diffère des tendances européennes et métropolitaines observées : Lehtikainen et ses collaborateurs (2014) ont mis en évidence une diminution de 7 % de l'abondance des populations d'oiseaux de montagne en Europe entre 2002 et 2014. De même qu'une diminution moyenne de 6,6 % des populations d'oiseaux communs en France est observée entre 2004 et 2018 (Gellé, 2019). Ce déclin est expliqué par un ensemble de processus tels que la modification de l'utilisation des terres, le changement climatique (Travis, 2003) ainsi que la perte, la fragmentation et la dégradation des habitats (Fahrig, 2003). La stabilité de notre communauté peut être attribuée en partie à la mise en place de la réserve naturelle à partir de 1985. En effet, l'abondance des espèces et la diversité des assemblages spécifiques sont plus élevées au sein des aires protégées, une augmentation de 12,5 % des effectifs entre 2004 et 2018 des populations d'oiseaux dans ces sites protégés est observée en France (Coetzee *et al.*, 2014, Gellé, 2019). Les aires protégées parviennent à sauvegarder la biodiversité contre l'appauvrissement des habitats (Andam *et al.*, 2008), la colonisation des espèces exotiques envahissantes et de l'exploitation humaine (Gaston *et al.*, 2008) via l'application de mesures de gestion et de protection.

Par ailleurs, les variables environnementales sélectionnées n'influencent pas l'indice d'abondance et ne permettent pas d'expliquer la différence observée en 2006 et en 2021. Il est montré dans la bibliographie que les variables environnementales, telles que la température locale, ont des effets indirects sur les populations via une influence sur la structure végétale. Celle-ci va par la suite impacter la population d'oiseaux via les relations trophiques (Ceresa *et al.*, 2021). De plus, les conditions météorologiques ont tendance à influencer plus directement le taux de survie et le succès de la reproduction (Leech & Crick, 2007). C'est donc au niveau de ces deux variables qu'il faut rechercher les influences des variables environnementales.

4.2.2 Variation de l'indice de survie locale à travers le temps

L'indice de survie locale des adultes, et donc le taux de recapture, ne varie pas dans le temps, cependant, il est impacté par les variables environnementales. Il faut noter que cet indice est très bas sur l'ensemble des années. La survie locale des juvéniles est nulle : aucun juvénile n'est recapturé. Cet indice est la résultante de (i) la survie interannuelle et (ii) de la fidélité des individus au site de reproduction ou au site de naissance, dite philopatrie.

Premièrement, on s'intéresse à la survie interannuelle des oiseaux. Celle-ci dépend d'un ensemble de facteurs : les conditions météorologiques sur le site de reproduction et d'hivernage, les interactions interspécifiques, les effets opposés des conditions météorologiques au cours des différentes saisons et les conditions de vie sur le site d'hivernage (Robinson, 2007 ; Salewski *et al.*, 2013 ; Halupka, 2017). Il est difficile d'évaluer l'influence de chaque facteur sur l'indice de survie locale de la population du Vallon de Combeau, car elle comprend des espèces à la biologie différente (migratrice longue transsaharienne, migratrice courte, espèce à comportement erratique, etc.). Cependant, il y a une relation négative entre l'augmentation de la température et de la durée de la couverture neigeuse sur l'indice de survie (Fig. 6). On note que les années 2010 et 2014 ont un indice de survie locale particulièrement bas et font partie des années avec une durée de la couverture neigeuse dès plus longues. Les températures élevées peuvent impacter la physiologie des oiseaux. Les oisillons ont de faibles capacités de thermorégulation, car leur plumage n'est pas encore complètement développé. Certaines études ont montré que chez les oisillons la hausse des températures impliquait une réduction de la masse corporelle et de la taille des tarses ainsi que des taux de croissance quotidiens réduits (Bourne *et al.*, 2020). Les taux de ravitaillement par les adultes sont également moins fréquents (Bourne *et al.*, 2021). Chez certaines espèces, la survie après l'envol augmente avec la masse, et diminue avec l'augmentation des températures. Ainsi, des températures trop hautes impactent négativement la survie des juvéniles (Greño *et al.*, 2008). La probabilité de survie est réduite après une année où les températures sont particulièrement élevées. Chez les adultes, des températures trop élevées lors de la période de reproduction sont associées à des dépenses énergétiques journalières plus élevées, une lutte contre l'hyperthermie et une diminution de l'accumulation de graisses qui est essentielle, notamment chez les espèces migratrices (Metcalf & Furnes, 1984 ; Van de Ven *et al.*, 2019). Cela peut influencer la survie jusqu'à l'année suivante. Le développement optimal des oiseaux nécessite une plage thermique adéquate, en dehors de laquelle les températures peuvent altérer leur physiologie et leur survie (Bourne *et al.*, 2021). De plus, une durée prolongée de la couverture neigeuse impacte l'accès à la ressource alimentaire, qui reste enfouie sous la neige ou qui émerge plus tardivement dans la

saison (Ghislain, 2017 ; Scridel *et al.*, 2018). Cela peut retarder le début de la reproduction des espèces non-spécialistes subalpines (Resano-Mayor *et al.*, 2019). Cependant, l'importance des variables environnementales sur l'indice de survie n'est pas encore claire, car elle semble varier selon les espèces, les populations, les saisons et les périodes de l'année (Scridel *et al.*, 2018).

Secondement, on s'intéresse à la philopatrie au site de reproduction et la philopatrie natale. Le taux de retour des adultes, et donc de survie locale, du Vallon de Combeau est très bas pour un suivi STOC-capture. Le taux de retour interannuel moyen sur l'ensemble des sites terrestres de STOC-Capture en France est de 5 à 10%, tandis que celui du Vallon de Combeau est de 0,2% (CRBPO, 2023b). De nombreuses espèces de passereaux font preuve d'une grande fidélité à leur site de reproduction (Weatherhead & Forbes, 1994), ce qui est contradictoire avec notre résultat. Outre l'avantage de la connaissance locale, qui permet aux oiseaux d'exploiter au mieux les ressources de la région et de défendre avec succès leurs territoires contre les concurrents, les populations tendent à s'adapter, au fil des générations, par le biais de la sélection naturelle, aux conditions qui prévalent dans leur région (Greenwood & Harvey, 1982). Un taux aussi bas peut refléter un phénomène d'individus transients présents dans la population. Ces individus sont en transit dans la population suivie, ils sont capturés une fois et ont une très faible chance d'être à nouveau recapturés, car ils ne se reproduisent pas sur ce site (Hines *et al.*, 2003). Ces individus ne font pas partie de la population étudiée, et sont susceptibles de biaiser négativement les estimations de survie. Ce problème de transience est commun dans les données de baguage de passereaux (Buckland & Baillie, 1987 ; Pradel *et al.*, 1997). Ces individus transients peuvent avoir plusieurs origines selon les espèces ou les populations : (i) des individus encore en migration réalisant une halte sur le site suivi, (ii) des résidents voisins du site suivi effectuant une visite occasionnelle, avant d'établir leur territoire, ou en dispersion post-nuptiale, ou (iii) des individus non-reproducteurs/en échec de reproduction (Clavel *et al.*, 2008). Ainsi la survie locale de la population est probablement plus élevée que celle prédite. Il serait nécessaire de réaliser des études plus approfondies sur le taux de survie réelle, qui prend en compte la probabilité de survie et la probabilité de recapture, permettant de pallier les biais liés à la transience dans la population.

Les valeurs du taux de retour des juvéniles sont cohérentes avec la notion de philopatrie natale chez les passereaux, qui est dans la plupart des cas nettement inférieure à la fidélité au site des adultes, surtout chez les espèces migratrices (Weatherhead & Forbes, 1994). En général, les juvéniles se dispersent hors de leur lieu de naissance (Berthold, 2001). Ces mouvements de dispersion post-natale présentent plusieurs avantages, tels que l'évitement de la concurrence

intraspécifique, la réduction de la consanguinité, l'exploration et la colonisation d'autres zones de reproduction favorables (Berthold, 2001 ; Greenwood & Harvey, 1982). De plus, la mortalité chez les juvéniles est relativement haute chez les passereaux (77%), ce qui diminue considérablement la proportion de juvéniles qui pourraient revenir sur le site l'année d'après (Cox *et al.*, 2014)

Malgré un taux de survie très bas, l'abondance de la population est stable. Cela implique un apport d'individus externes dans la population (Kendall & Pollock, 1992). Cette population est dite « ouverte », il y a des flux d'individus entrant (recrutement et naissance) et des flux d'individus sortant (mort et émigration) (Kendall & Bjorkland, 2001) : 96% des individus capturés sur le site d'étude font partie du recrutement. Ces nouveaux individus peuvent être nés dans la même population (recrutement local) ou dans d'autres populations (recrutement non local ou immigration). Le recrutement joue un rôle majeur dans la dynamique et la croissance des populations et des métapopulations (Hanski & Gilpin, 1997), ainsi que dans la population du Vallon de Combeau.

4.2.3 Variation de l'indice de productivité à travers le temps

L'indice de productivité varie dans le temps (Fig. 7). Cet indice intègre les effets des conditions environnementales sur la reproduction et la survie jusqu'à l'envol, renseignant ainsi sur la qualité de l'habitat. Il est impacté positivement par la température moyenne sur la période de reproduction pour la population suivie (Fig. 8 & Fig. 9).

Les températures plus fraîches au début de la période de reproduction peuvent retarder davantage la nidification en raison de l'émergence plus tardive des insectes (Marshall *et al.*, 2002 ; Julliard *et al.*, 2004) ou de la réduction de la couverture foliaire pour dissimuler les nids (Briskie, 1995). La relation positive entre la productivité et la température pour la population du Vallon de Combeau est cohérente avec les rapports à plus grande échelle (Saracco *et al.*, 2019 ; DeSante & Saracco, 2021). Les températures douces de l'hiver et du printemps peuvent faciliter la survie hivernale des insectes et donc des proies, ainsi produire des ressources abondantes pour les oiseaux en début de saison (Bale *et al.*, 2002). Ce phénomène, à son tour, a probablement des effets positifs sur le succès de la nidification. Bien qu'il existe une relation globale positive entre la productivité et la température, les réponses mitigées de la distribution des espèces au réchauffement climatique indiquent que la démographie et la dynamique des populations sous un régime climatique plus chaud et plus sec peuvent être complexes (Rapacciuolo *et al.*, 2014).

La dynamique de la population varie dans le temps. Cela s'explique en partie par la température moyenne et la durée de la couverture neigeuse qui impactent les indices de manière différente. Des températures relativement chaudes vont favoriser la productivité, mais elles ne doivent pas trop être élevées, car cela en deviendrait néfaste pour la survie des oiseaux. De plus, l'apport d'individus externes est essentiel au maintien de la population.

4.3. Dynamique populationnelle par groupe de spécialiste d'habitat

La dynamique des différents groupes est stable dans le temps, contrairement à ce qui est prédit dans l'hypothèse (v). Cependant, les variables environnementales testées impactent la dynamique de la population.

4.3.1 Dynamique temporelle des espèces par groupe d'habitat

Le groupe des Bâtis est composé de 4 espèces (Verdier d'Europe, le Chardonneret élégant, le Rougequeue à front blanc et le Serin cini) qui sont relativement flexibles quant à leur habitat. Ce ne sont pas des spécialistes stricts des milieux bâtis (Issa & Muller, 2015). Elles ont toutes les quatre une préférence pour un habitat arboré semi-ouvert, ce qui est le contexte du Vallon de Combeau avec l'habitat du pré-bois alpin. Il se peut que ces espèces trouvent un habitat suffisamment accueillant (ressource alimentaire et disponibilité de sites de reproduction) pour venir se reproduire sur le site. De plus, une bergerie est présente à 135 mètres des premiers filets. Le troupeau de bovins y est présent tous les jours et des infrastructures y sont retrouvées avec stockage de sel et de foin. On peut émettre l'hypothèse que ces infrastructures influent très probablement sur la présence de ces espèces anthropophiles, que l'on retrouve visuellement en grand nombre sur cette zone de bergerie.

Les spécialistes comme les généralistes se maintiennent à travers le temps et ont une dynamique stable en partie car ils se trouvent dans un environnement peu dégradé. Le constat a été fait que les communautés sont de plus en plus composées d'espèces généralistes. Cela s'inscrit dans un processus d'homogénéisation global des espèces en réponse aux changements globaux (McKinney & Lockwood, 1999 ; Olden & Poff, 2004). Cette homogénéisation s'explique par les perturbations écologiques, l'altération et la destruction de l'habitat qui défavorisent les espèces spécialistes et favorisent les espèces avec une flexibilité écologique plus élevée (Julliard *et al.*, 2006). La zone protégée du Vallon de Combeau est en bon état de conservation (peu d'impact néfaste de l'humain sur l'habitat hormis le pastoralisme) avec des systèmes relativement stables. Il est possible que les différents groupes (Bâtis, Forestiers et Généralistes) soient donc à l'équilibre dans leur habitat de prédilection respectif.

4.3.2. Impact des variables environnementales

4.2.2.a. Indice d'abondance

L'indice d'abondance du groupe des Bâtis est impacté négativement par l'augmentation de la moyenne des températures sur la période de reproduction et par le cumul des précipitations sous forme de pluie (Fig. 4 & Fig. 5). Cela paraît contre intuitif car les spécialistes de l'habitat bâti sont généralement soumis à des températures plus élevées dans les zones urbaines (Issa & Muller, 2015). Cependant, nous pouvons émettre l'hypothèse que l'habitat naturel du Vallon de Combeau offre moins de refuges efficaces face aux fortes précipitations par rapport aux zones anthropisées. Ainsi, ces espèces seraient moins protégées et résistantes face à ces conditions climatiques, notamment lors de printemps pluvieux ou un nombre conséquent d'orages estivaux. Cela serait intéressant d'étudier la cause de l'impact de la température et les précipitations sur ces oiseaux, car très peu de bibliographies existent à ce jour sur ce sujet.

4.2.2.b. Indice de productivité

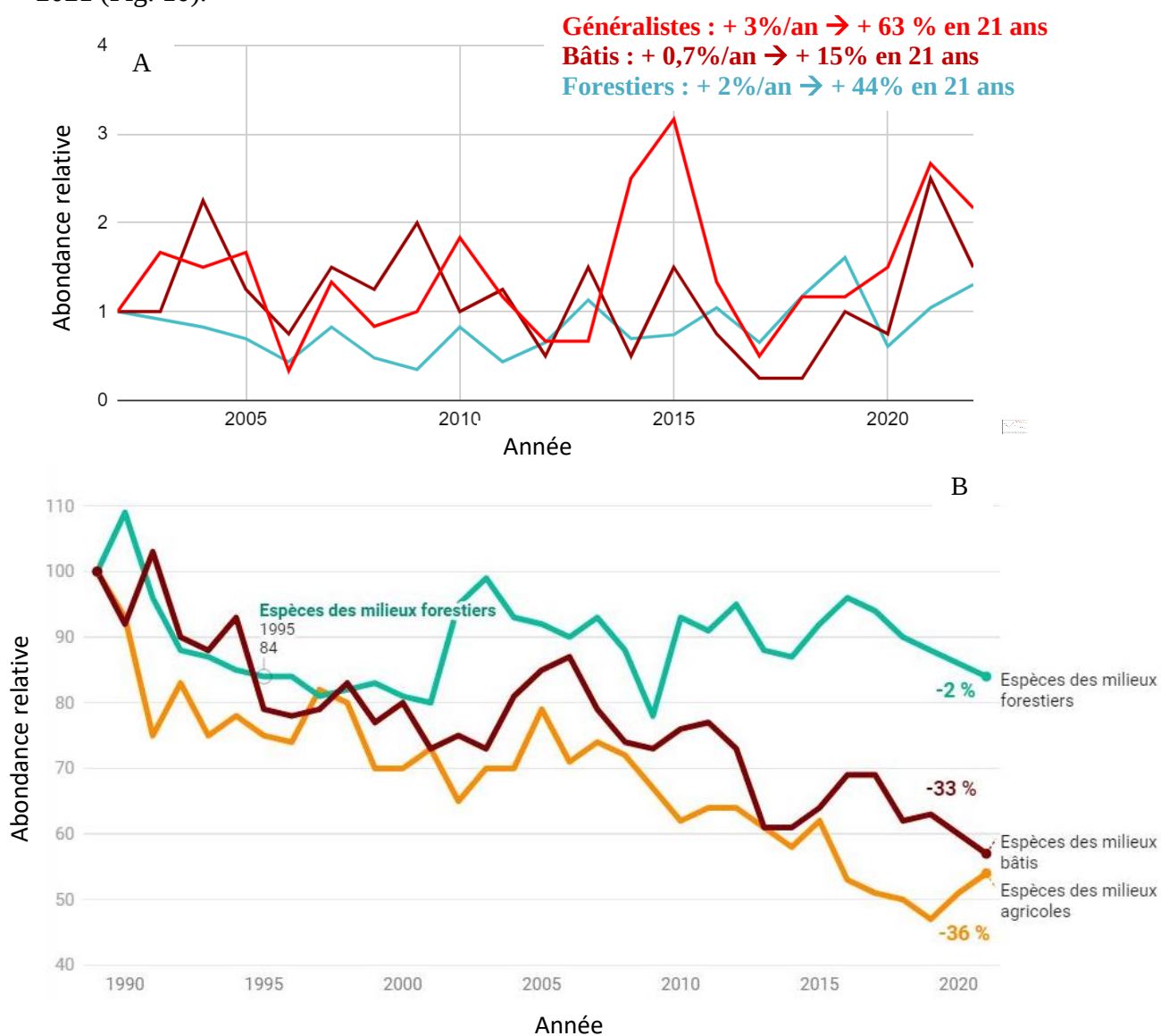
L'indice de productivité du groupe des Généralistes et des Forestiers est impacté positivement par la température (Fig. 8 & Fig. 9). Parmi ces groupes, seulement 4 espèces sur 37 sont spécialistes des milieux d'altitude (Venturon montagnard, Fauvette babillarde, Bec-croisé des sapins et Merle à plastron). Le reste des espèces ont une distribution plus large, ce qui peut suggérer que notre zone d'étude est probablement plus froide que l'optimum thermique de ces espèces (Ceresa *et al.*, 2021). Ainsi, elles seraient favorisées par l'augmentation des températures. Il serait intéressant d'isoler les espèces spécialistes d'altitude dans les analyses afin d'étudier leur dynamique face à ce réchauffement.

Contrairement à la dynamique de la population globale, la dynamique de chaque groupe est stable dans le temps. Certains groupes sont plus impactés que d'autres par les variables environnementales. Des différences existent entre la population globale et les groupes de spécialistes d'habitat quant à la variation des indices et l'impact des variables environnementales. Cela peut s'expliquer en partie par le fait que les indices sont sensibles aux effets d'échelle, c'est-à-dire qu'ils ne se comportent pas de la même manière si on les utilise à une échelle globale (population) ou à une échelle réduite (groupe d'habitats) (Lorrillière & Gonzalez, 2016). De plus, certains groupes peuvent être plus sensibles que d'autres à certaines variables environnementales dues à leurs caractéristiques écologiques (optimum, thermique, optimum en ressource alimentaire, etc.).

4.4. Comparaison de l'indice d'abondance des groupes d'espèces avec les tendances nationales

La tendance de l'indice d'abondance des groupes d'espèces spécialistes d'habitat du Vallon de Combeau est différente des tendances nationales, ce qui va à l'inverse de ce qui est prédit dans l'hypothèse (vii).

Les tendances nationales sont de -2 % pour les espèces des milieux forestiers, - 33 % pour les espèces des milieux bâtis, - 36 % pour celles des milieux agricoles et +19 % pour les généralistes, et ce calculé à partir d'une régression linéaire sur la période 1989-2021 (Fig. X) (Fontaine *et al.*, 2021). A l'inverse, la dynamique de la population du Vallon de Combeau est stable dans le temps, avec une tendance à la hausse de +60% pour les généralistes, + 40 % pour les espèces des milieux forestiers, +15% pour les espèces des milieux bâtis sur la période 2002-2021 (Fig. 10).



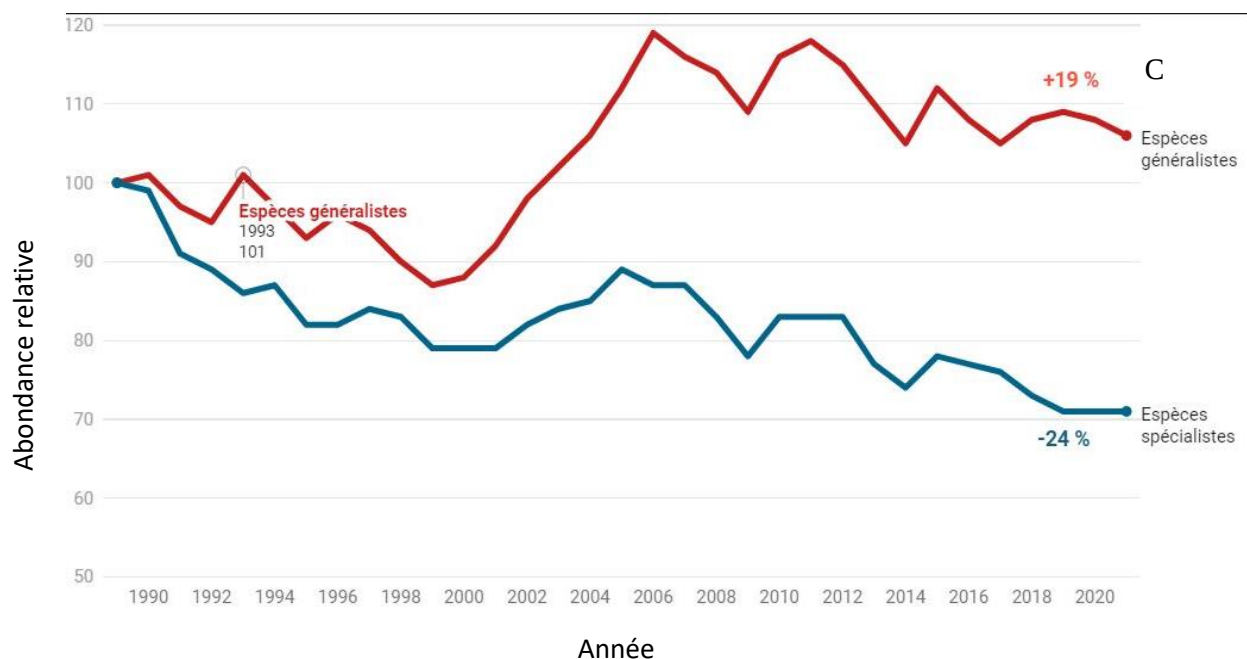


Figure 10. Variations de l'abondance relative des groupes spécialistes (A) du Vallon de Combeau entre 2002 et 2021 et (B, C) nationaux entre 1989 et 2021 (Fontaine *et al.*, 2021).

Il existe donc une tendance à la hausse des espèces de ces différents groupes dans la population étudiée. Cela va dans le sens de Gellé (2019) qui a démontré que sur la période de 2004 à 2018 dans les Réserves Nationales de France (RNF) on retrouvait des tendances à la hausse par rapport aux tendances hors RNF. Ainsi le déclin des espèces est minimisé dans les réserves et ce pour l'ensemble des groupes d'habitat nationaux.

Il est important de nuancer la dynamique de croissance et la tendance.

Une dynamique de croissance indique une différence significative positive de l'indice d'abondance entre années, elle prend en compte les variations interannuelles. La technique prend les années une à une et les compare. Une tendance va lisser ces variations interannuelles pour montrer une évolution globale sur la période d'étude. Comme notre indice d'abondance varie fortement d'une année sur l'autre, il n'est pas possible de dire que la population d'oiseaux a une dynamique de croissance significative à travers le temps. Cependant sa tendance générale est à la hausse une fois les variations interannuelles lissées.

4.5. Ebauche d'études à poursuivre

4.5.1. Les spécialistes d'altitude :

Quatre espèces spécialistes d'altitude sont retrouvées dans la population du Vallon de Combeau (Venturon montagnard, Fauvette babillarde, Bec-croisé des sapins et Merle à plastron). Nous nous intéressons à leur dynamique et à leur évolution dans le temps en tant que groupe de spécialiste de l'habitat d'altitude.

Les indices populationnels de ce groupe ne varient pas significativement dans le temps ($P > 0,05$).

Tableau 4. Importance relative (w) des variables environnementales sélectionnées dans les modèles synthétiques expliquant les relations avec les différents indices populationnels du groupe des spécialistes d'altitude.

Variables explicatives /Groupes	Indice d'abondance	Indice de survie locale	Indice de productivité
Température	w = 0,18		w = 0,35
Cumul des précipitations sous forme de neige	w = 0,23		w = 0,12
Cumul des précipitations sous forme de pluie		w = 0,174	w = 0,23
Durée de la couverture neigeuse	w = 0,16	w = 0,187	w = 0,11
Dernier jour de précipitation neigeuse de l'année		w = 0,178	

Les variables environnementales sélectionnées n'influent pas sur les différents indices populationnels du groupe des spécialistes d'altitude (Tab. 4).

L'indice d'abondance du groupe ne varie pas dans le temps. Cependant, on remarque une tendance à la hausse de l'indice d'abondance pour le Venturon montagnard et de la Fauvette babillarde contre un indice d'abondance à la baisse pour le Merle à plastron et le Bec-croisé des sapins (Fig. X). Il se peut qu'au sein d'un même groupe, les indices populationnels des différentes espèces varient dans des sens opposés, se compensant alors une fois réunis dans un seul et même groupe. L'indice d'abondance à la hausse du Venturon montagnard peut compenser le déclin du Merle à plastron, donnant ainsi un indice d'abondance significativement stable (Fig. 11 & Fig. 12). Aussi, le Venturon montagnard est en plus grand nombre (231 individus) que les autres espèces (195 individus cumulés sur les 3 autres espèces) et son poids tire l'indice d'abondance vers le haut (Fig. 11 & Fig. 12).

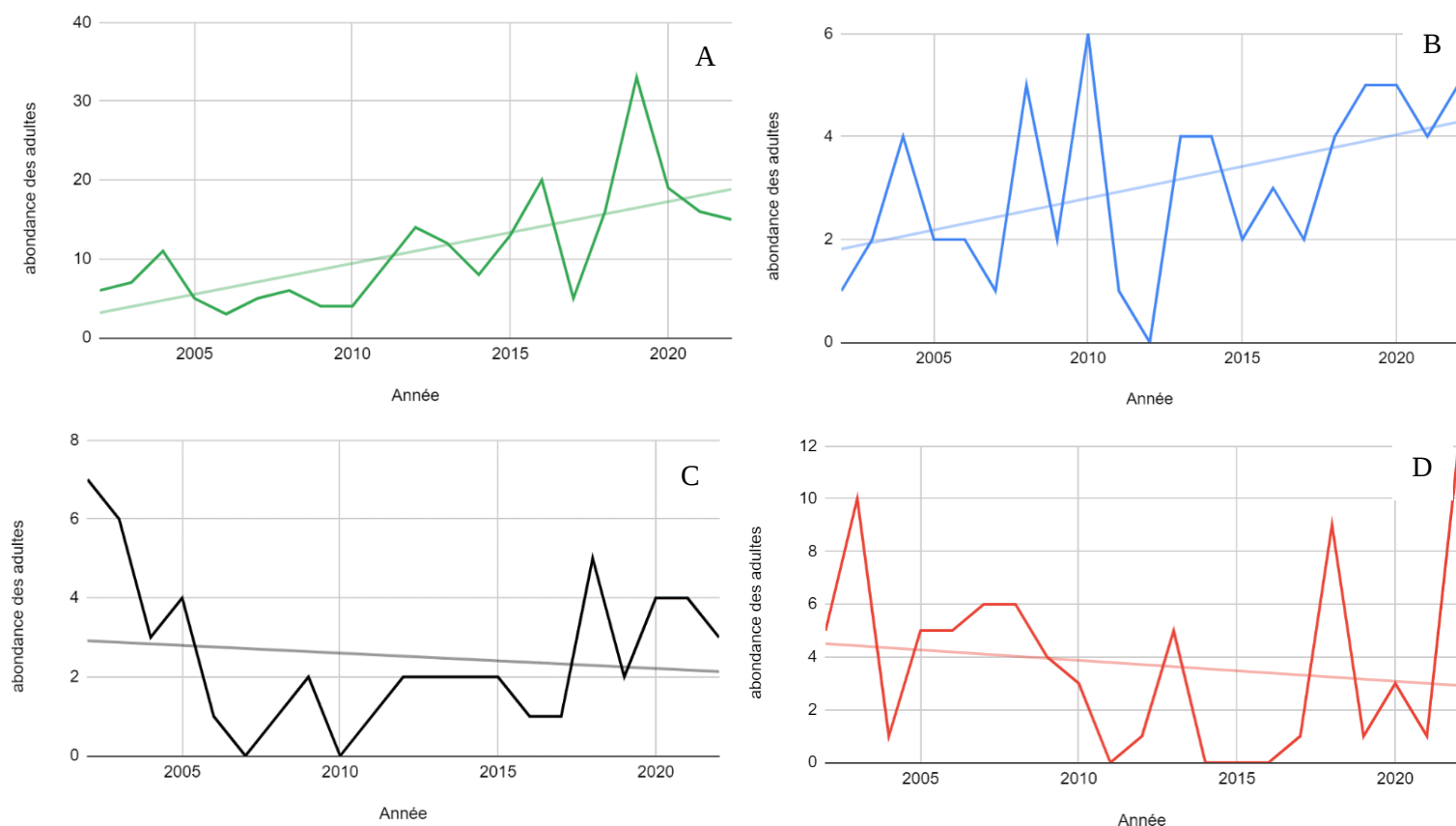


Figure 11. Evolution temporelle de l'abondance des adultes du (A) Venturon montagnard, (B) de la Fauvette babillarde, (C) du Merle à plastron et (D) du Bec-croisé des sapins.

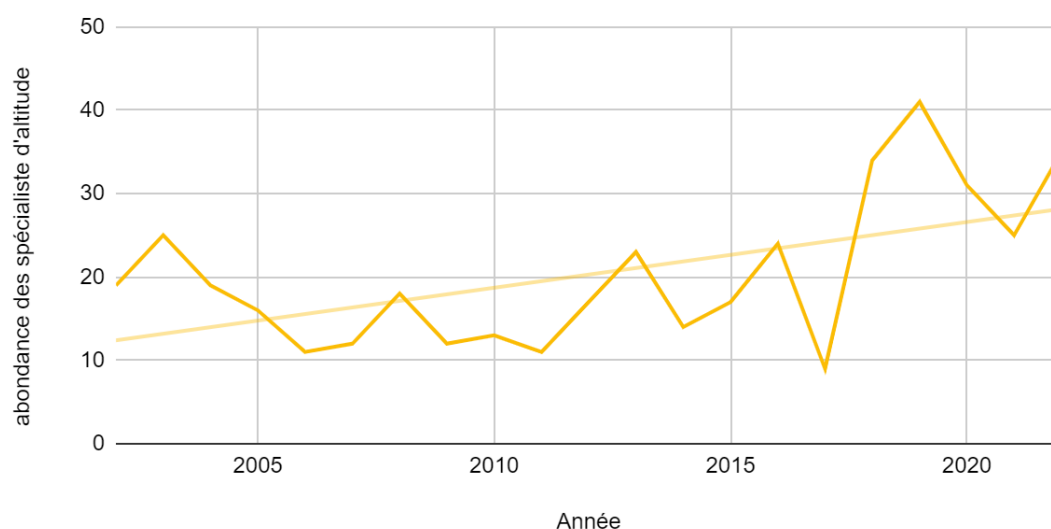


Figure 12. Évolution temporelle de l'abondance des adultes des spécialistes d'altitudes.

Il est donc important de nuancer les résultats. Le Venturon montagnard semble être de plus en plus présent dans les filets alors que le Merle à plastron est de moins en moins présent. Cela corrobore avec les résultats de Barras et ses collaborateurs (2021) qui ont montré le déclin de la population de Merle à plastron du Vercors. Cela s'expliquerait en partie par le fait que cette population se trouve en limite d'aire de répartition géographique. De plus, ils ont montré l'impact positif du cumul de précipitation sous forme de pluie sur la productivité du Merle à plastron. A l'inverse, nos résultats ne montrent pas

cette relation. Il est possible que les quatre espèces aient des réactions différentes face aux variables environnementales. Il est possible que les précipitations impactent positivement l'indice de productivité des Merles à plastron mais négativement celui d'une autre espèce. Les effets en seraient donc annulés et le résultat serait non significatif. De ce fait, il serait intéressant d'étudier la dynamique de ces espèces patrimoniales séparément (abondance réelle, survie apparente, taux de croissance de l'espèce, etc.), ainsi que l'impact des variables climatiques sur cette dynamique. Le suivi de ces espèces est primordial, en particulier dans un monde changeant où les espèces d'altitude voient leur productivité diminuer ou stagner face aux variations environnementales, tandis que les espèces moins spécialisées voient leur productivité augmenter en altitude (J. Chiffard, communication personnelle, 25 juillet 2023).

4.5.2. Évolution de l'abondance des espèces par groupes altitudinaux

Une des conséquences du changement climatique est la remontée altitudinale d'un certain nombre d'espèces qui voient leur niche écologique remonter en altitude (Vitasse *et al.*, 2021). Ce phénomène a déjà été observé au sein de populations d'oiseaux de montagne (Zamora & Barea-Azcón, 2015). Nous nous demandons s'il est possible d'observer ce phénomène dans la population de Combeau. Pour étudier la répartition altitudinale et la potentielle remontée de ces espèces en altitude, nous regroupons les espèces par groupe en fonction de leur répartition altitudinale et étudions l'évolution de leur abondance (Collinéen, Montagnard et Subalpin) (Tab.5).

Tableau 5. Distribution des espèces d'oiseaux capturés à Combeau en fonction de l'amplitude altitudinale qu'ils occupent (référence pour la Vanoise : Lebreton & Martinot, 1998).

Collinéen (790-1000 mètres)	Montagnard (1000-1400 mètres)	Subalpin (1400-2000 mètres)
Alouette lulu	Bruant jaune	Accenteur mouchet
Chardonneret	Grive musicienne	Bec-croisé des sapins
Epervier d'Europe	Linotte mélodieuse	Bouvreuil pivoine
Fauvette à tête noire	Pinson des arbres	Fauvette babillarde
Merle noir	Pipit des arbres	Grimpereau des bois
Mésange charbonnière	Pouillot véloce	Grive draine
Pouillot de Bonelli	Roitelet triple bandeau	Merle à plastron
Serin cini	Rougegorge familier	Mésange huppée
Sitelle torchepot	Rougequeue à front blanc	Mésange noire
Verdier d'Europe	Torcol fourmilier	Pic épeiche
		Rougequeue noir
		Tarin des aulnes
		Traquet motteux
		Venturon montagnard

Sur les 21 ans de suivis, l'abondance des espèces pour chaque groupe ne varie pas de manière significative ($P > 0,05$). L'abondance du groupe Collinéen, Montagnard et Subalpin ne varie pas dans le temps, il ne semble donc pas avoir de phénomène de remontée altitudinale des espèces sur le Vallon de Combeau. Cependant il existe un phénomène de dette climatique, qui est le retard accumulé dans la réponse d'une espèce à un changement de température, imputable à l'incapacité de l'espèce à suivre le

changement climatique (Devictor *et al.*, 2012). Devictor et ses collaborateurs (2012) ont montré que les oiseaux ne suivent pas les changements globaux et accumulent ainsi une dette climatique. Leur réponse aux changements climatiques est alors retardée et le phénomène de remontée en altitude peut être également retardé. Il est possible que la population de Combeau connaisse une telle dette climatique, il est donc important de suivre cette population de près afin de déceler ce phénomène. Cependant, dans la plupart des études, le suivi de la remontée des espèces en altitude est réalisé en suivant plusieurs sites. Il serait intéressant de mettre en place un tel protocole, comme celui mis en œuvre par Saracco et ses collaborateurs (2019).

4.6. Cas particulier du site de la Molière

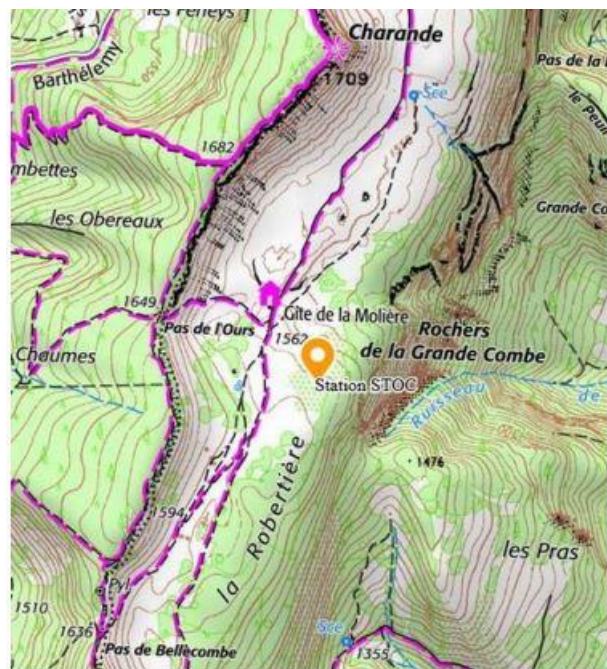


Figure 13. Localisation de la station de STOC-capture sur le site de la Molière.

L'Espace Naturel Sensible de la Molière est un site qui fait l'objet d'un suivi STOC-capture depuis 2020. Ce site se trouve au Nord du Massif du Vercors, dans le département de l'Isère. La station de capture se trouve à 1570 mètres d'altitude, et couvre une surface de 3 hectares (Fig. 13).

Seize filets sont répartis sur cette zone et les sessions se trouvent aux mêmes dates que celle de Combeau. Le même protocole y est appliqué. Les données de 2023 n'ont pas pu être exploitées lors la rédaction de ce document car n'ont pas encore été vérifiées par le CRBPO.

1. Suivi de la dynamique populationnelle

Les 3 années de suivis n'ont pas permis de réaliser des tests statistiques suffisamment robustes pour en déduire des résultats quant à la dynamique et la structuration de la population de la Molière. Le jeu de donnée sur 3 années et 1 seul site ne permet pas d'étudier la dynamique de la population de manière détaillé (Tab. 6).

Tableau 6. Indices populationnels de la communauté d'oiseaux du site de la Molière sur 3 sessions de baguages et sur les adultes.

Année	Indice d'abondance	Indice de survie locale	Indice de productivité
2020	41		1,22
2021	69	0,07	0,62
2022	44	0,09	0,95

2. Changement du cortège pour l'année 2021

L'année 2021 est une année particulière, avec un cortège d'espèces bien différentes des années 2020, 2022 et, à priori, 2023. Cela pourrait s'expliquer en partie par le fait qu'en 2021 les conditions météorologiques étaient froides et humides tout le long de la période de reproduction. Cela aurait pu impacter la reproduction et la survie de certaines espèces. De plus, l'indice d'abondance est particulièrement élevé cette année-là, nous remarquons qu'il en va de même pour l'indice d'abondance du site de Combeau (Tab. 7). Cette abondance élevée peut s'expliquer par des mouvements plus tardifs dans la journée. Lors des étés chauds, on remarque que les oiseaux ont une activité qui s'arrête tôt dans la journée et le nombre d'individus capturés décroît rapidement à partir de 9h du matin. Les sessions/années où les conditions météorologiques sont fraîches et humides, les individus sont capturés jusqu'à bien plus tard dans la journée. Il se peut que les indices d'abondance élevés retrouvés en 2021 sur la Molière et Combeau s'expliquent par les conditions humides et fraîches retrouvées sur toute la saison de reproduction cette année-là. Il serait intéressant d'étudier le taux de capture en fonction des heures et de les mettre en lien avec les conditions environnementales.

3. Evolution de l'abondance de la population globale et des groupes de spécialistes dans le temps

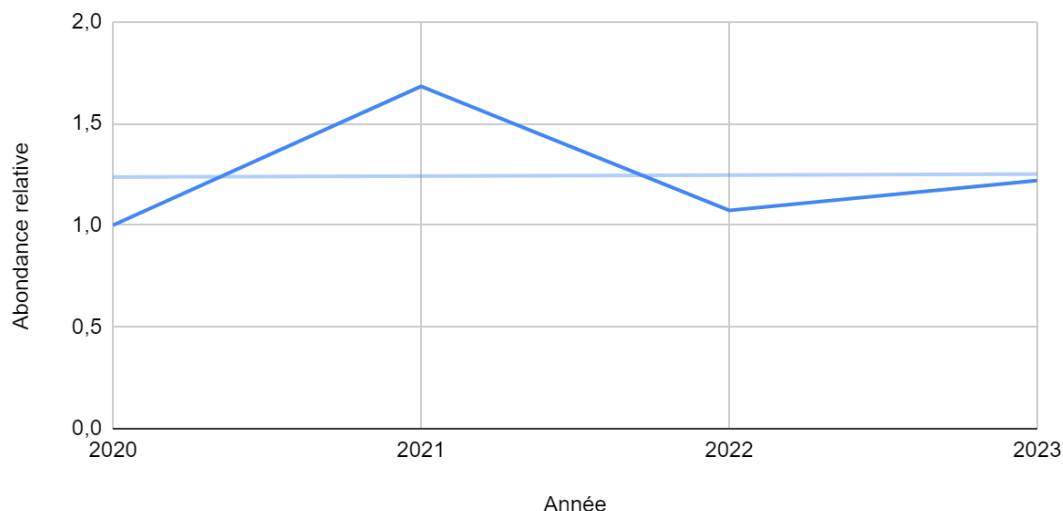


Figure 14. Evolution temporelle de l'abondance relative de la communauté de la Molière.

L'abondance relative de la population globale de la Molière est visuellement stable dans le temps (Fig. 14), malgré une variation interannuelle particulièrement forte en 2021. Une tendance ne représente pas forcément la dynamique de la population. C'est pourquoi il est important de réaliser des tests statistiques afin d'évaluer la véritable dynamique de la population.

Seuls les groupes des Forestiers et des Généralistes sont bien représentés, seulement une espèce appartient au groupe des Bâtis et 1 espèce au groupe des Agricoles.

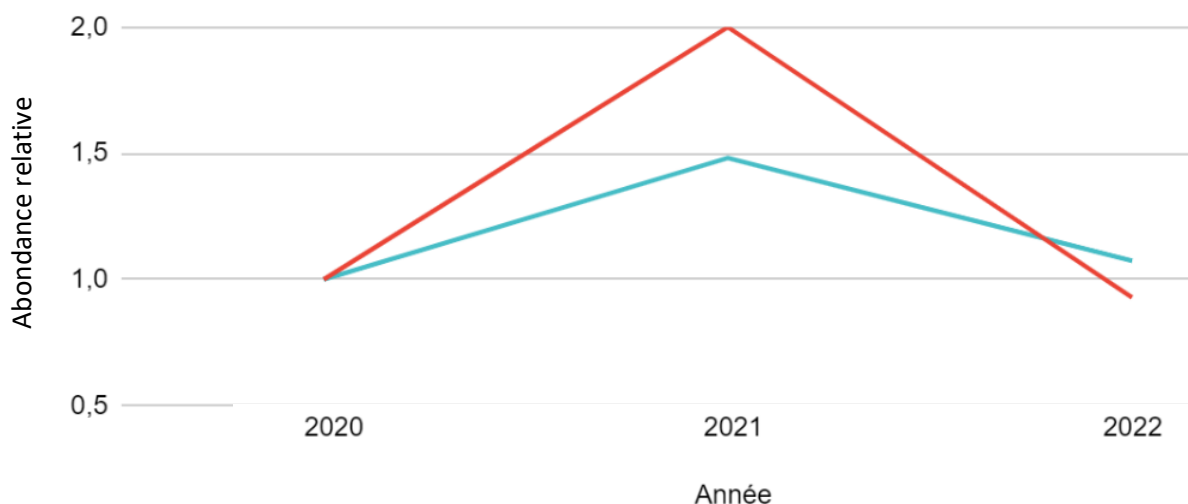


Figure 15. Evolution temporelle de l'abondance relative des espèces par groupe de spécialistes de l'habitat sur le site de la Molière.

L'abondance relative des 2 groupes suit une même évolution (Fig. 15), qui est également celle de la population globale. Hormis l'année 2021, cet indice est relativement stable. Il en va de même que pour la population globale, des analyses statistiques sont nécessaires pour évaluer la dynamique de la population une fois que la base de données sera plus conséquente.

4. Comparaison avec du site de la Molière et du site de Combeau

Bien que les deux stations de STOC abritent des habitats différents, elles sont toutes les deux dans un contexte d'altitude, dans le même massif. Il est donc possible de les comparer entre elles (Tab. 7).

Tableau 7. Indices populationnels de la communauté d'oiseaux du site de la Molière et du site de Combeau sur 3 sessions de baguages et sur les adultes.

Année	Indice d'abondance Molière	Indice de survie locale Molière	Indice de productivité Molière	Indice d'abondance Combeau	Indice de survie locale Combeau	Indice de productivité Combeau
2020	41		1,22	26	0,05	0,65
2021	69	0,07	0,62	51	0,35	0,27
2022	44	0,09	0,95	50	0,06	0,31

On peut observer des valeurs et des variations dissimilaires entre les différents indices populationnels de ces 2 communautés. Cependant, ces communautés ont besoin d'être comparées statistiquement afin de déceler les véritables similitudes ou dissimilitudes. Il est nécessaire d'étoffer le nombre d'années de suivi à la Molière pour que la comparaison soit pertinente. 5 ans de suivis semblent être un seuil intéressant pour comparer ces 2 stations (5 années * 5 sessions * 2 sites = 50 lignes statistiques).

La poursuite de ce STOC-capture est essentielle pour l'étude poussée de la dynamique de la population de la Molière, surtout dans un contexte de STOC en altitude, ce qui très rare. D'ici 2024 (5 années de suivis) les données seront analysables pour étudier certaines dynamiques et relations avec le site du Vallon de Combeau.

Les principaux biais de cette étude reposent sur l'intégration d'un ensemble d'espèces très différentes allant de généraliste (Merle noir) à hyperspécialiste (Bec-croisé des sapins), qui ont des exigences écologiques variées. L'importance du poids de chaque espèce peut influencer la tendance générale et les résultats sont alors à nuancer. Il en va de même pour l'année qui sert de référence pour calculer la tendance et qui est choisie arbitrairement. Si celle-ci est particulièrement mauvaise pour l'abondance, la tendance risque d'être surestimée, de même que si l'année de référence est particulièrement bonne pour l'abondance, la tendance en sera sous-estimée. Aussi, certaines espèces peuvent être spécialistes d'un habitat au niveau national, mais pas au niveau régional, ou inversement. Ainsi, les groupements utilisés sont pertinents pour comparer la dynamique de la population du Vallon de Combeau avec l'échelle

locale et pour plus de lisibilité mais il serait intéressant de regrouper ces espèces en fonction du contexte local afin d'observer les dynamiques régionales ou locales. De plus, comme dit précédemment, l'indice de survie locale est biaisé par le taux de transience, et ne reflète probablement pas le taux réel de survie retrouvé sur le site. Il est nécessaire de prendre en compte la probabilité de survie et la probabilité de recapture pour obtenir un taux de survie réel. Finalement, un biais d'échantillonnage est également à prendre en compte, puisque 3 bagueurs ont réalisé ce suivi sur les 21 ans d'études.

Conclusion :

La dynamique de la population d'oiseaux communs du Vallon de Combeau ces 20 dernières années varie dans le temps et la dynamique populationnelle des différents groupes d'habitats est stable dans le temps. Ces diverses dynamiques sont impactées par les variables environnementales. Le faible taux de survie est compensé par un important taux de recrutement et la population est structurée par 10 espèces. Cette structuration de la communauté ainsi que les variations des indices populationnels s'expliquent en partie par les variables environnementales. La température, les précipitations, et la couverture neigeuse impactent directement ou indirectement la population à travers la structure de l'habitat, la disponibilité en ressources et l'impact sur la physiologie des oiseaux. Les tendances de l'abondance relative de la population et des différents groupes sont supérieures aux tendances nationales, hormis pour les groupes des Agricoles et des Bâtis. Cette stabilité peut s'expliquer en partie par une réglementation en faveur de la protection du site depuis presque 40 ans, permettant à la population d'évoluer dans un environnement relativement stable. Les effets indirects des variables environnementales sur notre population démontrent l'importance de prendre en compte à la fois les changements du climat et l'occupation du sol pour obtenir des prévisions plus fiables de la dynamique future des espèces et une gestion adaptée. Ces analyses ont permis d'établir l'efficacité du suivi STOC-capture pour l'étude de la dynamique de la population du Vallon de Combeau. Il est donc préconisé de le poursuivre, et de multiplier les stations dans le contexte montagnard pour comparer les stations entre elles par la suite. De plus, il serait intéressant de mettre en place un suivi permettant d'évaluer l'impact du pastoralisme sur la structure de l'habitat et de mettre ces résultats en relation avec la dynamique de la population d'oiseaux.

Bien que le suivi du site de la Molière soit encore jeune pour analyser de manière pertinente la dynamique de population, il n'en reste pas moins essentiel de le poursuivre.

Pour conclure, au vu de l'accélération des changements climatiques, et dans un contexte de sixième extinction de masse, s'intéresser aux écosystèmes montagnards est urgent de par leur

caractère sentinel du climat. Plus particulièrement, étudier l'avifaune spécialiste des écosystèmes montagnards, qui voit sa niche écologique migrer en altitude, pourrait permettre aux réserves naturelles telles que la RNNHPV d'adapter sa stratégie de gestion et sa stratégie de conservation des espèces patrimoniales.

Résumé :

Les écosystèmes montagnards sont connus pour abriter une grande variété d'habitats complexes, permettant l'accueil d'une diversité faunistique et floristique spécialisées. Le réchauffement climatique est considéré comme une des menaces majeures pour la biodiversité, car il affecte l'abondance, la distribution et la phénologie des espèces. De ce fait, ces écosystèmes sont reconnus comme de bons sujets d'étude pour évaluer l'impact du changement climatique sur ces communautés. À l'aide de données de baguage STOC-capture, la dynamique temporelle (abondance, survie, productivité) et la structuration d'une population d'oiseaux communs alpine est étudiée afin d'apporter de la connaissance sur cette population et d'adapter les stratégies de gestion. La population étudiée est structurée par 10 espèces. Nous constatons que la dynamique temporelle est relativement stable dans le temps malgré les variations d'indices populationnels. La moyenne de la température sur la période de reproduction, le cumul des précipitations sous forme de pluie et la durée de la couverture neigeuse ont des impacts directs et indirects sur la population. Les espèces Forestière et Généraliste sont stables dans le temps et le déclin des espèces Agricole et Bâti est minimisé par rapport au déclin national. Cette étude illustre l'effet positif des réserves naturelles dans la minimisation de la perte de biodiversité, et l'importance des suivis temporels à long terme pour étudier la dynamique de population dans des zones particulièrement vulnérables. Les dynamiques des populations sont liées au changement climatique, mais également aux pratiques locales d'utilisation des terres, il est important de prendre en compte ces deux influences pour obtenir des prévisions plus fiables de la dynamique future des espèces.

Mots-clefs : Dynamique de population, passereaux, Alpes, changement climatique, STOC-capture

Summary:

Mountain ecosystems are known to harbor a wide variety of complex habitats, facilitating the presence of specialized faunal and floral diversity. Climate change is considered a major threat to biodiversity, as it affects species abundance, distribution, and phenology. As a result, these ecosystems are recognized as valuable subjects for studying the impact of climate change on these communities. Using data from Constant Effort Site Ringing Scheme, the temporal dynamics (abundance, survival, productivity), and structure of an alpine common bird population is studied to enhance understanding of this population and adapt management strategies. The studied population comprises 10 species. Despite variations in population indices, the temporal dynamics are relatively stable over time. Average temperature during the breeding period, cumulative rainfall, and snow cover duration have direct and indirect impacts on the population. Forest and Generalist species remain stable over time, and the decline of Agricultural and Urban species is minimized compared to the national decline. This study illustrates the positive effect of nature reserves in minimizing biodiversity loss and underscores the importance of long-term temporal monitoring to study population dynamics in particularly vulnerable areas. Population dynamics are linked to climate change as well as local land use practices; thus, considering both influences is crucial for obtaining more reliable predictions of future species dynamics.

Keywords: Population dynamics, passerines, Alps, climate change, Constant Effort Site Ringing Scheme

Bibliographie

- Andam, K. S., Ferraro, P. J., Pfaff, A., Sanchez-Azofeifa, G. A., & Robalino, J. A. (2008). Measuring the effectiveness of protected area networks in reducing deforestation. *Proceedings of the national academy of sciences*, 105(42), 16089-16094.
- Anderson, J. T., Panetta, A. M., & Mitchell-Olds, T. (2012). Evolutionary and ecological responses to anthropogenic climate change: update on anthropogenic climate change. *Plant physiology*, 160(4), 1728-1740.
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, C., Farrar, J., Good, J., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T., Lindroth, R., Press, M., Symrnioudis, I., Watt, A., & Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global change biology*, 8(1), 1-16.
- Bardgett, R. D., & Wardle, D. A. (2003). Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 84(9), 2258-2268.
- Barras, A. G., Blache, S., Schaub, M., & Arlettaz, R. (2021). Variation in demography and life-history strategies across the range of a declining mountain bird species. *Frontiers in ecology and evolution*, 9, 780706.
- Beniston, M., & Rebetez, M. (1996). Regional behavior of minimum temperatures in Switzerland for the period 1979–1993. *Theoretical and applied climatology*, 53, 231-243.
- Beniston, M. (2006). Mountain weather and climate: a general overview and a focus on climatic change in the Alps. *Hydrobiologia*, 562, 3-16.
- Berthold, P. (2001). *Bird migration: a general survey*. Oxford University Press.
- Bigot, S., Rome, S., Planchon, O., & Lebel, T. (2007). Variations climatiques et circulation atmosphérique européenne dans le massif du Vercors (1921-2006). *Publications de l'Association Internationale de Climatologie*, 20, 111-116.
- Boggs, C. L., & Murphy, D. D. (1997). Community composition in mountain ecosystems: climatic determinants of montane butterfly distributions. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 39-48.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. (2009). Generalized Linear Mixed Models : A Practical Guide for Ecology and Evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(3), 127-135.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C. M., & Visser, M. E. (2006). Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, 441(7089), 81-83.
- Both, C., Van Asch, M., Bijlsma, R. G., Van Den Burg, A. B., & Visser, M. E. (2009). Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 73-83.
- Bourne, A. R., Cunningham, S. J., Spottiswoode, C. N., & Ridley, A. R. (2020). High temperatures drive offspring mortality in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1931).
- Bourne, A. R., Ridley, A. R., Spottiswoode, C. N., & Cunningham, S. J. (2021). Direct and indirect effects of high temperatures on fledging in a cooperatively breeding bird. *Behavioral Ecology*, 32(6), 1212-1223.
- Boyle, W. A., & Martin, K. (2015). The conservation value of high elevation habitats to North American migrant birds. *Biological Conservation*, 192, 461-476.

- Briskie, J. V. (1995). Nesting biology of the yellow warbler at the northern limit of its range (Biología de Anidamiento de *Dendroica petechia* en el Limite Norte de su Distribución). *Journal of field Ornithology*, 531-543.
- Brook, B. W. (2008). Synergies between climate change, extinctions and invasive vertebrates. *Wildlife Research*, 35(3), 249-252.
- Buckland, S. T., & Baillie, S. R. (1987). Estimating bird survival rates from organized mist-netting programmes. *Acta Ornithologica*, 23(1).
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral ecology and sociobiology*, 65, 23-35.
- Catalan, J., Ninot, J. M., & Aniz, M. M. (2017). *High mountain conservation in a changing world*. Springer Nature.
- Ceresa, F., Kranebitter, P., Monrós, J. S., Rizzolli, F., & Brambilla, M. (2021). Disentangling direct and indirect effects of local temperature on abundance of mountain birds and implications for understanding global change impacts. *PeerJ*, 9, e12560.
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026.
- Chiffard, J., Bentaleb, I., Yoccoz, N. G., Fourel, F., Blanquet, E., & Besnard, A. (2023). Grazing intensity drives a trophic shift in the diet of common alpine birds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 348, 108418.
- Clavel, J., Robert, A., Devictor, V., & Julliard, R. (2008). Abundance estimation with a transient model under the robust design. *The Journal of Wildlife Management*, 72(5), 1203-1210.
- Coetzee, B. W., Gaston, K. J., & Chown, S. L. (2014). Local scale comparisons of biodiversity as a test for global protected area ecological performance: a meta-analysis. *PloS one*, 9(8), e105824.
- Corona, C., Stoffel, M., & Lopez Saez, J. (2021). Contrasted effects of climate change on low-altitude relict *Pinus uncinata* stands in the Northern French Alps. *Euro-Mediterranean Journal for Environmental Integration*, 6, 1-17.
- Cox, W. A., Thompson III, F. R., Cox, A. S., & Faaborg, J. (2014). Post-fledging survival in passerine birds and the value of post-fledging studies to conservation. *The Journal of Wildlife Management*, 78(2), 183-193.
- CRBPO. (2020). Protocole Suivi Temporel des Oiseaux Communs par Capture : STOC Capture. Dans *Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux*.
- CRBPO. (2023a, août 13). Programme de recherche. CRBPO. https://crbpo.mnhn.fr/spip.php?page=rubrique&id_rubrique=8
- CRBPO. (2023b, août 15). Programme STOC Capture. CRBPO. https://crbpo.mnhn.fr/les-programmes-de-recherche/axe-1-demographie/article/programme-stoc-capture#outil_sommaire_8
- Crick, H. Q., Dudley, C., Glue, D. E., & Thomson, D. L. (1997). UK birds are laying eggs earlier. *Nature*, 388(6642), 526-526.
- Dainese, M., Lepš, J., & de Bello, F. (2015). Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of mountain grasslands.

Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 17(1), 44-53.

Daskin, J. H., & Pringle, R. M. (2016). Does primary productivity modulate the indirect effects of large herbivores? A global meta-analysis. *Journal of Animal Ecology*, 85(4), 857-868.

- Davey, C. M., Chamberlain, D. E., Newson, S. E., Noble, D. G., & Johnston, A. (2012). Rise of the generalists: evidence for climate driven homogenization in avian communities. *Global Ecology and Biogeography*, 21(5), 568-578.
- Davidson, D. W. (1993). The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos*, 23-35.
- Delhay, S., Brusten T., Cadet S., Frachon C., Gattus JC., Gaudillat V., Offerhaus B., Rauber Q., Salmon-Legagneur I., & Guitet S. (2021). Les habitats forestiers des Alpes du Sud – IGN. https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/fiches_hab_alpes-sud.pdf
- DeSante, D. F., & Saracco, J. F. (2021). Climate variation drives dynamics and productivity of a subalpine breeding bird community. *The Condor*, 123(2).
- Devictor, V., Van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., & Jiguet, F. (2012). Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature climate change*, 2(2), 121-124.
- Diaz, H.R., Grosjean, M. & Graumlich, L. (2003). Climate variability and change in high elevation regions: past, present and future. *Climatic Change* 59: 1–4.
- Dillon, M. E., Frazier, M. R., & Dudley, R. (2006). Into thin air: physiology and evolution of alpine insects. *Integrative and Comparative Biology*, 46(1), 49-61.
- Dolédéc, S., & Chessel, D. (1994). Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. *Freshwater biology*, 31(3), 277-294.
- Dray, S., Chessel, D., & Thioulouse, J. (2003). Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, 84(11), 3078-3089.
- Durand, Y., Brun, E., Merindol, L., Guyomarc'h, G., Lesaffre, B., & Martin, E. (1993). A meteorological estimation of relevant parameters for snow models. *Annals of glaciology*, 18, 65-71.
- Eglington, S. M., Julliard, R., Gargallo, G., Van der Jeugd, H. P., Pearce-Higgins, J. W., Baillie, S. R., & Robinson, R. A. (2015). Latitudinal gradients in the productivity of european migrant warblers have not shifted northwards during a period of climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 24(4), 427-436.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 487-515.
- Fontaine, B., Moussy, C., Carricaburu, J. C., Dupuis, J., Corolleur, E., Schmaltz, L., Lorrillière, R., Lois, G., & Gaudard, C. (2021). Suivi des oiseaux communs en France 1989-2019: 30 ans de suivis participatifs. MNHN - Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation; LPO BirdLife France; Ministère de la Transition écologique et solidaire. 45 p.
- Foster, C. N., Barton, P. S., & Lindenmayer, D. B. (2014). Effects of large native herbivores on other animals. *Journal of Applied Ecology*, 51(4), 929-938.
- Gaston, K. J., Jackson, S. F., Cantu-Salazar, L., & Cruz-Pinon, G. (2008). The ecological performance of protected areas. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 39, 93-113.
- Gellé, A. (2019). *Évaluation de l'effet du réseau des Réserves naturelles sur les tendances d'effectifs des populations d'oiseaux nicheurs communs en France métropolitaine sur les 15 dernières années*. Rapport de stage de master 2 Biodiversité, Écologie et Évolution. Sciences Sorbonne Université (Paris VI).

Ghislain, M. (2017). *Réponses démographiques des oiseaux aux changements globaux dans l'espace : des tendances nationales à la gestion locale* [Thèse de doctorat]. Museum Nationale d'Histoire Naturelle.

Goosey, H. B., Smith, J. T., O'Neill, K. M., & Naugle, D. E. (2019). Ground-dwelling arthropod community response to livestock grazing: implications for avian conservation. *Environmental entomology*, 48(4), 856-866.

Greenwood, P. J., & Harvey, P. H. (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual review of ecology and systematics*, 13(1), 1-21.

Greño, J. L., Belda, E. J., & Barba, E. (2008). Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. *Journal of Avian Biology*, 39(1), 41-49.

Groupe Pastoral de Combeau-Tête Chevalière. (2002). *Diagnostic pastoral alpage de Combeau*.

Hahn, T. P. (1998). Reproductive seasonality in an opportunistic breeder, the red crossbill, *Loxia curvirostra*. *Ecology*, 79(7), 2365-2375.

Halupka, L., Wierucka, K., Sztwiertnia, H., & Klimczuk, E. (2017). Conditions at autumn stopover sites affect survival of a migratory passerine. *Journal of Ornithology*, 158, 979-988.

Hanski, I. A., Gilpin, M. E., & McCauley, D. E. (1997). *Metapopulation biology* (Vol. 454). San Diego: Academic press.

Hines, J. E., Kendall, W. L., & Nichols, J. D. (2003). On the use of the robust design with transient capture-recapture models. *The Auk*, 120(4), 1151-1158.

Holmes, R. T., & Schultz, J. C. (1988). Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. *Canadian journal of Zoology*, 66(3), 720-728.)

Hunter, M. D., & Price, P. W. (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 724-732.

Huntley, B., Collingham, Y. C., Willis, S. G., & Green, R. E. (2008). Potential impacts of climatic change on European breeding birds. *PloS one*, 3(1), e1439.

Hüppop, O., & Hüppop, K. H. (2003). North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1512), 233-240.

Inventaire National du Patrimoine Naturel. (2023). *CORINE biotopes - Typologie*. MNHN. https://inpn.mnhn.fr/habitat/cd_typo/22

IPCC (2007). *Climate Change 2007: Synthesis Report*. Paris: Intergovernmental Panel on Climate Change

Issa, N., & Muller, Y. (2015). *Atlas des oiseaux de France métropolitaine. Nidification et présence hivernale*. LPO/SEOF/ MNHN. (Vol. 2). Delachaux et Niestlé, Paris, 1408 p.

Johnston, A., Robinson, R. A., Gargallo, G., Julliard, R., van der Jeugd, H., & Baillie, S. R. (2016). Survival of Afro-Palaeartic passerine migrants in western Europe and the impacts of seasonal weather variables. *Ibis*, 158(3), 465-480.

Jones, J., Doran, P. J., & Holmes, R. T. (2003). Climate and food synchronize regional forest bird

abundances. *Ecology*, 84(11), 3024-3032.

Julliard, R. (2004). Estimating the contribution of survival and recruitment to large scale population dynamics. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27(1), 417-426.

Julliard, R., Jiguet, F., & Couvet, D. (2004). Common birds facing global changes: what makes a species at risk?. *Global Change Biology*, 10(1), 148-154.

Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., & Couvet, D. (2006). Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology letters*, 9(11), 1237-1244.

Kendall, W. L., & Pollock, K. H. (1992). The robust design in capture-recapture studies: a review and evaluation by Monte Carlo simulation. *Wildlife 2001: populations*, 31-43.

Kendall, W. L., & Bjorkland, R. (2001). Using open robust design models to estimate temporary emigration from capture—recapture data. *Biometrics*, 57(4), 1113-1122.

Klein, G., Vitasse, Y., Rixen, C., Marty, C., & Rebetez, M. (2016). Shorter snow cover duration since 1970 in the Swiss Alps due to earlier snowmelt more than to later snow onset. *Climatic Change*, 139, 637-649.

Knudsen, E., Linden, A., Both, C., Jonzen, N., Pulido, F., Saino, N., Sutherland, W.J., Bach, L. A., Coppack, T., Ergon, T., Gienapp, P., Gill, J. A., Gordo, O., Hedenstrom, A., Lehikoinen, E., Marra, P. P., Møller, A. P., Nilsson, A. L. K., Peron, G., Ranta, E., Rubolini, D., Sparks, T. H., Spina, F., Studds, C. E., Sæther, S. A., Tryjanowski, P., & Stenseth, N.C. (2011). Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biological Review*, 86: 928–946

Körner, C. (2000). Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(12), 513-514.

Körner, C., & Ohsawa, M. (2006). Mountain systems. In: Hassan R, Scholes R, Ash N, editors. Ecosystem and Human Well-being: Current State and Trends. Volume 1. Washington, DC: *Millennium Ecosystem Assessment and Island Press*, pp 681-716.

Laaksonen, T., Ahola, M., Eeva, T., A. Väisänen, R., & Lehikoinen, E. (2006). Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the pied flycatcher. *Oikos*, 114(2), 277-290.

Lebreton, P., & Martinot, J. P. (1998). Oiseaux de Vanoise. *Guide de l'ornithologue en montagne. Libris, Grenoble*, 1-240.

Leech, D. I., & Crick, H. Q. P. (2007). Influence of climate change on the abundance, distribution and phenology of woodland bird species in temperate regions. *Ibis*, 149, 128-145.

Lehikoinen, A., Green, M., Husby, M., Kålås, J. A., & Lindström, Å. (2014). Common montane birds are declining in northern Europe. *Journal of Avian Biology*, 45(1), 3-14

Le Moigne, P., Besson, F., Martin, E., Boé, J., Boone, A., Decharme, B., Etchevers, P., Faroux, S., Habets, F., Lafaysse, M., Leroux, D., & Rousset-Regimbeau. (2020). The latest improvements with SURFEX v8. 0 of the Safran–Isba–Modcou hydrometeorological model for France. *Geoscientific Model Development*, 13(9), 3925-3946.

Lindström, J. (1999). Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in ecology & evolution*, 14(9), 343-348.

Liu, X., & Chen, B. (2000). Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, 20(14), 1729-

Lorrillière, R., & Gonzalez, D. (2016). Déclinaison régionale des indicateurs issus du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC). *Rapport, Museum national d'Histoire naturelle*

Lorrilliere, R., & CRBPO. (2023). Indicateurs de fonctionnement des populations d'oiseaux communs issus du Suivi Temporel des Oiseaux Communs par Capture (STOC-Capture) Infographie actualisée pour la station 90 contenant les données du printemps 2022. *CRBPO*.

Marshall, M. R., Cooper, R. J., DeCecco, J. A., Strazanac, J., & Butler, L. (2002). Effects of experimentally reduced prey abundance on the breeding ecology of the red-eyed vireo. *Ecological Applications*, 12(1), 261-280.

Marvier, M., Kareiva, P., & Neubert, M. G. (2004). Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Analysis: An International Journal*, 24(4), 869-878.

McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in ecology & evolution*, 14(11), 450-453.

McNeely, J. A. (1990). Climate change and biological diversity: policy implications. *Landscape ecological impacts of climate change*, 406-428.

Metcalfe, N. B., & Furness, R. W. (1984). Changing priorities: the effect of pre-migratory fattening on the trade-off between foraging and vigilance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15, 203-206.

Mountain Research Initiative EDW Working Group. (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Clim Change* 5, 424–430 .

Mysterud, A., Hessen, D. O., Møbæk, R., Martinsen, V., Mulder, J., & Austrheim, G. (2011). Plant quality, seasonality and sheep grazing in an alpine ecosystem. *Basic and Applied Ecology*, 12(3), 195-206.

Nagy, L., & Grabherr, G. (2009). *The biology of alpine habitats*. Oxford University Press, USA.

Olden, J. D., & Poff, N. L. (2004). Ecological processes driving biotic homogenization: testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology*, 85(7), 1867-1875.

Pascual, M., & Dunne, J. A. (Eds.). (2006). *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press.

Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C. C., Alexander, J., Edwards, P. J., Arévalo, J. R., Cavieres, L. A., Guisan, A., Haider, S., Jakobs, G., McDougall, K., Millar, C.I., Naylor, B. J., Parks, G. P., Rew, L. J. & Seipel, T. (2009). Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(9), 479-486.

Pearson, S., Lynch, A. J. J., Plant, R., Cork, S., Taffs, K., Dodson, J., Maynard, S., Gergis, J., Gell, P., Thackway, R., Sealie, L., & Donaldson, J. (2015). Increasing the understanding and use of natural archives of ecosystem services, resilience and thresholds to improve policy, science and practice. *The Holocene*, 25(2), 366-378.

Perrin, W. (2019). *Influence de la pression pastorale sur l'écologie des communautés de coléoptères coprophages et leurs rôles fonctionnels associés: implications pour la gestion des espaces naturels* (Doctoral dissertation, Université Paul Valéry-Montpellier III).

Pradel, R., Hines, J. E., Lebreton, J. D., & Nichols, J. D. (1997). Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, 60-72.

Rapacciuolo, G., Maher, S. P., Schneider, A. C., Hammond, T. T., Jabis, M. D., Walsh, R. E., Iknayan, K., Walden, G., Oldfather, M., Ackerly, D., & Beissinger, S. R. (2014). Beyond a warming fingerprint: individualistic biogeographic responses to heterogeneous climate change in California. *Global change biology*, 20(9), 2841-2855.

R Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [<https://www.R-project.org/>].

Resano-Mayor, J., Korner-Nievergelt, F., Vignali, S., Horrenberger, N., Barras, A. G., Braunisch, V., Pernollet, C., & Arlettaz, R. (2019). Snow cover phenology is the main driver of foraging habitat selection for a high-alpine passerine during breeding: implications for species persistence in the face of climate change. *Biodiversity and Conservation*, 28, 2669-2685.

Rinawati, F., Stein, K., & Lindner, A. (2013). Climate change impacts on biodiversity—the setting of a lingering global crisis. *Diversity*, 5(1), 114-123.

Robinson, R. A., Baillie, S. R., & Crick, H. Q. (2007). Weather-dependent survival: implications of climate change for passerine population processes. *Ibis*, 149(2), 357-364.

Rolland, C., Petitcolas, V., & Michalet, R. (1998). Changes in radial tree growth for *Picea abies*, *Larix decidua*, *Pinus cembra* and *Pinus uncinata* near the alpine timberline since 1750. *Trees*, 13, 40-53.

Rolland, C. (2001). Influence du pâturage sur la germination et la survie des semis de pin à crochets dans la Réserve Naturelle des Hauts-Plateaux du Vercors. *Suivi expérimental et étude bibliographique. Cemagref*.

Rotenberry, J. T., & Wiens, J. A. (1980). Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology*, 61(5), 1228-1250.

Ruggiero, A., & Hawkins, B. A. (2006). Mapping macroecology. *Global Ecology and Biogeography*, 15(5), 433-437.

Sæther, B. E., Tufto, J., Engen, S., Jerstad, K., Røstad, O. W., & Skåtun, J. E. (2000). Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. *Science*, 287(5454), 854-856.

Salewski, V., Hochachka, W. M., & Fiedler, W. (2013). Multiple weather factors affect apparent survival of European passerine birds. *PLoS One*, 8(4), e59110.

Saracco, J. F., Siegel, R. B., Helton, L., Stock, S. L., & DeSante, D. F. (2019). Phenology and productivity in a montane bird assemblage: Trends and responses to elevation and climate variation. *Global Change Biology*, 25(3), 985-996.

Scridel, D., Brambilla, M., Martin, K., Lehikoinen, A., Iemma, A., Matteo, A., Jähnig, S., Caprio, E., Bogliani, G., Pedrini, P., Rolando, A., Arlettaz, R., & Chamberlain, D. (2018). A review and meta-analysis of the effects of climate change on Holarctic mountain and upland bird populations. *Ibis*, 160(3), 489-515.

Stephens, P. A., Mason, L. R., Green, R. E., Gregory, R. D., Sauer, J. R., Alison, J., Aunins, A., Brotons, L., Butchart, S. H., Campedelli, T., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., Crowe, O., Elts, J., Escandell, V., Foppen, R. P., Heldbjerg, H., Herrando, S., Husby, M., Jiguet, F., Lehikoinen, A., Lindstrom, A., Noble, D. G., Paquet, J. Y., Reif, J., Sattler, T., Szep, T., Teufelbauer, N., Trautmann, S., Van Strien, A. J., Van Turnhout, C. A., Vorisek, P., & Willis, S. G. (2016). Consistent response of bird populations to climate change on two continents. *Science* 352: 84–87.

Swab, R. M., Regan, H. M., Matthies, D., Becker, U., & Bruun, H. H. (2015). The role of demography, intra-species variation, and species distribution models in species' projections under climate change.

Terborgh, J. (1971). Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology*, 52(1), 23-40.

Thackeray, S. J., Henrys, P. A., Hemming, D., Bell, J. R., Botham, M. S., Burthe, S., Helaouet, P., Johns, D. G., Jones, I. D., Leech, D. I., Mackay, E. B., Massimino, D., Atkinson, S., Bacon, P. J., Brereton, T. M., Carvalho, L., Clutton-Brock, T. H., Duck, C., Edwards, M., Elliott, J. M., Hall, S. J. G., Harrington, R., Pearce-Higgins, J. W., Høye, T. T., Kruuk, L. E. B., Pemberton, J. M., Sparks, T. H., Thompson, P. M., White, I., Winfield, I. J., & Wanless, S. (2016). Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature* 535: 241–245.

Theurillat, J. P., Schlüssel, A., Geissler, P., Guisan, A., Velluti, C., & Wiget, L. (2003). Vascular plant and bryophyte diversity along elevation gradients in the Alps. In *Alpine biodiversity in Europe* (pp. 185-193).

Travis, J. M. J. (2003). Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1514), 467-473.

Van de Ven, T. M., McKechnie, A. E., & Cunningham, S. (2019). The costs of keeping cool: behavioural trade-offs between foraging and thermoregulation are associated with significant mass losses in an arid-zone bird. *Oecologia*, 191, 205-215.

Vidal, J. P., Martin, E., Franchistéguy, L., Baillon, M., & Soubeyroux, J. M. (2010). A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology*, 30(11), 1627-1644.

Vij, S., Biesbroek, R., Adler, C., & Muccione, V. (2021). Climate change adaptation in European mountain systems: a systematic mapping of academic research. *Mountain Research and Development*, 41(1), A1.

Vitasse, Y., Ursenbacher, S., Klein, G., Bohnenstengel, T., Chittaro, Y., Delestrade, A., Monnerat, C., Rebetez, M., Rixen, C., Strebel, N., Schmidt, B., Wipf, S., Wohlgemuth, T., Yoccoz, N., & Lenoir, J. (2021). Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps. *Biological Reviews*, 96(5), 1816-1835.

Viterbi, R., Cerrato, C., Bassano, B., Bionda, R., Hardenberg, A. V., Provenzale, A., & Bogliani, G. (2013). Patterns of biodiversity in the northwestern Italian Alps: a multi-taxa approach. *Community Ecology*, 14(1), 18-30.

Weatherhead, P. J., & Forbes, M. R. (1994). Natal philopatry in passerine birds: genetic or ecological influences? *Behavioral Ecology*, 5(4), 426-433.

Whelan, C. J. (2001). Foliage structure influences foraging of insectivorous forest birds: an experimental study. *Ecology*, 82(1), 219-231.

Zamora, R., & Barea-Azcón, J. M. (2015). Long-term changes in mountain passerine bird communities in the Sierra Nevada (southern Spain): a 30-year case study. *Ardeola*, 62(1), 3-18.

Zimmermann, N. E., Gebetsroither, E., Züger, J., Schmatz, D. & Psomas, A. (2013). Future climate of the European Alps. *Management Strategies to Adapt Alpine Space Forests to Climate Change Risks*, 257–260.