

Impact des mortalités additionnelles induites par les collisions avec les éoliennes pour la viabilité des populations de Faucons crécerellette

Olivier DURIEZ¹, Philippe PILARD², Nicolas SAULNIER³, Mathias BOUZIN³, Patrick BOUDAREL⁴, Aurélien BESNARD¹

¹ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR5175 CNRS-Université de Montpellier- EPHE, PSL Research University, CNRS, SupAgro, IRD, INRA, F-34293 Montpellier, France ; aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr, olivier.duriez@cefe.cnrs.fr

² LPO – Mission Rapaces, 26 avenue Alain Guigue, 13104 Mas Thibert, France ; philippe.pilard@lpo.fr

³ LPO Hérault, 15 Rue du Faucon crécerellette - Les Cigales - Route de Loupian, 34560 Villeveyrac, France ; nicolas.saulnier@lpo.fr , mathias.bouzin@lpo.fr

⁴ DREAL Occitanie, 520 allée Henri II de Montmorency - CS 69007 - 34064 Montpellier Cedex 02, France ; patrick.boudarel@developpement-durable.gouv.fr

Télécharger le diaporama 

Résumé

L'impact des surmortalités par collision avec des éoliennes a souvent été évalué au niveau des individus, mais rarement au niveau des populations. Le faucon crécerellette *Falco naumanni* est un petit rapace menacé et son mode de chasse le rend susceptible aux collisions avec les éoliennes. Nous avons évalué l'impact démographique d'un parc éolien de 31 turbines construit à moins de 10 km de la deuxième plus importante colonie française, dans l'Hérault. A partir de données de suivi de reproduction, de capture-marquage-recapture, de suivi de mortalité sous les éoliennes, nous avons quantifié les paramètres vitaux de fécondité et survie, afin de paramétrer un modèle matriciel pour étudier la viabilité de cette population. Les analyses montrent que le succès reproducteur est élevé dans cette population, et varie de manière synchrone avec la probabilité de survie, en fonction des conditions climatiques (pluviosité) pendant l'hivernage en Afrique. 31 cadavres ont été trouvés entre 2010 et 2016 sous les éoliennes. Sur la période 2013-2016, les suivis de mortalité et tests de détection et persistance indiquent que la mortalité réelle devait approcher 80 cadavres, soit environ 4 % de la population qui serait touchée par les collisions chaque année. Le modèle matriciel montre que la croissance de population observée n'est possible que grâce au recrutement d'environ 10 individus immigrants par an. Sans la surmortalité causée par les éoliennes, la population devrait compter 18 % de plus de couples nicheurs en 2016. Des simulations sur 20 ans montrent que si les conditions climatiques et le nombre d'immigrants actuels se maintenaient, la population commencerait à décroître au-delà de 7 % de surmortalité par an. Si l'immigration se tarit et/ou si la fréquence des sécheresses au Sahel augmente (induisant une baisse des taux de survie et fécondité), la population déclinera au-delà de 2-4 % de surmortalité par an. Il est urgent de suivre et d'agir pour réduire drastiquement la surmortalité des parcs éoliens qui pourrait mettre en péril à moyen terme la seconde population française de faucon crécerellette.

Introduction

Les activités humaines impactant les populations d'oiseaux sont multiples et l'impact des collisions des oiseaux sur les infrastructures (bâtiments, lignes électriques) ou les véhicules (mortalité routière) a été décrit de longue date (Drewitt & Langston 2008 , Loss *et al.* 2015). Depuis les années 1980, il a été mis en évidence que les parcs éoliens destinés à produire de l'électricité à partir d'une énergie renouvelable, le vent, peuvent être une cause majeure de mortalité (Drewitt & Langston 2006, De Lucas *et al.* 2007). L'une des premières études à long terme mené sur ce sujet a concerné

l'impact du parc éolien de grande ampleur d'Altamont Pass en Californie sur les populations d'oiseaux, et en particulier sur l'aigle royal *Aquila chrysaetos* (Thelander & Smallwood 2007). Les impacts décelés des éoliennes concernent en premier lieu les collisions avec les pales. Mais les parcs éoliens peuvent aussi agir comme répulsif et générer une perte d'habitat pour les oiseaux (Drewitt & Langston 2006).

De nombreuses études se sont intéressées à la manière dont les éoliennes pouvaient tuer les animaux volants par collision directe pour les oiseaux (Barrios & Rodriguez 2007), ou par barotraumatisme pour les chauves-souris (Baerwald

et al. 2008)) ; à la méthodologie pour quantifier les mortalités et retrouver les cadavres (Wang *et al.* 2015), aux mécanismes écologiques par lesquels les oiseaux pouvaient être attirés par les éoliennes (car elles sont situées à proximité de ressources attractives pour les oiseaux (végétation environnante, présence de proies, ou conditions aérologiques particulières (Marques *et al.* 2014)), aux facteurs sensoriels qui les rendent peu détectables par les oiseaux (Martin 2011). Cependant, très peu d'études se sont intéressées aux impacts démographiques réels sur les populations des espèces concernées, alors que cet élément est déterminant pour que l'enjeu soit pris au sérieux par les décideurs politiques et le grand public. Il existe pourtant un large corpus théorique en dynamique des populations concernant les populations exploitées par l'homme (par exemple dans le cadre de la gestion des pêcheries, ou des espèces chassées) permettant d'étudier ces questions de manière quantitatives (Williams *et al.* 2002). Dans ce contexte, les mortalités dues aux collisions avec les éoliennes peuvent être vues comme un prélèvement par les humains dans les populations sauvages. A notre connaissance, seules quelques études ont utilisé des modèles de viabilité de population (PVA) pour étudier l'impact à long-terme des surmortalités par les éoliennes sur des populations de chauve-souris (Frick *et al.* 2017) ou des oiseaux (Carrete *et al.* 2009, Schaub 2012, Cook & Robinson 2017). Cependant les études sur les oiseaux ont toutes concerné des espèces longévives, à cycle de vie relativement lent (grands rapaces ou oiseaux marins). L'impact des mortalités par éoliennes sur des espèces à cycle de vie plus court n'a que très peu été étudié.

Dans une étude globale visant à estimer la probabilité de collision pour toutes les espèces d'oiseaux dans le monde entier, il a été calculé que les rapaces diurnes (accipitridae et falconidae) étaient le taxon le plus vulnérable aux collisions avec les éoliennes (Thaxter *et al.* 2017). Ces auteurs dressaient une liste des espèces les plus vulnérables au risque de collision avec les éoliennes, et le faucon crécerellette *Falco naumanni* faisait partie du percentile 90 % les plus élevés, avec une valeur prédite de 0,149 collision par turbine et par an (Thaxter *et al.* 2017). En effet, le faucon crécerellette était déjà listé dans plusieurs études sur la mortalité due aux éoliennes en Espagne (Barrios & Rodriguez 2007, Lekuona & Ursua 2007, De Lucas *et al.* 2008). Le faucon crécerellette est une espèce menacée en France, classée comme « vulnérable » à l'échelle nationale (Moncorps & Siblet 2016), faisant l'objet d'un plan national d'actions, dont les objectifs principaux consistent à favoriser la croissance des populations et l'installation des nouvelles

populations (Pilard 2011). La seconde population française s'est installée spontanément dans un village de l'Hérault au début des années 2000. Depuis, son expansion numérique et géographique se poursuit et se concentre sur une dizaine de villages dans un rayon de 10 km autour du plateau d'Aumelas, devenu une zone de chasse importante pour l'espèce. L'installation puis l'expansion d'un parc éolien depuis 2006 sur ce plateau pourraient impacter négativement cette population en cours de reconstitution. D'ailleurs, dans le cadre de suivis de la mortalité faunistique de ce parc engagés depuis 2010 pour le compte de l'exploitant, une trentaine de cadavres de faucons crécerellettes a été retrouvée au pied des éoliennes. Cependant aucune étude n'a étudié l'impact à long terme de surmortalité due aux collisions sur éoliennes chez ce genre d'espèce à cycle démographique relativement rapide.

Dans cet article, notre objectif est d'étudier l'impact démographique à long terme qu'aurait une surmortalité due aux collisions par éoliennes pour la croissance de cette population de faucons crécerellettes. En particulier, nous voulons identifier les classes d'âge les plus sensibles vers lesquelles il serait nécessaire de diriger les actions de conservation, le cas échéant. Une première étape consiste à estimer les paramètres vitaux (succès reproducteur et probabilité de survie des adultes et jeunes) grâce au suivi précis de la reproduction de la population locale et au marquage individuel dans une population proche (par capture-marquage-recapture). Une deuxième étape consiste à estimer les taux de mortalité induits par les éoliennes via des recherches de cadavres ciblées au pied des éoliennes. Enfin, une troisième étape consiste à réaliser des simulations démographiques, basées sur des matrices de Leslie, utilisant les paramètres vitaux précédemment calculés, pour obtenir des projections sur 20 ans et calculer un risque d'extinction.

Méthodes

Site d'étude

D'une superficie de plus de 15 000 ha, le plateau ou cause d'Aumelas est le plus grand territoire de garrigue du département Hérault, riche d'une diversité remarquable en espèces et habitats emblématiques des garrigues méridionales. Ce plateau karstique présente une physionomie spécifique caractérisée par la prédominance des milieux ouverts, comme des pelouses méditerranéennes à *Brachypode* rameux (*Brachypodium retusum*) ou encore des faciès variés de garrigue à Chêne kermes (*Quercus coccifera*). On y note également la présence de milieux boisés à Chênes verts (*Quercus ilex*) et Chênes blancs (*Quercus alba*)

ainsi que de nombreuses mares méditerranéennes temporaires réparties sur l'ensemble du site. Le Causse d'Aumelas est couvert par 2 sites Natura 2000 qui se superposent partiellement (le site d'intérêt communautaire "Montagne de la Moure et causse d'Aumelas", désignée en 2006 (FR9101393) ; et la zone de protection spéciale "Garrigues de la Moure et d'Aumelas" désignée en 2016 (FR9112037).

Le parc éolien du Causse d'Aumelas a été initialement constitué par 11 éoliennes construites en juillet 2006. Il a été étendu à 24 éoliennes construites en mars 2009, et complété à 31 éoliennes en juillet 2014.

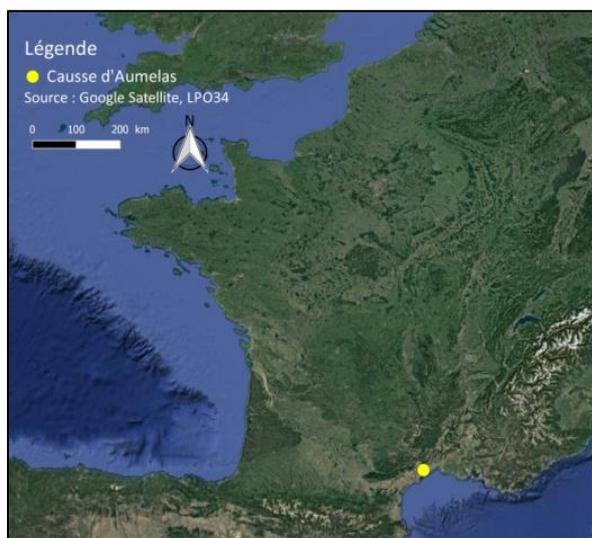


Fig. 1 : Localisation du Causse d'Aumelas (coordonnées WGS84 ; Longitude : 3,64410, Latitude : 43,57473)

Modèle d'étude et suivi de population

Le Faucon crécerellette est un petit rapace migrateur colonial pesant entre 140 et 160 g (Cramp & Simmons 1982). Son régime alimentaire comporte une grande majorité de macro-invertébrés (orthoptères, courtilières), mais aussi des micromammifères, lézards et oiseaux. L'aire de répartition s'étend à travers la zone méditerranéenne et se prolonge vers l'est, au Proche et Moyen-Orient (Cramp & Simmons 1982). La population française est située en limite nord de l'aire de répartition de l'espèce. L'espèce nichait autrefois dans la plupart des départements méridionaux (Aude, Gard, Bouches-du-Rhône, Vaucluse, Var). Actuellement, l'espèce ne niche plus que dans la plaine de la Crau (Bouches-du-Rhône), dans l'Hérault et dans l'Aude. En Crau, les colonies sont établies dans des tas de pierres ou sur des bâtiments aménagés en sites de nidification. Dans l'Hérault et l'Aude, la population nidifie sur les bâtis principalement au sein des villages.

Le faucon crécerellette est une espèce dont le cycle de vie est relativement court, pouvant se reproduire dès l'âge de deux ans. Les couples s'installent sur les sites de nidification à partir du mois de mars. Les pontes (de 1 à 6 œufs) sont déposées au mois de mai. Les jeunes s'envolent au mois de juillet et après la reproduction, à partir du mois de septembre, l'ensemble des individus migre vers l'Afrique sub-sahélienne.

La population concernée par le parc éolien d'Aumelas correspond à la population nichant dans une dizaine de villages de l'Hérault, à l'ouest et au sud du Causse d'Aumelas. Le suivi de cette population, effectué par la LPO34, consiste en un dénombrement hebdomadaire des couples nicheurs à partir de leur retour d'hivernage en mars, et un dénombrement des jeunes au moment de leur envol en juillet. Lors des dénombrements dans les villages, les observateurs relèvent l'identité des individus bagués parfois originaires d'autres populations françaises comme l'Aude ou la Crau ; ou espagnoles (voir plus loin). Ces lectures de bagues prouvent que la population de l'Hérault accueille des immigrants issus des populations voisines.

Analyse de survie

Etant donné le faible nombre d'oiseaux bagués dans la population de l'Hérault, les variations annuelles des taux de survie ont été étudiées dans la population proche de la Crau (distante d'environ 100 km). En effet, les variations annuelles dans les probabilités de survie de cette population sont essentiellement liées aux conditions climatiques rencontrées par les faucons sur leurs sites d'hivernage en Afrique de l'Ouest (notamment la pluviométrie annuelle en zone sahélienne, qui détermine les densités en Orthoptères), et relativement peu sur leurs sites de reproduction (Mihoub *et al.* 2010). On peut donc supposer que les grands patrons de variations de survie de la population de l'Hérault doivent être corrélés à ceux de la population de la Crau (les effectifs de ces deux populations varient d'ailleurs de manière similaire). Dans la Crau, grâce à la grande accessibilité des nids, depuis 1994, environ 250 poussins sont marqués chaque année avec des bagues métalliques et couleur codées. Des sessions d'observations hebdomadaires sur toutes les colonies pendant la période de reproduction (d'avril à juillet) permettent de contrôler en moyenne 300 individus marqués chaque année (Pilard 2017).

L'analyse de survie a porté sur l'intégralité du jeu de données de Capture-Marquage-Recapture de la Crau (3 764 oiseaux marqués, 1 890 oiseaux contrôlés au total) entre 1994-2016 (soit 23 occasions). Les histoires de capture ont été codées en un seul état de manière annuelle, avec la première

occasion correspondant au marquage de l'individu quittant le nid. Mihoub *et al.* (2010) n'ayant pas détecté de forte différence entre les probabilités de survie des mâles et des femelles, nous n'avons pas tenu compte de différences liées au sexe dans nos modèles.

Afin de décrire de manière adéquate les variations annuelles de survie, et en particulier les éventuelles diminutions liées à la sénescence, nous avons d'abord considéré un modèle complet avec 22 classes d'âge. Par la suite, une fois la meilleure structure d'âge déterminée, nous avons simplifié les modèles en regroupant en 3 classes d'âge. Les analyses de survie ont été réalisées avec le logiciel E-SURGE (Choquet *et al.* 2008). La sélection de modèles a été effectuée sur la base du critère d'information d'Akaike (AIC), où un modèle est considéré comme significativement meilleur qu'un autre si la différence de valeur d'AIC est supérieure à 2. Nous avons d'abord testé si la probabilité de recapture p variait en fonction de la classe d'âge (en ne considérant que 3 classes d'âge : juvénile (1^{ère} année), subadulte (2^{ème} année) et adulte (> 2 ans) et en fonction du temps. Ensuite nous avons étudié si les probabilités de survie variaient en fonction du temps pour chacune des classes d'âge.

Les tests d'ajustements classiquement effectués pour des analyses en Capture-Recapture (modèle de Cormack-Jolly-Seber) ont été réalisés avec le logiciel U-CARE (Choquet *et al.* 2009). En cas d'hétérogénéité dans le jeu de données révélée par ces tests d'ajustement, les modifications suivantes ont été apportées. En cas de transience (test 3.SR significatif, correspondant à un excès d'individus marqués et non revus lors des occasions ultérieures), un modèle séparant la première classe d'âge des autres classes d'âge a été adopté. En cas de « trap-dépendance » (test 2.CT significatif), un coefficient de sur-dispersion c a été appliqué, calculé comme étant le rapport entre la somme des valeurs de tests de χ^2 pour chaque composante du test d'ajustement et la somme des degrés de liberté de chaque composante du test.

Analyse de fécondité

Les paramètres de reproduction de la population héraultaise sont estimés par observation à distance, étant donné la faible accessibilité des nids sous les toitures des habitants. Cette estimation est réalisée par au moins un suivi hebdomadaire (deux en périodes d'envol) de chaque colonie, au travers d'une prospection itinérante et par point fixe. L'objectif est alors de localiser et quantifier chaque site de nidification, puis d'y estimer le nombre de jeunes à l'envol. Le rapport entre le nombre de jeunes et le nombre de couples donne la productivité annuelle.

Analyse de mortalité par collision avec les éoliennes

La méthode appliquée pour le suivi de mortalité a évolué entre 2010 et 2011 (phase de test de terrain), pour se standardiser en 2012. Elle était initialement basée sur un passage par semaine sous les 24 machines pendant 48 semaines (entre janvier et novembre) en 2010, puis réduit à 36-38 semaines en 2011 (entre mars et octobre). En 2012, le protocole de suivi a été renforcé selon les modalités suivantes : 1 prospecteur, 2 passages par aérogénérateur et par semaine, avec 2 jours minimum entre 2 prospections. Le rayon de recherche autour des éoliennes est théoriquement de 50 mètres (soit une aire de 0,785 ha). Néanmoins, les zones à forte densité de végétation (tel que *Quercus coccifera*) réduisent la surface prospectée en réduisant l'efficacité du prospecteur. Au final, en excluant de la surface théorique les zones à trop forte densité de végétation, une surface moyenne de 0,65 ha a été prospectée par éolienne.

Afin de quantifier les biais pouvant survenir quant à la détectabilité des cadavres (efficacité du prospecteur) et la persistance des cadavres (disparition des cadavres par prédation), des protocoles spécifiques ont été mis en œuvre en 2013. L'efficacité des prospecteurs est testée par la pose de leurres (cailles et lapereaux congelés) par une personne indépendante au suivi, de façon aléatoire sur la surface de prospection sous les éoliennes. Les cailles sont censées être représentatives de l'avifaune de taille moyenne et les lapereaux (de quelques centimètres) la petite avifaune et les chiroptères. Le prospecteur est alors amené immédiatement après à retrouver ces cadavres.

Le total de cadavres artificiellement déposés étant connu, il est alors possible de quantifier l'efficacité du prospecteur par la proportion de cadavres découverts par rapport au nombre total. Les tests d'efficacité sont réalisés à au moins trois reprises sur des périodes correspondant aux différentes saisons couvertes par le suivi. Le temps de disparition des cadavres (persistance) a été testé après chaque test de détectabilité et avec le même matériel. La position de chaque cadavre artificiel étant connue, un contrôle de leur disparition s'effectue après leur pose selon la périodicité suivante : jour 0 (jour de pose), puis jour 1, 2, 3, 6, 8, 10... Une fois ces sources de biais estimées, il devient possible de corriger la mortalité constatée sur le terrain suivant trois formules, détaillées dans l'annexe A, pour les années 2013 à 2016 où les tests de détection/persistance ont été réalisés.

Simulations de viabilité de population

Construction des modèles matriciels

Le cycle de vie est basé sur six classes d'âge, avec recensement avant reproduction. Les individus de 1 à 5 ans sont considérés comme ayant les mêmes paramètres de survie (voir résultats des analyses de survie). La fréquence de reproduction diffère pour les individus de 1 an et ceux de plus de 1 an alors que la fécondité (nombre de jeunes produits par un couple se reproduisant) est considérée comme indépendante de l'âge des individus (voir résultats de fécondité en Crau et Hérault).

De même que la population de Crau est alimentée par des immigrants (Mihoub 2009), celle de l'Hérault a subi une croissance qui paraît peu compatible avec une simple croissance interne. Nous avons de ce fait développé des modèles matriciels incluant de l'immigration. Puisque les résultats de Mihoub (2009) tendaient à montrer que l'hypothèse d'un nombre d'immigrants constant (donc indépendant du nombre d'individus déjà présents dans la population) était plus crédible que celle d'un taux d'immigrants constant (proportionnel au nombre d'individus déjà présents dans la population), nous avons fait le choix de coder cette première hypothèse. Pour ce faire, nous avons utilisé un septième stade dans la matrice de Leslie, nommé « immigrant », qui permet d'introduire dans la population un nombre fixe d'individus tous les ans. Les immigrants sont considérés comme étant des subadultes (dans leur 2^{ème} année) et arrivant juste avant la reproduction, ils contribuent donc immédiatement à la reproduction de l'année considérée avec les mêmes paramètres de reproduction que les individus subadultes locaux et leur probabilité de survie est identique à celle des individus locaux jusqu'à la reproduction suivante.

Enfin, nous avons intégré dans le modèle un taux de mortalité additionnelle due aux collisions avec les éoliennes, en ajoutant un paramètre de

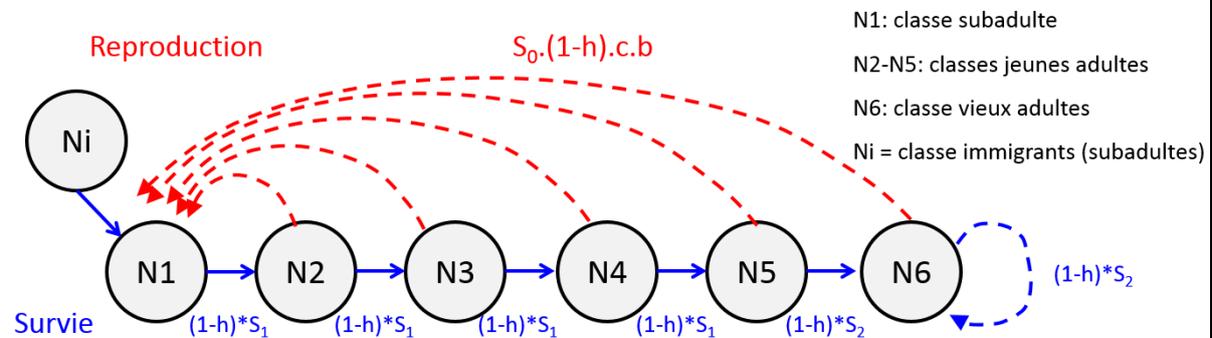
« prélèvement » (un taux de prélèvement annuel b). Comme les mortalités ont essentiellement lieu en cours de reproduction, nous avons appliqué ce taux de prélèvement à la fois sur la survie et sur la reproduction, considérant que la ponte ou la nichée d'un individu qui meurt lors d'une collision ne peut arriver à terme et est donc perdue en termes de fécondité.

Le cycle de vie final et la matrice de Leslie résultante, basée sur 7 stades, sont détaillés en figure 2.

Simulations démographiques

Dans une première approche rétrospective, nous avons exploré le potentiel de notre modèle à décrire la croissance de la population de l'Hérault. Cette étape avait pour but de bien calibrer le modèle pour s'assurer ensuite de la qualité des prédictions de modélisation de l'impact des collisions. Nous avons utilisé autant de matrices que d'années de suivis sur cette population (période 2006-2016). Les matrices annuelles étaient complétées avec les valeurs de chaque année observées sur la population de Crau pour les survies et pour la population de l'Hérault pour les paramètres de reproduction. Sachant que le nombre d'éoliennes sur le Causse d'Aumelas a progressivement augmenté au cours des années (voir plus haut), nous avons augmenté progressivement le taux de collision, qui est considéré comme maximum les trois dernières années (2014-2016), au 2/3 de ce maximum les 4 années précédentes (2010-2013) et au tiers de ce maximum les 3 premières années (2007-2009) (tableau 2). L'adéquation entre les prédictions du modèle et les observations de terrain a été évaluée visuellement en comparant les effectifs simulés aux effectifs observés dans la population de l'Hérault, en tenant compte des mortalités par éoliennes et de l'immigration. Nous avons également simulé la trajectoire de la population sans surmortalité par éoliennes pour calculer ce qu'aurait pu être l'effectif de cette population sans surmortalité éolienne.

Figure 2 : cycle de vie du faucon crécerellette et la matrice de Leslie résultante, basée sur 7 stades, avec b le taux de mortalité induit par les collisions avec les éoliennes, N_i le nombre d'immigrants annuel, s_0 la probabilité de survie sur la première année de vie des individus, s_1 la probabilité de survie après 1 an à 6 ans, s_2 la probabilité de survie après 6 ans, c_1 la proportion de reproducteurs à 1 an, c_2 la proportion de reproducteurs après 1 an et b la fécondité exprimée en nombre de femelles produites par femelle. Les valeurs de chaque paramètre, issu des analyses, pour les bonnes et mauvaises années, sont détaillées dans le tableau en bas de la figure.



		Moyenne \pm erreur-type	
		Bonne année	Mauvaise année
Survie			
S_0	juvénile	0.569 \pm 0.061	0.431 \pm 0.045
S_1	subadulte et adulte (1-6 ans)	0.764 \pm 0.038	0.647 \pm 0.042
S_2	vieil adulte >6 ans	0.657 \pm 0.047	0.529 \pm 0.053
Fréquence de reproduction			
C_1	subadulte	0.2	0.15
C_2	adulte	0.9	0.9
Fécondité : productivité de femelle par femelle			
b	Subadulte/adulte	1.22	1.17
Nombre d'immigrants annuels			
N_i	subadulte	10	10
Taux de mortalité par éoliennes			
h	1996-2011	0.013	0.013
	2009-2012	0.026	0.026
	2013-2016	0.040	0.040

Pour la deuxième étape d'analyse prospective, notre objectif était de déterminer comment le taux de croissance de population allait être affecté en faisant varier le taux de collisions, le nombre d'immigrants, et en fonction de modifications climatiques probables. Puisque la reproduction et la survie des individus sont fortement dépendantes des conditions climatiques dans la zone d'hivernage (Mihoub *et al.* 2010), nous avons développé des modèles incluant de la stochasticité environnementale, en considérant deux types d'années : de bonnes années pour lesquelles les paramètres démographiques sont élevés et de mauvaises années pour lesquelles les paramètres démographiques sont faibles. Nous avons utilisé les résultats des valeurs de survie issus de la population

de Crau en distinguant les années « bonnes » et « mauvaises », à partir d'un seuil établi sur la médiane des valeurs moyennes des survies annuelles sur la série 1994-2016. Pour les fécondités, les estimations sont issues de la population de l'Hérault lors des mêmes années.

Nous avons ensuite réalisé 1 000 projections démographiques sur 20 ans, en partant des effectifs de 2016 (260 femelles, voir résultats), avec une fréquence de 50 % des mauvaises et bonnes années (équivalente à la fréquence observée entre 2006 et 2016). Comme les prévisions du GIEC prévoient une augmentation des sécheresses au Sahel dans les 20 prochaines années (Dai 2013), nous avons simulé ce changement climatique en augmentant la

fréquence de mauvaises années (25 % de bonnes années et 75 % de mauvaises années). Le taux de croissance de la population est calculé sur l'ensemble de la population (les 7 stades) en calculant la moyenne des taux de croissance inter-annuels pour chaque simulation. Nous avons étudié les modifications du taux de croissance de population selon différents scénarios de taux de collision (variant de 0 à 50 % de la population mourant par collisions par an) et d'immigration (comparant la situation actuelle avec 10 immigrants par an, à une situation sans immigration).

Pour les deux types de modélisation, il est nécessaire de connaître les effectifs des classes d'âge dans la population. Or nous ne disposons chaque année que du nombre de couples reproducteurs, constitué d'un mélange d'individus d'adultes et subadultes dans des proportions inconnues. Pour reconstituer les effectifs des classes d'âge incluant donc à la fois les non-reproducteurs et les reproducteurs, nous avons utilisé la structure d'âge

stable prédite par la matrice de Leslie (structure stable à l'équilibre et donc indépendante des effectifs initiaux) auxquels nous avons combiné les taux de reproduction des classes d'âge.

Toutes les simulations démographiques ont été réalisées avec le logiciel R (R Development Core Team 2010), en utilisant les [packages 'popbio'](#).

Résultats

Fécondité

En plaine de Crau, le pourcentage des individus subadultes nicheurs (âgés d'1 an) est de 48 % et le pourcentage des adultes nicheurs, dont l'âge est égal ou supérieur à deux ans, est de 88 % (fig. 3). Dans l'Hérault, le succès reproducteur varie de 2,36 à 2,97 avec une valeur moyenne de 2,51 (fig. 4). Le taux moyen de réussite égale 89,9 % (variant entre 81,8 % et 97,8 %).

Fig. 3 :

Fréquence de reproduction pour les faucons crécerellettes subadultes et adultes en plaine de Crau, entre 1994 et 2016.

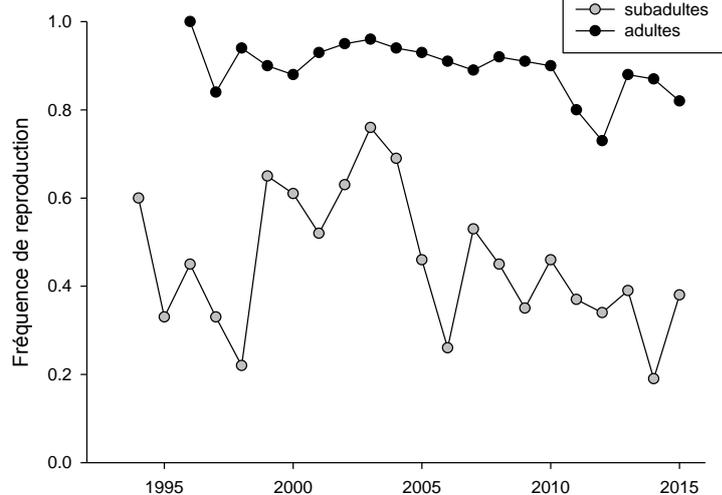
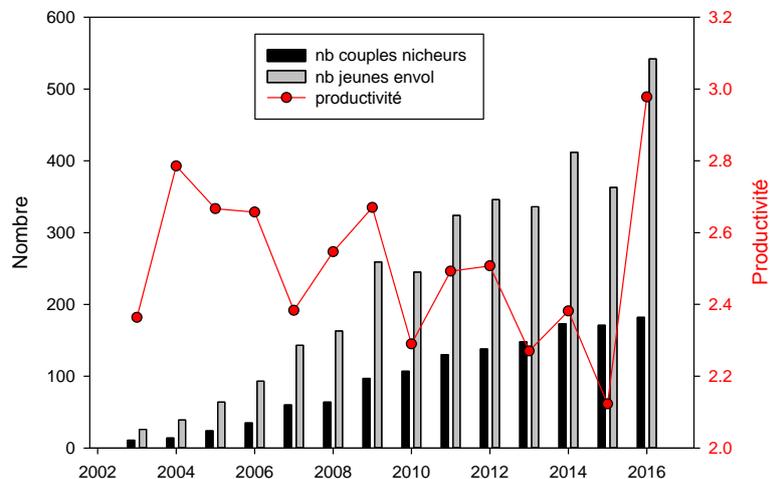


Fig 4 :

Bilan de la reproduction (nombre de couples nicheurs, nombre de jeunes à l'envol et productivité) des faucons crécerellettes dans la population de l'Hérault entre 2003 et 2016.

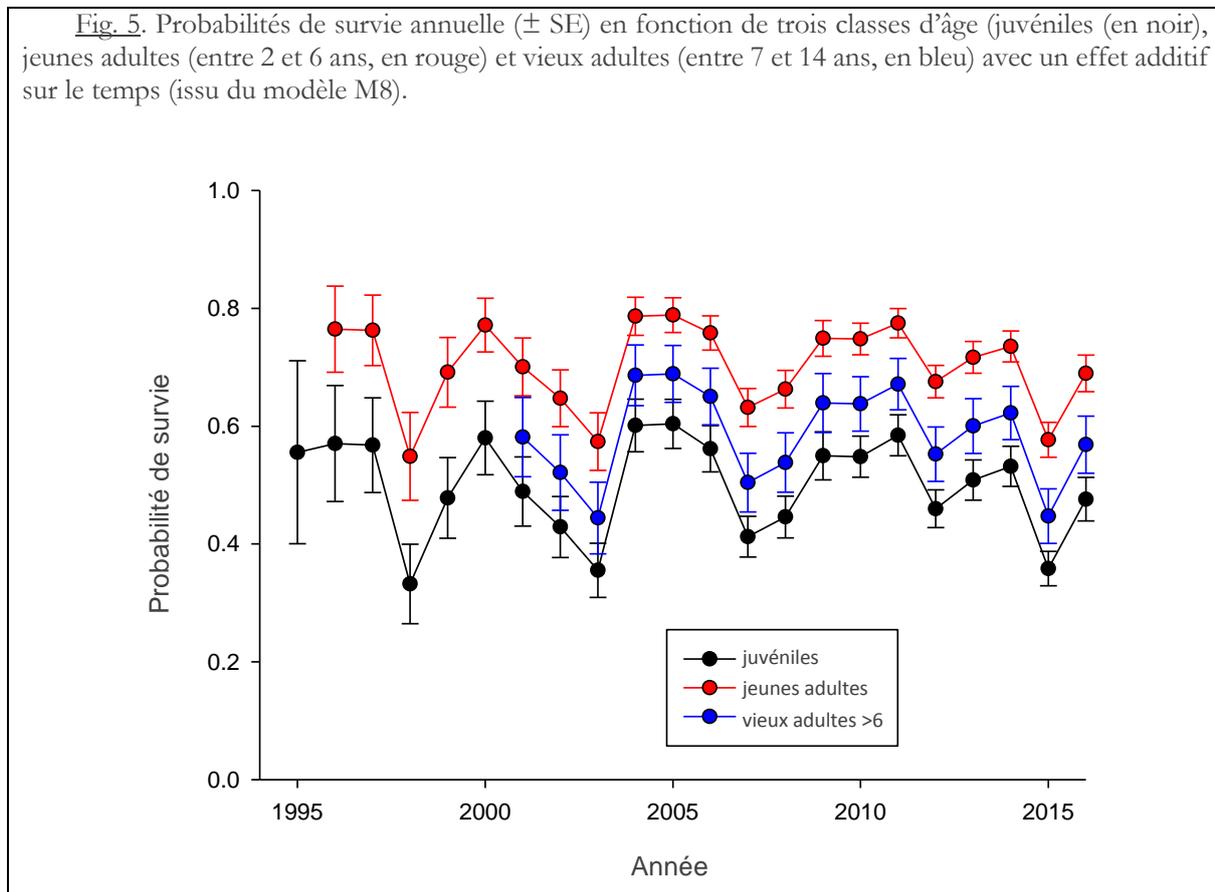


Probabilité de survie

Le modèle qui décrit le mieux les données est un modèle additif sur le temps (modèle M8, voir détails en annexe A), où les probabilités de survie varient de manière parallèle entre les trois classes d'âge (fig. 5). Les probabilités moyennes de survie pour les juvéniles, les jeunes adultes et les vieux

adultes sont respectivement de $0,50 \pm 0,05$, $0,70 \pm 0,04$, et $0,58 \pm 0,05$. En triant les valeurs de survie de manière croissante, il devient possible d'attribuer des classes d'années « bonnes » ou « mauvaises » en fonction de si elles se trouvent respectivement au-dessus ou en dessous de la valeur médiane (tableau dans la figure 2).

Fig. 5. Probabilités de survie annuelle (\pm SE) en fonction de trois classes d'âge (juvéniles (en noir), jeunes adultes (entre 2 et 6 ans, en rouge) et vieux adultes (entre 7 et 14 ans, en bleu) avec un effet additif sur le temps (issu du modèle M8).



Analyse de mortalité par éoliennes

Sur l'ensemble du parc éolien du cause d'Aumelas, 31 cadavres de Faucons crécerellettes ont été découverts depuis 2011, dont 26 entre 2013 et 2016 (tableau 1). Après correction des biais dus à la persistance des cadavres, à l'efficacité du prospecteur et à la surface réellement prospectée, les estimations du nombre de cadavres induits par ces aérogénérateurs pour la période 2013-2016 sont comprises entre 61 cas de mortalité (méthode Erickson) à 90 (méthode Jones) (tableau 1). La formule de Huso (2011), que nous considérons comme étant plus fiable, a servi de base au calcul du taux de mortalité annuel, et prédit 83,2 cadavres

sur la période de 4 ans, soit 3,2 fois plus que les 26 cadavres trouvés effectivement sur le terrain. Entre 2013 et 2016, 6,5 cadavres ont été trouvés en moyenne par an, ce qui revient à $6,5 \times 3,2 = 20,8$ individus probablement tués par an (âges et sexes confondus, donc $20,8/2 = 10,4$ femelles). En considérant un sex-ratio équilibré et une population femelle de 260 sur les dernières années (voir plus loin), le taux de surmortalité est donc égal à $10,4/260 = 0,039$, soit environ 4 % par an.

Analyse PVA rétrospective

Le modèle matriciel prédit une structure en âge stable avec 73 % de femelles reproductrices et 27 % de femelles non reproductrices. Avec 190 couples

reproducteurs en 2016, le nombre total de femelles adultes et subadultes devait se situer autour de 260 dans la population.

D'après les effectifs observés, le taux de croissance inter-annuel λ observé pour la population de l'Hérault entre 2006 et 2016 est de 1.179 (courbe bleue sur la fig. 6A). Pour obtenir un tel taux de croissance inter-annuel avec la mortalité additionnelle due aux éoliennes, le modèle prédit qu'il faudrait injecter environ 10 immigrants par an dans la population (fig. 6A). En modélisant la trajectoire de la population sans mortalité éolienne, les effectifs augmentent bien plus vite, avec un pic étant estimé à 250 couples reproducteurs en 2015, contre 204 pour le modèle incluant la mortalité, soit une réduction de 18 % induite par les mortalités par collision.

Analyse PVA prospective

Si la situation actuelle se maintenait pendant les 20 prochaines années, avec une alternance équilibrée

d'années bonnes et mauvaises, en l'absence d'immigration, le taux de croissance inter-annuel λ baisserait de manière strictement linéaire avec le taux de mortalité induit par les collisions (fig. 7A). Ainsi chaque pourcent supplémentaire de surmortalité par collision induirait une baisse de 1 % de λ . La population commencerait à décroître ($\lambda < 1$) à partir de taux de mortalité par collision supérieur à 0.07. En présence de 10 immigrants par an, le taux de croissance devrait décroître de manière exponentielle (fig. 7B). La population commencerait à décroître pour un taux de mortalité par collision de 0.10 soit seulement 3 % de plus qu'en absence d'immigration. L'immigration permet de tamponner les effets de la surmortalité.

Si les conditions d'hivernage se dégradent avec un doublement de la fréquence de mauvaises années, il suffirait d'un taux de collision de 0.02 pour que la population commence à décliner en absence d'immigration (fig. 7C). Ce taux de collision serait de 0.045 en présence de 10 immigrants par an (fig. 7D).

Fig. 6 : Effectifs observés (bleu) et prédits par la PVA (en rouge) de faucons crécerellettes dans la population de l'Hérault entre 2006 (année 1) et 2016 (année 10): A) avec une mortalité additionnelle due aux collisions sur les éoliennes (à gauche ; valeur observée de 4 % par an sur les trois dernières années, 2.6 % sur les 4 années précédentes, 1.3 % sur les 3 premières années) ; et B) sans mortalité additionnelle due aux éoliennes (à droite).

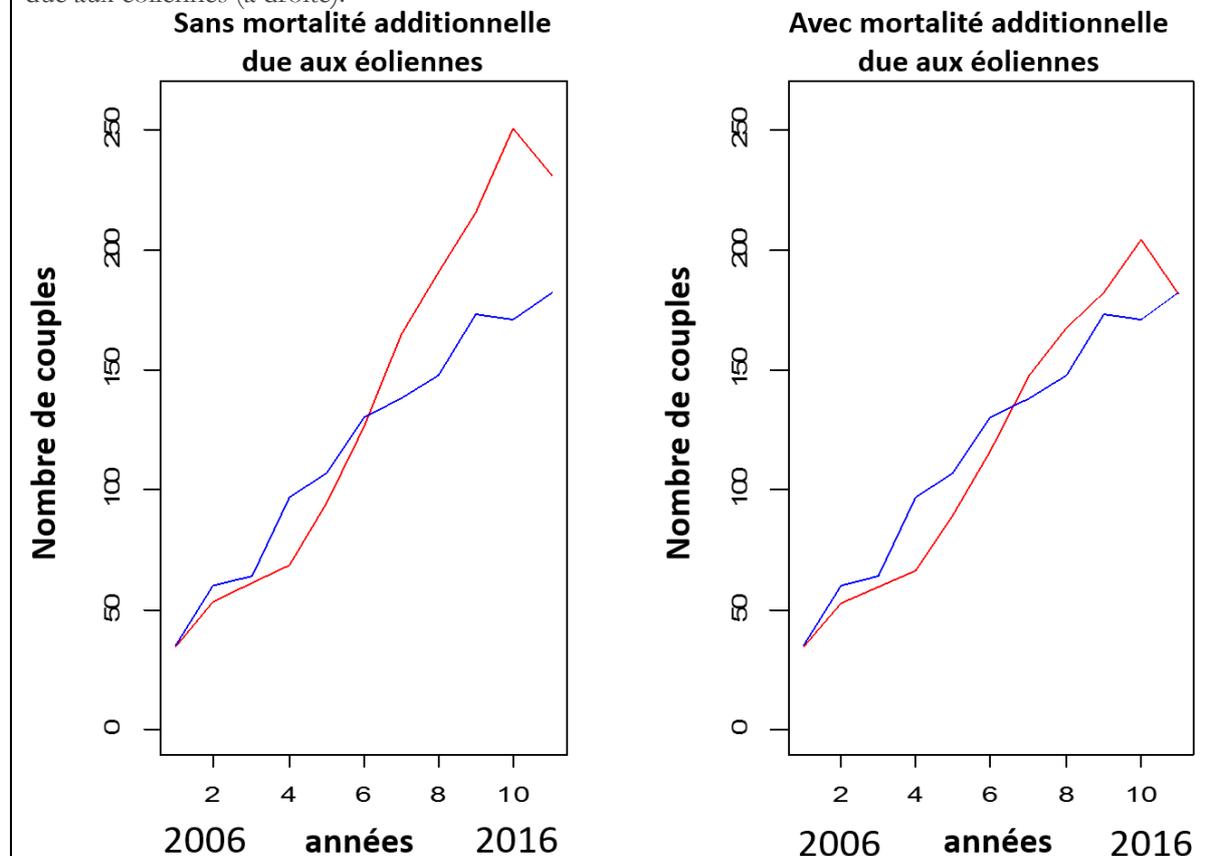
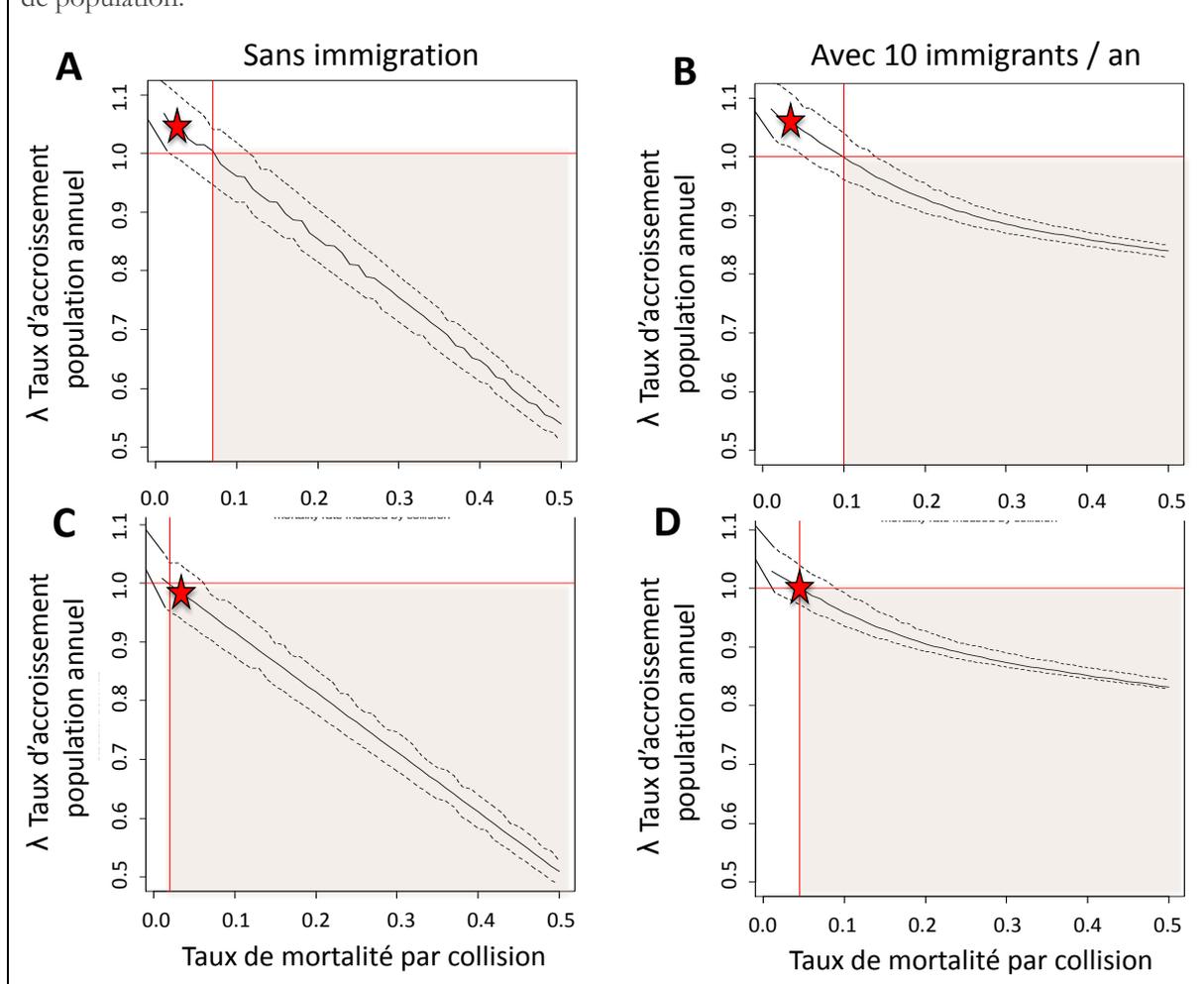


Tableau 1 : résultats du suivi de mortalité entre 2013 et 2016 et estimations corrigées avec les trois formules standard (détails des paramètres en annexe A). Les valeurs moyennes annuelles sont données avec les intervalles de confiance à 95 % entre crochets.

	Saison	Nb de leurres	Paramètres des formules											Correction du nombre de cadavres		
			<i>N_a</i>	<i>N_b</i>	<i>P</i>	<i>d</i>	<i>I</i>	<i>tm</i>	<i>P'</i>	<i>p</i>	<i>f</i>	<i>é</i>	<i>a</i>	Erikson	Jones	Huso
2013	Printemps	20	3	0	0,62	0,85	3,33	3,73	0,64	0,66	7,46	1,24	1,38	4,31	6,11	5,92
	Été	26	4	0	0,46	0,85	3,33	3,75	0,64	0,67	7,5	1,25	1,77	7,33	10,35	10,52
	Automne	62	1	0	0,27	0,85	3,33	2,76	0,55	0,58	5,52	0,66	1,01	1,42	3,27	3,13
	Sous Total	108	8	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13,06 [4,62-25,50]	19,73 [7,46-39,41]	19,57 [7,10-37,24]
2014	Printemps-été	20	5	0	0,25	0,80	3,50	2,40	0,48	0,52	4,80	1,00	1,325	12,08	17,17	15,74
	Été-automne	30	0	0	0,25	0,66	3,50	2,40	0,48	0,52	4,80	1,00	1,217	0,00	0,00	0,00
	Sous Total	50	5	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12,08 [2,13-32,22]	17,17 [3,18-44,98]	15,74 [2,97-39,29]
2015	Printemps	26	0	0	0,42	0,69	3,50	2,38	0,48	0,52	4,76	1,00	1,22	0,00	0,00	0,00
	Été	24	5	0	0,38	0,58	3,50	2,83	0,53	0,57	5,66	1,00	1,36	14,57	21,88	20,55
	Automne	12	0	0	0,51	0,91	3,50	3,83	0,63	0,65	7,66	1,00	1,09	0,00	0,00	0,00
	Sous Total	62	5	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14,57 [2,28-22,46]	21,88 [3,41-33,14]	20,55 [3,19-31,02]
2016	Printemps	20	4	0	0,39	0,85	3,47	3,10	0,57	0,60	6,20	1,00	1,20	6,35	9,93	9,43
	Été	18	4	0	0,26	0,77	3,50	2,00	0,41	0,47	4,00	1,00	1,64	14,78	20,27	17,89
	Automne	17	0	0	0,68	0,76	3,46	2,41	0,48	0,53	4,82	1,00	1,02	0,00	0,00	0,00
	Sous Total	55	8	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21,14 [4,77-36,60]	30,20 [6,79-51,84]	27,33 [6,24-47,29]
2013 - 2016	Total	275	26	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	60,85	88,98	83,18

Fig. 7. Variation du taux de croissance inter-annuel λ de la population de faucons crécerellettes, en fonction du taux de mortalité induit par les collisions avec les éoliennes. à gauche en l'absence d'immigration, à droite avec 10 immigrants par an ; A et B : avec une alternance équilibrée entre bonnes et mauvaises années ; C et D : avec 75% de mauvaises années, dues à une dégradation des conditions d'hivernage. Les lignes rouges indiquent le seuil de mortalité au-delà duquel la population décline ($\lambda < 1$, zone grisée). L'étoile rouge indique le taux actuel de mortalité par collision et le taux actuel de croissance de population.



Discussion

Après avoir failli disparaître de France au tournant des années 1980, où ne subsistait plus que 2 couples en 1983 en plaine de Crau, le Faucon crécerellette a initié une reconquête spectaculaire de ses effectifs, jusqu'à ~ 400 couples en 2016 en France. La croissance de cette population, limitée alors à la Crau, était initialement très forte : 28,4 % en moyenne 1983-1992. Elle s'est ensuite réduite à ~ 11 % en moyenne dans la décennie 1993-2002. En 2003, la découverte d'une deuxième colonie (spontanée) de 11 couples dans l'Hérault puis le début de la réintroduction d'une troisième colonie dans l'Aude, relancent la croissance globale de la population française (près de 21 % en moyenne 2003-2010). Depuis lors, le taux de croissance a spectaculairement chuté puisqu'il n'est plus que de 0,56 % en moyenne sur la période 2011-2015.

Pour sa part, la population héraultaise est passée d'une croissance moyenne de 38,4 % entre 2002 et 2006, à une croissance de 7,1 % entre 2011 et 2015. Ces changements récents refléteraient, outre la part relativement réduite de l'immigration, des modifications des conditions d'hivernage en région sahélienne (Mihoub *et al.* 2010, Pilard 2017). Ils viennent tempérer la vision optimiste qui régnait à la fin du premier plan national d'actions (Pilard 2011), visant à atteindre une population dépassant 500 couples en 2016, accompagnée d'une expansion géographique en France méditerranéenne.

Dans ce contexte, la mortalité additionnelle importante mesurée sur le parc éolien d'Aumelas (de l'ordre de 4 % des effectifs ces dernières années) interroge sur l'avenir de la population, héraultaise et française (sachant que la population héraultaise produit plus de la moitié des jeunes annuellement). En 2006, quand les onze premières éoliennes

commençaient à fonctionner, la population de Faucons crécerellette de l'Hérault était alors de 35 couples et son taux de croissance annuelle de 46 % : la perte de croissance due à la mortalité probable, estimée *a posteriori* à 1,3 %, était donc absorbable (représentant moins de 3 % de la croissance globale). En 2009, quand le parc a été étendu à 24 éoliennes, la population a atteint 97 couples et a commencé à coloniser 2 autres villages au Nord et à l'Est, avec une croissance annuelle d'environ 52 % : la perte de croissance due à la mortalité probable par collision, estimée *a posteriori* à 2,6 %, était donc encore absorbable (représentant moins de 5 % de la croissance globale). En 2014, quand le parc a été encore étendu avec 31 éoliennes, les colonies reproductrices étaient dispersées sur 11 sites, dont le plus proche (Villeveyrac) se trouve à moins de 3 km des éoliennes. Au total il y avait 173 couples autour du Causse d'Aumelas et la croissance annuelle héraultaise n'était plus que de 17 % : la perte de croissance due à la mortalité probable, calculée à partir du suivi de mortalité en place depuis 2010 à 4 %, est déjà beaucoup plus importante (représentant 19 % de la croissance globale). En 2016, la colonie héraultaise (toujours sur 11 sites) semblait stabilisée à 182 couples, avec un taux de croissance annuel de 6,4 % depuis 2014 : la perte de croissance due à la mortalité probable, calculée à partir du suivi de mortalité en place depuis 2010 à 4 %, est très importante (représentant 38,5 % de la croissance globale).

Pendant la période du second plan national d'actions (2011-2015), à croissance réduite à 7,1 % en moyenne, la pression de mortalité (réduisant de 4 % la croissance) sur la population héraultaise est très importante puisqu'elle représente 36 % de la croissance globale attendue. On peut donc en déduire que les mortalités ont d'ores et déjà contribué à ralentir significativement la croissance des colonies héraultaises (rassemblant près de la moitié des effectifs des colonies françaises).

Si les conditions climatiques en hivernage au Sahel empirent et que le taux de croissance diminue encore de ce fait, le taux actuel de mortalité entraînera une régression brute des effectifs, non compensable par l'immigration dans l'hypothèse, assumée, où cette dernière reste stable.

La mise en place progressive depuis 2013 (complète sur les 31 éoliennes depuis mars 2017) du système d'effarouchement/arrêt DT-Bird n'a pas suffi à arrêter les mortalités (4 cadavres trouvés en 2017 sur un total de 16 cadavres trouvés sous des éoliennes équipées de DT-Bird) et ne donne pas de garantie suffisante de réduction de l'impact de mortalité sur cette population. On peut craindre par ailleurs que l'accumulation de différents parcs

éoliens dans le sud de la France ne vienne amplifier ces impacts. Ainsi, 2 autres cas de mortalité sous des éoliennes d'un parc de l'Aude ont été découverts à proximité d'un dortoir post-nuptial, proche de nombreux parcs éoliens. Plusieurs projets éoliens en cours d'instruction dans l'Aude, l'Hérault ou la Crau pourraient amplifier le phénomène.

Conclusion

Les suivis d'impact éolien espagnols puis français ont révélé l'extrême sensibilité à la mortalité (du fait d'un comportement peu farouche vis à vis des éoliennes) du Faucon crécerellette (Barrios & Rodriguez 2007, Thaxter *et al.* 2017). Après un déclin spectaculaire en Europe lié principalement aux séries de conditions d'hivernage mauvaises dans les années 1970 au Sahel, aggravées parfois par des persécutions humaines directes en France, de nombreux efforts de conservation tant en péninsule ibérique qu'en France (et au Sénégal sur le principal dortoir découvert (Pilard *et al.* 2011)) ont permis une amélioration de la situation de l'espèce en Europe de l'Ouest.

Le développement très important des parcs éoliens dans le sud de la France et en Espagne depuis une vingtaine d'années fait peser une nouvelle menace sur ses habitats et sa population, dont cette étude permet de mesurer concrètement les effets dans une des deux principales populations françaises. Il est urgent de mettre en place des suivis fiables et pluriannuels de la mortalité sous les parcs existant n'en disposant pas à proximité des deux autres populations, notamment celle de Crau.

Trouver des moyens efficaces pour réduire l'impact des parcs éoliens existants proches des colonies et sites de dortoirs post-nuptiaux est une priorité pour l'avenir de l'espèce. Faute de moyen efficace disponible, il faudra se poser la question de l'arrêt diurne des parcs durant la période de présence de l'espèce. Au-delà, il apparaît indispensable de préconiser le refus de création de tout nouveau parc éolien dans les domaines vitaux de l'espèce et aux alentours des dortoirs post-nuptiaux réguliers. Pour ces derniers, nous manquons encore d'information sur les distances parcourues par les oiseaux vers les zones de gagnages et ne pouvons donc actuellement fixer précisément un rayon tampon autour des dortoirs à respecter. Les suivis autour du dortoir hivernal du Sénégal montrent toutefois qu'il faut s'attendre à des distances de plusieurs dizaines de kilomètres. À l'avenir des suivis télémétriques d'individus fréquentant les principaux dortoirs pourraient être aussi nécessaires pour mieux estimer ces impacts potentiels supplémentaires.

Remerciements

Nous remercions toutes les personnes ayant été impliquées dans les suivis des populations de faucons crécerelletes, à la fois dans l'Hérault et en Crau, ainsi que les suivis de mortalité. Nous remercions également les organisateurs du Séminaire Eolien et Biodiversité à Artigues-près-Bordeaux en novembre 2017. Ce travail a été réalisé dans le cadre du comité de pilotage du Plan National d'Actions pour le Faucon Crécerellette.

Références

- Baerwald EF, D'Amours GH, Klug BJ, Barclay RMR (2008) Barotrauma is a significant cause of bat fatalities at wind turbines. *Current Biology* 18:R695-R696
- Barrios L, Rodriguez A (2007) Spatiotemporal patterns of bird mortality at two wind farms of southern Spain. In: De Lucas M, Janss GFE, Ferrer M (eds) *Birds and wind farms; Risk assessment and mitigation*. Quercus, Madrid, p 229-239
- Carrete M, Sánchez-Zapata JA, Benítez JR, Lobón M, Donázar JA (2009) Large scale risk-assessment of wind-farms on population viability of a globally endangered long-lived raptor. *Biol Conserv* 142:2954-2961
- Choquet R, Lebreton JD, Gimenez O, Reboulet A-M, Pradel R (2009) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPTURE-RECAPTURE data. *Ecography* 32:1071-1074
- Choquet R, Rouan L, Pradel R (2008) Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. *Env Ecol Stats* 16:847-868
- Cook ASCP, Robinson RA (2017) Towards a framework for quantifying the population-level consequences of anthropogenic pressures on the environment: The case of seabirds and windfarms. *J Environ Manag* 190:113-121
- Cramp S, Simmons KEL (1982) *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa, Vol II, Hawks to Bustards*. Oxford University Press, Oxford
- Dai A (2013) Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change* 3:52
- De Lucas M, Janss GFE, Ferrer M (eds) (2007) *Birds and wind farms; Risk assessment and mitigation*, Vol. Quercus, Madrid
- De Lucas M, Janss GFE, Whitfield DP, Ferrer M (2008) Collision fatality of raptors in wind farms does not depend on raptor abundance. *J Appl Ecol* 45:1695-1703
- Drewitt AL, Langston RHW (2006) Assessing the impacts of wind farms on birds. *Ibis* 148:29-42
- Drewitt AL, Langston RHW (2008) Collision Effects of Wind-power Generators and Other Obstacles on Birds. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134:233-266
- Frick WF, Baerwald EF, Pollock JF, Barclay RMR, Szymanski JA, Weller TJ, Russell AL, Loeb SC, Medellin RA, McGuire LP (2017) Fatalities at wind turbines may threaten population viability of a migratory bat. *Biol Conserv* 209:172-177
- Huso MMP (2011) An estimator of wildlife fatality from observed carcasses. *Environmetrics* 22:318-329
- Lekuona JM, Ursua C (2007) Avian mortality in wind power plants of Navarra (Northern Spain). In: De Lucas M, Janss GFE, Ferrer M (eds) *Birds and wind farms; Risk assessment and mitigation*. Quercus, Madrid, p 177-192
- Loss SR, Will T, Marra PP (2015) Direct mortality of birds from anthropogenic causes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46:99-120
- Marques AT, Batalha H, Rodrigues S, Costa H, Pereira MJoR, Fonseca C, Mascarenhas M, Bernardino J (2014) Understanding bird collisions at wind farms: An updated review on the causes and possible mitigation strategies. *Biol Conserv* 179:40-52
- Martin GR (2011) Understanding bird collisions with man-made objects: a sensory ecology approach. *Ibis* 153:239-254
- Mihoub J-B, Gimenez O, Pilard P, Sarrazin F (2010) Challenging conservation of migratory species: Sahelian rainfalls drive first-year survival of the vulnerable Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Biol Conserv* 143:839-847
- Mihoub JB (2009) Réintroductions et comportements de sélection d'habitat: de la modélisation à l'application - cas du Vautour moine *Aegypius monachus* et du Faucon crécerellette *Falco naumanni*. PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie
- Moncorps S, Sibley J-P (2016) oiseaux de france métropolitaine. In: *La liste rouge des espèces menacées en France*. UICN France, MNHN, LPO, SEOF & ONCFS, Paris, p 20
- Pilard P (2011) Plan national d'actions pour le Faucon crécerellette 2011-2015, Vol. Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable, des Transports et du Logement, Paris

- Pilard P (2017) Bilan du Plan national d'Actions Faucon crécerellette 2011-2015 Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable, des Transports et du Logement
- Pilard P, Lelong V, Sonko A, Riols C (2011) Suivi et conservation du dortoir de rapaces insectivores (Faucon crécerellette *Falco naumanni* et Élanion naucier *Chelictinia riocourii* de l'île de Kousmar (Kaolack / Sénégal). *Alauda* 79:295-312
- R Development Core Team (2010) R: A language and environment for statistical computing, Vol version 2.10. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Schaub M (2012) Spatial distribution of wind turbines is crucial for the survival of red kite populations. *Biol Conserv* 155:111-118
- Thaxter CB, Buchanan GM, Carr J, Butchart SHM, Newbold T, Green RE, Tobias JA, Foden WB, O'Brien S, Pearce-Higgins JW (2017) Bird and bat species' global vulnerability to collision mortality at wind farms revealed through a trait-based assessment. *Proc R Soc Lond B* 284
- Thelander CG, Smallwood KS (2007) The Altamont Pass wind resource area's effect on birds: a case history. In: De Lucas M, Janss GFE, Ferrer M (eds) *Birds and wind farms; Risk assessment and mitigation*. Quercus, Madrid, p 25-46
- Wang S, Wang S, Smith P (2015) Ecological impacts of wind farms on birds: Questions, hypotheses, and research needs. *Renewable and Sustainable Energy Reviews* 44:599-607
- Williams BK, Conroy MJ, Nichols JD (2002) *Analysis and management of animal populations*, Vol. Academic Press

Annexe A

Détails des principaux coefficients de correction du suivi mortalité et formules de calcul.

Nom et formule	Variable	Conditions/Hypothèses
<p>Erickson</p> $N \text{ estimé} = \left[(Na - Nb) * \frac{I}{tm * d} \right] * a$	<p>Na : nombre total de cadavres retrouvés</p> <p>Nb : le nombre d'oiseaux tués par une autre cause que les éoliennes (cadavres ne présentant pas les symptômes d'une mort par collision, projection / barotraumatisme)</p> <p>I : durée de l'intervalle (entre 2 visites), équivalent à la fréquence de passage (en jours)</p> <p>tm : durée moyenne de persistance d'un cadavre (en jours).</p> <p>d : taux d'efficacité (ou taux de détection) du chercheur.</p> <p>a : coefficient de correction surfacique</p>	<p>Cette équation est adaptée de la formule de Winkelman, mais permet de faire le calcul même</p> <p>lorsque le taux de prédation est très élevé (donc le taux de persistance est nul).</p>
<p>Jones</p> $N \text{ estimé} = \frac{Na - Nb}{a * d * \hat{e} * P'}$	<p>Le taux de persistance est remplacé par la formule : P' = e^{-0,5*I/tm}</p> <p>L'intervalle effectif Î est égal à : -log(0,01) * tm</p> <p>ê : coefficient correcteur de l'intervalle équivalent à (Min I : Î) / I.</p>	<p>Le taux de mortalité est constant sur l'intervalle, la durée de persistance suit une variable exponentielle négative et la probabilité de disparition moyenne sur l'intervalle correspond à la probabilité de disparition d'un cadavre tombé à la moitié de l'intervalle</p>
<p>Huso</p> $N \text{ estimé} = \frac{Na - Nb}{a * d * p * \hat{e}}$	<p>P est le taux de persistance ou de prédation sur le site (plus le temps d'intervalle des recherches est court, plus P est proche de 1 et limite le biais).</p> <p>p = tm * (1 - e^{-1/tm}) / I</p>	<p>Mortalité constante sur l'intervalle et la probabilité de disparition au point moyen de l'intervalle n'est pas égale à la probabilité moyenne de persistance d'un cadavre</p>

Annexe B

Détail des analyses de survie

Les tests d'ajustement montrent une hétérogénéité dans le jeu de données (test global $X^2 = 831.6712$, $df = 70$, $p < 0.001$) détectant un problème de transience (test 3.SR $X^2 = 422.992$, $df = 21$, $p < 0.001$) mais pas de trap-dependence (test 2.CT $X^2 = 23.3356$, $df = 22$, $p = 0.2726$). En supprimant la première occasion de contrôles pour éliminer ce problème de transience (qui sera corrigé avec des modèles avec plusieurs classes d'âge), le test d'ajustement global est grandement amélioré, bien qu'encore significatif (test global $X^2 = 82.9161$, $df = 42$, $p = 0.00017$). Le problème de transience est alors complètement pris en compte (test 3.SR $X^2 = 59.3438$, $df = 42$, $p < 0.001$) mais il subsiste un léger problème de « trap-dependence » ($X^2 = 15.1022$, $df = 8$, $p = 0.057188$). En regardant plus en détail les résultats du test 2.CT, il apparaît que seules 3 années (occasions 11, 16 et 17) sur les 22 sont affectées par ce problème de « trap-dependence », sans raison évidente. L'intégration d'un coefficient de surdispersion $c = 82.91/42 = 1.97$ permettra de tenir compte de ce problème dans la sélection de modèles de survie.

La sélection des modèles est détaillée dans le tableau B.1. Un premier modèle M1 est réalisé avec une probabilité de survie Phi différente pour chacune des classes d'âge (a22) et une probabilité de recapture p différente pour 3 classes d'âge (a3 : juvénile (1ère année), subadultes (2ème année) et adultes (> 3 ans)) sans effet du temps. Les résultats montrent que la survie est faible chez les juvéniles, puis augmente chez les subadultes et jeunes adultes en demeurant stable jusque la 6^{ème} année, pour ensuite diminuer chez les individus plus âgés (fig. B.1). Aucun adulte de plus de 14 ans n'a été observé et seuls 22 individus de plus de 10 ans ont été observés sur 3489 poussins bagués. Pour les modèles suivants nous avons donc regroupé les âges en 3 classes : Juvénile (juv), jeunes adultes (Jad : ages 2 à 6) ; et vieux adultes (Vad : ages > 6).

Nous avons ensuite testé un modèle (M2) complètement temps-dépendant à la fois sur la survie (pour les trois classes d'âge juv, Jad, Vad) et sur les recaptures (a3). Nous avons ensuite sensiblement amélioré le modèle en simplifiant les taux de recapture pour ne poser un effet « temps » que sur les Subadultes (M3) et enfin un modèle où la probabilité de recapture est identique pour tous les individus et ne varie pas dans le temps (M4). Avec le modèle M4, les probabilités de recaptures pour les subadultes et adultes sont de 0.78 ± 0.02 et 0.97 ± 0.005 . Nous avons conservé ces probabilités de recaptures pour les modèles suivants.

Nous avons poursuivi la simplification du modèle en éliminant l'effet « temps » sur la survie des vieux adultes (M5), puis également sur les jeunes adultes (M6). En revanche, un modèle avec une probabilité de survie constante pour les trois classes d'âge (M7) a une valeur d'AIC plus élevée.

Tableau B.1 : sélection de modèles pour l'analyse de survie (avec coefficient de surdispersion de 1.97)

Modèle	np	Deviance	QAIC	QAICc
M8 Phi((Juv,Jad,Vad)+t) p(Subad,Adultes)	26	11 707.0384	5 994.6591	5 994.8373
M6 Phi(juv.t,Jad,Vad) p(Subad,Adultes)	26	11 736.1574	6 009.4403	6 009.6185
M5 Phi(juv.t,Jad.t,Vad) p(Subad,Adultes)	46	11 681.3507	6 021.6197	6 022.1700
M7 Phi(juv,Jad,Vad) p(Subad,Adultes)	5	11 866.3189	6 033.5121	6 033.5197
M4 Phi(juv.t,Jad.t,Vad.t) p(Subad,Adultes)	61	11 653.0530	6 037.2553	6 038.2199
M3 Phi(juv.t,Jad.t,Vad.t) p(Subad.t,Adultes)	81	11 580.7128	6 040.5344	6 042.2327
M2 Phi(juv.t,Jad.t,Vad.t) p(Subad.t,Adultes.t)	101	11 522.9798	6 051.2283	6 053.8692
M1 Phi(a22) p(Subad,Adultes)	24	11 850.4632	6 063.4636	6 063.6159

Fig. B.1 : probabilité de survie (\pm SE) en fonction de l'âge des individus (issu du modèle M1). A partir de 10 ans, les estimations ne reposent plus que sur une vingtaine d'individus (points gris) et sur aucun individu à partir de 15 ans (points blancs).

