

Projet de recherche
« Réduction de la Mortalité Aviaire
dans les Parcs Éoliens en Exploitation »

Description de la méthode utilisée pour obtenir les valeurs de paramètres démographiques pour chaque espèce

Thierry Chambert ¹, Mathilde Deleaux ² et Aurélien Besnard ³

¹ CNRS, UMR5175 CEFE, Montpellier, France

² Stagiaire SUPAGRO, UMR5175 CEFE, Montpellier, France

³ EPHE, UMR5175 CEFE, Montpellier, France

Introduction

Les valeurs des paramètres démographiques (survies et fécondités, par classe d'âge) des 60 espèces d'oiseaux (Table A1) de la liste prioritaire du workpackage 2 du programme MAPE ont été obtenues de la façon suivante.

Premièrement, nous avons effectué des recherches bibliographiques afin de récolter le maximum de valeurs répertoriées dans la littérature scientifique et la littérature grise pour les 60 espèces ciblées. Les informations qui ont été récoltées sont les suivantes : probabilités de survie¹ annuelle et valeurs de productivité² de différentes classes d'âge, informations biométriques (masse corporelle, envergure, surface alaire, etc.) et traits d'histoire de vie (taille de couvée, âge à première reproduction, longévité). Ces informations ont été répertoriées dans une base de données Access. Au total, 748 données de survie, couvrant 50 espèces, et 333 données de productivité, couvrant 51 espèces, ont été obtenues. De plus, les valeurs moyennes de masse corporelle, de taille de couvée et d'âge à première reproduction ont été récoltées pour toutes les espèces.

Les valeurs manquantes de survie adulte (10 espèces) et productivité adulte (9 espèces) ont ensuite été inférées à partir de régressions linéaires. En effet, il existe une relation forte entre ces paramètres démographiques et les propriétés biométriques et de traits d'histoire de vie des espèces (Sæther & Bakke 2000; Scholer et al. 2020), ce qui permet en général de pouvoir assez bien prédire ce type de valeurs manquantes (James et al. 2021). En ce qui concerne les valeurs de survie et de productivité des classes d'âge non adultes, les valeurs manquantes étaient plus nombreuses. Nous avons inféré celles-ci à partir des valeurs disponibles pour une espèce (valeur pour la classe « adulte » notamment et autres classes d'âges si disponible).

Les prédictions des valeurs manquantes ont donc été réalisées en plusieurs étapes :

1. Prédiction des valeurs manquantes de **survie adulte** (pour 10 espèces) à partir de la masse corporelle et de la taille de couvée des espèces.
2. Prédiction des valeurs manquantes de **productivité adulte** (pour 9 espèces) à partir de la masse corporelle et de la taille de couvée des espèces.
3. Prédiction des valeurs manquantes de survie et de productivité **pour les classes d'âge non adultes** à partir du ratio estimé de ces paramètres entre les différentes classes d'âge. Cette approche est moins précise que l'approche par régression linéaire, mais c'était la seule option possible du fait du manque de données disponibles pour réaliser une régression sur les paramètres de chaque classe d'âge.

¹ Dans la suite du document, nous utilisons le terme « survie » pour désigner la probabilité de survie annuelle.

² La productivité correspond au nombre de jeunes à l'envol (moyen) produits par un couple reproducteur. Cette métrique, fortement corrélée à la fécondité, est celle qui est le plus souvent disponible dans la littérature. C'est donc cette variable que nous utilisons comme proxy de la fécondité.

Prédiction des valeurs manquantes de survie adulte

Dans un premier temps, nous avons évalué le degré de corrélation entre survie adulte et trois variables explicatives potentielles : masse corporelle, taille de couvée et âge à première reproduction.

Dans notre jeu de données de 50 espèces, il existe une relation positive assez forte ($R^2 = 0,65$) entre la survie adulte moyenne et le logarithme de la masse corporelle. Toutefois, on remarque que deux familles, les Laridae et les Phasianidae, font figure d'outliers (Figure 1). Après avoir retiré les 6 espèces appartenant à ces deux familles, la relation devient d'autant plus marquée ($R^2 = 0,83$; Figure 2). Il existe également une relation (négative) assez forte entre survie adulte et taille de couvée ($R^2 = 0,71$). La relation (positive) entre survie adulte et âge à maturité est quant à elle moins marquée ($R^2 = 0,58$).

La combinaison de ces différentes variables dans une régression multiple révèle que le meilleur modèle inclue le logarithme de la masse corporelle et la taille de couvée comme prédicteurs ($R^2 = 0,88$) mais pas l'âge à maturité, dont l'effet s'avère non significatif ($p = 0,45$) une fois que les deux autres variables ont été prises en compte. Son inclusion dans le modèle n'améliore donc pas la prédictibilité ($R^2 = 0,88$) des valeurs manquantes. Cette observation n'est pas surprenante étant donné que l'âge à maturité est fortement corrélé à la masse corporelle ($r = 0,82$) et à la taille de couvée ($r = 0,72$). Son inclusion, en plus de ces deux variables, est donc totalement redondante.

L'ajout d'un effet « famille » pour tenir compte de l'inertie phylogénétique permet d'améliorer la prédictibilité de la survie adulte ($R^2 = 0,97$), et cela même lorsque l'on inclut les deux familles outliers ($R^2 = 0,97$) dans le jeu de données. Mais étant donné que les valeurs à prédire concernent certaines espèces appartenant à une famille différente (ex : Strigidae) de celles représentées par les 50 espèces disponibles, nous avons choisi d'utiliser le modèle sans effet « famille ». En effet, l'effet « famille » ne peut pas être estimée pour une famille non représentée dans les données. En l'absence d'une estimation du paramètre spécifique à une famille donnée, la capacité prédictive du modèle avec effet « famille » devient alors moins bonne que celle d'un modèle sans effet « famille ».

Les valeurs prédites par le modèle sont fournies dans le Tableau 1.

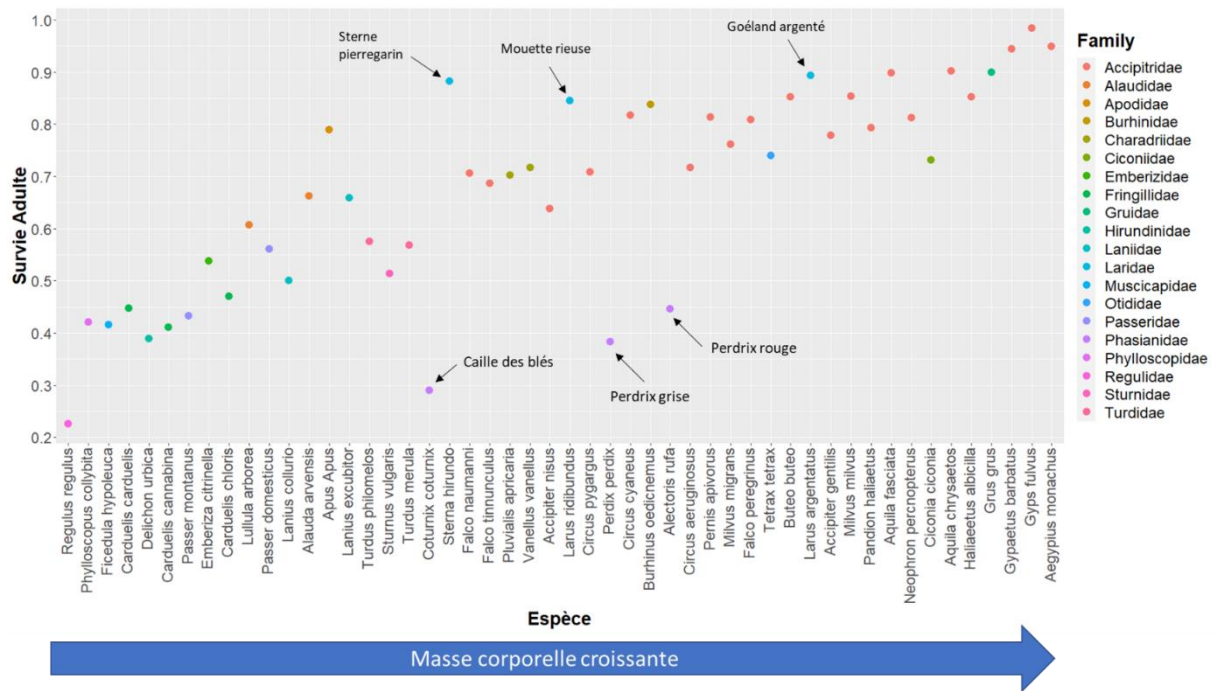


Figure 1. Valeurs moyennes de survie adulte de 50 espèces classées dans l'ordre de masse corporelle croissante.

On remarque que les Laridae et les Phasianidae sont des outliers.

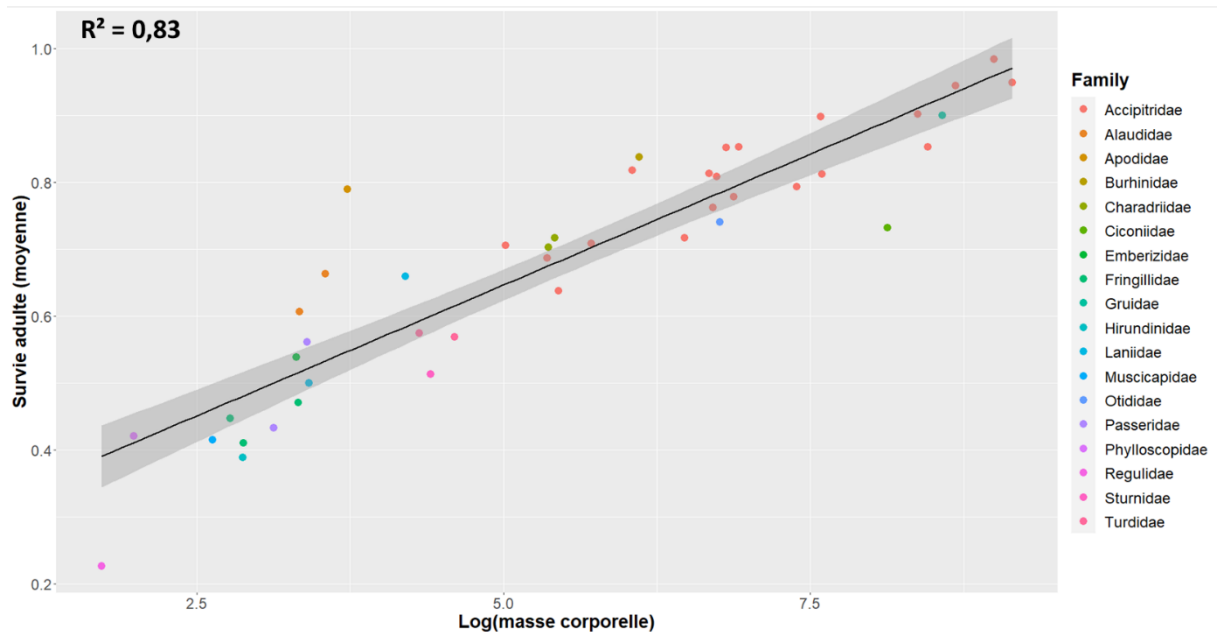


Figure 2. Relation entre survie adulte et masse corporelle (log).

Tableau 1. Valeurs manquantes de survie adulte prédites par la régression.

Espèce	Masse corporelle (g)	Taille de couvée	Age à maturité	Survie adulte prédite
<i>Asio flammeus</i>	354	6.75	1	0.58
<i>Bubo bubo</i>	2608	2.75	2.25	0.85
<i>Ciconia nigra</i>	3000	3.25	3	0.84
<i>Elanus caeruleus</i>	237	3.25	1	0.70
<i>Emberiza calandra</i>	50	5	1	0.54
<i>Erithacus rubecula</i>	16	6	1	0.44
<i>Lanius meridionalis</i>	70	5.1	1	0.56
<i>Lanius minor</i>	48	5	1	0.54
<i>Lanius senator</i>	36	5.5	1	0.51
<i>Regulus ignicapillus</i>	6	9.5	1	0.25

Prédiction des valeurs manquantes de productivité adulte

Comme pour la survie adulte, nous avons d'abord évalué le degré de corrélation entre la productivité adulte et les trois variables explicatives potentielles : masse corporelle, taille de couvée et âge à première reproduction.

La visualisation de la relation entre la productivité adulte et la masse corporelle révèle une tendance négative significative ($R^2 = 0,37$; $P < 0,001$), mais avec 5 espèces outliers : le Moineau domestique (*Passer domesticus*), la Pie-grièche à poitrine rose (*Lanius minor*), la Perdrix grise (*Perdix perdix*), l'Alouette lulu (*Lullula arborea*), la Caille des blés (*Coturnix coturnix*). Après avoir retiré ces 5 espèces, la relation devient plus marquée ($R^2 = 0,46$; Figure 3). Il existe également une relation (positive) forte de la productivité adulte avec la taille de couvée ($R^2 = 0,58$), ainsi qu'avec l'âge à maturité (relation négative) mais de façon moins marquée ($R^2 = 0,41$).

Comme avec la survie adulte, la meilleure combinaison inclue deux variables comme prédicteurs, le logarithme de la masse corporelle et la taille de couvée, dans un même modèle ($R^2 = 0,61$). Là encore, l'ajout de l'âge à maturité est inutile et redondant ($R^2 = 0,61$) une fois que les deux autres variables ont été prises en compte. L'ajout d'un effet « famille » pour tenir compte de l'inertie phylogénétique permet ici d'améliorer nettement la prédictibilité de la productivité adulte ($R^2 = 0,92$), même lorsque l'on inclut les 5 espèces outliers ($R^2 = 0,82$). Mais étant donné que les valeurs à prédire concernent certaines espèces appartenant à une famille différente (ex : Regulidae) de celles représentées par les 51 espèces disponibles, nous avons utilisé le modèle sans effet « famille ».

Les valeurs prédites par le modèle sont fournies dans le

Tableau 2.

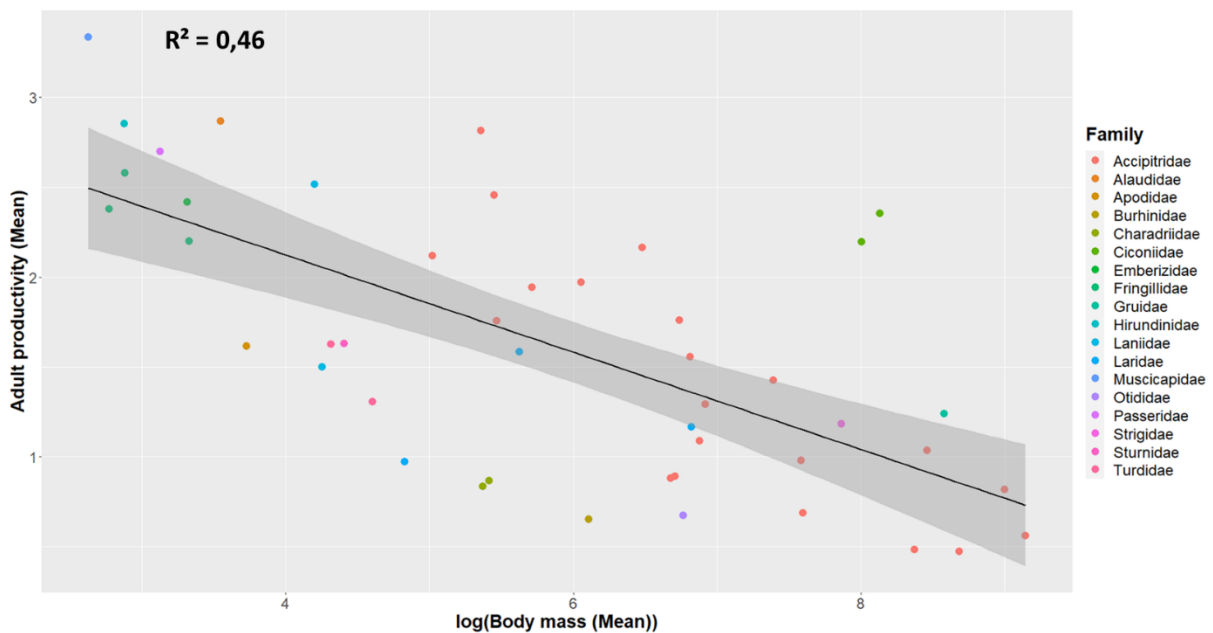
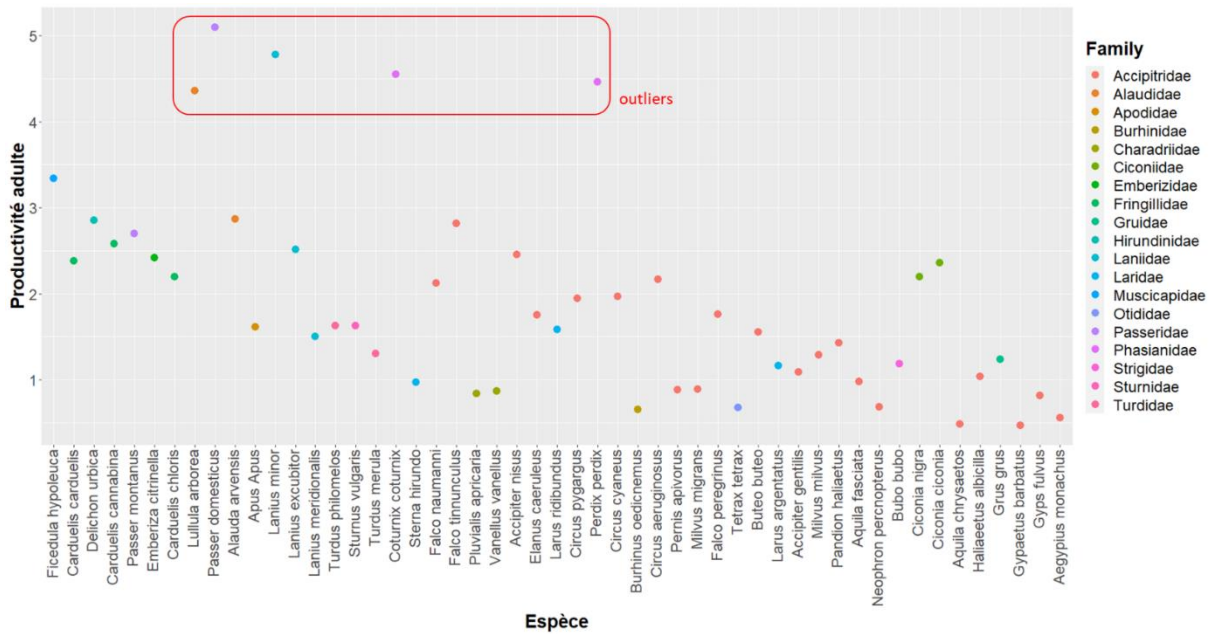


Tableau 2. Valeurs manquantes de productivité adulte prédites par la régression.

Espèce	Masse corporelle (g)	Taille de couvée	Age à maturité	Productivité prédite
Alectoris rufa	467	11.4	1	4.42
Asio flammeus	354	6.8	1	2.78
Emberiza calandra	50	5.0	1	2.36
Erithacus rubecula	16	6.0	1	2.83
Lanius collurio	30	5.0	1	2.41
Lanius senator	36	5.5	1	2.57
Phylloscopus collybita	7.3	5.5	1	2.73
Regulus ignicapillus	6.2	9.5	1	4.19
Regulus regulus	5.6	9.5	1	4.19

Prédiction des valeurs manquantes pour les classes d'âge non adultes

Les valeurs manquantes de **survie** pour les **classes d'âge non adultes** ont été estimées à partir du ratio des valeurs disponibles de survie des différentes classes d'âge. Les valeurs moyennes et écart-types du ratio de survie entre classes d'âges successives sont fournies dans le Tableau 3.

Cette approche est moins précise que l'approche par régression linéaire, mais c'était la seule option réaliste du fait du manque de données disponibles pour réaliser une régression sur les paramètres de chaque classe d'âge.

Tableau 3. Valeurs moyennes et écart-types (SD) du ratio de survie entre classes d'âges successives. La classe d'âge A0 correspond à la classe « juvénile », c'est-à-dire les individus dans leur première année de vie. La classe d'âge A1 correspond aux individus ayant 1 an révolu, donc dans leur deuxième année de vie. Et ainsi de suite.

Ratio de classe d'âge	Moyenne du ratio	SD du ratio
A1/A0	1.470	0.516
A2/A1	1.028	0.126
A3/A2	1.051	0.177
A4/A3	1.068	0.115
A5/A4	1.068	0.032
A6/A5	1.012	NA

Pour les valeurs manquantes de **productivité** des **classes d'âge non adultes**, il n'a pas été possible de calculer de façon fiable le ratio des valeurs entre classes d'âge successives. Ceci est dû (i) à la faible disponibilité de données de **productivité** sur les **classes d'âge non adultes** et (ii) au fait que ces valeurs sont pour beaucoup égales à zéro (productivité nulle) étant donné qu'elles concernent des classes immatures. Seules neuf valeurs de ratio de productivité subadulte, toute espèces confondues et toutes classes d'âge confondues, étaient disponibles (Tableau 4) ; ce qui est bien trop faible pour estimer de façon fiable les valeurs moyennes de cinq ratios (de A2/A1 à A6/A5).

Tableau 4. Résumé des information disponibles pour le calcul du ratio de productivité subadulte entre classes d'âges successives. Le ratio A1/A0 n'est pas inclus car, pour la classe d'âge A0, la valeur de productivité est forcément nulle.

Ratio de classe d'âge	Nombre de valeurs disponibles	Moyenne du ratio	SD du ratio
A2/A1	4	2.609	2.550
A3/A2	2	2.846	0.373
A4/A3	2	0.997	0.004
A5/A4	1	1.019	NA
A6/A5	0	NaN	NA

Faute de mieux, nous avons donc inférer les valeurs manquantes de productivité de la façon suivante : Premièrement, nous avons rempli les valeurs nulles de productivité pour toutes les classes immatures grâce à l'information d'âge à maturité, qui est disponible pour toutes les espèces. Ceci a permis de combler 77% des valeurs manquantes. Autrement dit, seulement 23% de valeurs manquantes (soit 27 valeurs au total) concernaient des valeurs non-nulles de productivité subadulte. Pour ces 27 valeurs restantes, nous avons appliqué la règle suivante :

- Si seule la valeur de productivité adulte était disponible pour l'espèce en question, nous avons considéré que les valeurs de productivité subadulte étaient égale à la moitié de la valeur de productivité adulte
- Si seule une valeur de productivité subadulte d'une classe d'âge plus jeune était également disponible (en plus de la productivité adulte), nous avons considéré que la/les valeur(s) de productivité subadulte intermédiaire(s) manquante(s) était(ent) égale(s) à la médiane entre cette valeur subadulte disponible et la valeur de productivité adulte.

Cette approche est bien sûre subjective, mais en l'absence de plus de données fiables, nous avons considéré que c'était la meilleure option pour fournir une approximation correcte de ces valeurs manquantes.

Conclusion

L'objectif des travaux présentés dans ce document était de fournir des valeurs pertinentes de paramètres démographiques pour les 60 espèces d'oiseaux incluses dans l'application *eo/pop*. Bien

que les survies et fécondités soient relativement stables au sein d'une espèce (Scholer et al. 2020; James et al. 2021), leurs valeurs exactes peuvent varier d'une population à une autre, et même varier au cours temps pour une même population (Souchay et al. 2018).

Ici, l'objectif n'était donc pas d'avoir des valeurs « exactes », car elles sont de toute façon variables d'un site à un autre, mais d'obtenir des valeurs (i) qui soient proches des valeurs moyennes typiques de l'espèce, et (ii) qui soient surtout représentatives la stratégie démographique de chaque espèce, le long du gradient entre « espèces à cycle rapide » et « espèces à cycle lent ». Les espèces à cycle rapide (ex : petits passereaux) sont des espèces pour lesquelles la contribution démographique de la fécondité est plus importante que celle de la survie adulte. Inversement, pour les espèces à cycle lent, dites « longévives », la contribution de la survie adulte est plus importante que celle de la fécondité.

Nous rappelons à ce propos que lors de l'analyse d'impact démographique avec l'application *eolpop*, les valeurs de paramètres démographiques sont de toute façon réajustées de sorte à correspondre à la valeur du taux de croissance de la population « locale » (tendance de population fournie par l'utilisateur).

Le travail de recherche bibliographique nous a permis d'obtenir :

- 465 valeurs de survie adulte, couvrant 50 espèces
- 283 valeurs de survie pour les classes d'âge non adultes, couvrant 43 espèces (pour 126 paramètres de survie non adultes requis, au total)
- 221 valeurs de productivité adulte, couvrant 51 espèces
- 12 valeurs de productivité pour les classes d'âge subadultes, couvrant 7 espèces (parmi les 37 paramètres non nuls de fécondité subadulte requis, pour 28 espèces)

Ces valeurs empiriques ont donc permis de couvrir une proportion importante des paramètres requis. L'utilisation de valeurs issues de la littérature est une approche robuste lorsque la littérature est abondante sur une espèce, et que de nombreuses valeurs issues de sites différents sont disponibles. *A contrario*, lorsqu'il n'existe que peu d'études sur une espèce, cette démarche a ses limites car les valeurs fournies ne sont pas forcément toujours représentatives des *valeurs moyennes* de paramètres démographiques à l'échelle de l'espèce. Ceci est d'autant plus vrai pour les valeurs de fécondités qui ont tendance à être plus labiles d'un site à un autre que les valeurs de survie, notamment pour les espèces longévives. Ceci explique sans doute la plus grande variance (et la prédictibilité $[R^2]$ moins bonne) observée pour les valeurs de fécondité (Figure 3).

Pour les valeurs manquantes nous avons eu recours à différentes méthodes d'approximation, comme décrit plus haut. L'estimation des survies adultes moyennes à partir d'une régression linéaire est sans doute très fiable, étant donné la forte prédictibilité ($R^2 = 0,88$) de ce paramètre à partir des covariables disponibles. Il faut également garder à l'esprit que cela ne concernait que 10 espèces sur 60. L'estimation des valeurs de productivité adulte à partir d'une régression linéaire est probablement aussi assez fiable, au vu de la tendance nette observée entre ce paramètre et les covariables disponibles (Figure 4), bien que la prédictibilité de ce paramètre ($R^2 = 0,61$) soit moins

bonne que pour la survie adulte. Cette approximation par régression linéaire ne concernait que 9 espèces sur 60.

En ce qui concerne les valeurs manquantes de survie et de fécondité pour les classes d'âge non adultes, nous indiquons que les approximations faites sont moins fiables que pour les valeurs adultes, du fait du manque de données existantes. Les valeurs manquantes ne représentaient heureusement qu'une faible proportion des valeurs requises, en termes d'espèces et de classes d'âges concernées, pour ces paramètres.

Malgré ces limites, les valeurs obtenues sont cohérentes avec ce qui est connu de la stratégie démographique et d'histoire de vie de chacune des 60 espèces de la liste. Les approximations qui ont été faites sont donc suffisantes pour remplir l'objectif rappelé plus haut. Toutefois, en cas de doute sur la pertinence de certaines valeurs de paramètre démographique, nous encourageons les utilisateurs de l'application *eo/pop* à faire des recherches complémentaires (bibliographie, etc.). Il est en effet possible de modifier manuellement les valeurs de survie et de fécondité d'une espèce dans l'application et des valeurs pourraient être disponibles dans de nouvelles publications au cours du temps (ou être disponible auprès de personnes travaillant sur les espèces cibles mais non publiées).

Références bibliographiques

- James TD, Salguero-Gómez R, Jones OR, Childs DZ, Beckerman AP. 2021. Bridging gaps in demographic analysis with phylogenetic imputation. *Conservation Biology* **35**:1210–1221. Wiley Online Library.
- Sæther B-E, Bakke Ø. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* **81**:642–653. Wiley Online Library.
- Scholer MN, Strimas-Mackey M, Jankowski JE. 2020. A meta-analysis of global avian survival across species and latitude. *Ecology Letters* **23**:1537–1549. Wiley Online Library.
- Souchay G, Besnard A, Perrot C, Jakob C, Ponce F. 2018. Anthropogenic and natural factors drive variation of survival in the red-legged partridge in southern France. *Wildlife Biology* 2018. BioOne.

Annexes

Table A1. Les 60 espèces de la liste prioritaire du workpackage 2 du programme MAPE.

Espèce (nom scientifique)	Espèce (nom vernaculaire)	Famille	Masse (g)	Taille de couvée
<i>Accipiter gentilis</i>	Autour des palombes	Accipitridae	972.1	2.8
<i>Accipiter nisus</i>	Epervier d'europe	Accipitridae	232.6	4.5
<i>Aegypius monachus</i>	Vautour moine	Accipitridae	9 375.0	1.0
<i>Alauda arvensis</i>	Alouette des champs	Alaudidae	34.7	3.9
<i>Alectoris rufa</i>	Perdrix rouge	Phasianidae	466.5	11.4
<i>Apus Apus</i>	Martinet noir	Apodidae	41.6	2.5
<i>Aquila chrysaetos</i>	Aigle royal	Accipitridae	4 336.6	2.3
<i>Aquila fasciata</i>	Aigle de Bonelli	Accipitridae	1 969.8	1.5
<i>Asio flammeus</i>	Hibou des marais	Strigidae	354.0	6.8
<i>Bubo bubo</i>	Grand Duc d'Europe	Strigidae	2 608.2	2.8
<i>Burhinus oediconemus</i>	Oediconème criard	Burhinidae	448.3	2.0
<i>Buteo buteo</i>	Buse variable	Accipitridae	909.8	3.3
<i>Carduelis cannabina</i>	Linotte mélodieuse	Fringillidae	17.9	5.0
<i>Carduelis carduelis</i>	Chardonneret élégant	Fringillidae	16.0	5.0
<i>Carduelis chloris</i>	Verdier d'Europe	Fringillidae	27.9	5.0
<i>Ciconia ciconia</i>	Cigogne blanche	Ciconiidae	3 404.2	4.3
<i>Ciconia nigra</i>	Cigogne noire	Ciconiidae	3 000.0	3.3
<i>Circus aeruginosus</i>	Busard des roseaux	Accipitridae	650.9	4.3
<i>Circus cyaneus</i>	Busard Saint-Martin	Accipitridae	425.1	4.6
<i>Circus pygargus</i>	Busard cendrée	Accipitridae	303.2	4.2
<i>Coturnix coturnix</i>	Caille des blés	Phasianidae	104.0	10.4
<i>Delichon urbica</i>	Hirondelle de fenêtre	Hirundinidae	17.8	4.0
<i>Elanus caeruleus</i>	Elanion Blanc	Accipitridae	237.0	3.3
<i>Emberiza calandra</i>	Bruant proyer	Emberizidae	49.5	5.0
<i>Emberiza citrinella</i>	Bruant jaune	Emberizidae	27.5	3.8
<i>Erithacus rubecula</i>	Rouge-gorge familier	Muscicapidae	16.0	6.0
<i>Falco naumanni</i>	Faucon crecerellette	Accipitridae	151.3	4.4
<i>Falco peregrinus</i>	Faucon pèlerin	Accipitridae	843.4	3.3

Espèce (nom scientifique)	Espèce (nom vernaculaire)	Famille	Masse (g)	Taille de couvée
<i>Falco tinnunculus</i>	Faucon crecerelle	Accipitridae	211.9	4.7
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Gobemouche noir	Muscicapidae	13.9	5.8
<i>Grus grus</i>	Grue cendrée	Gruidae	5 319.0	2.0
<i>Gypaetus barbatus</i>	Gypaète barbu	Accipitridae	5 900.0	1.5
<i>Gyps fulvus</i>	Vautour fauve	Accipitridae	8 109.0	1.0
<i>Haliaeetus albicilla</i>	Pygargue à queue blanche	Accipitridae	4 726.3	2.1
<i>Lanius collurio</i>	Pie-grièche écorcheur	Laniidae	30.4	5.0
<i>Lanius excubitor</i>	Pie-grièche grise	Laniidae	66.7	5.5
<i>Lanius meridionalis</i>	Pie-grièche méridionale	Laniidae	70.3	5.1
<i>Lanius minor</i>	Pie-grièche à poitrine rose	Laniidae	48.4	5.0
<i>Lanius senator</i>	Pie-grièche à tête rousse	Laniidae	36.0	5.5
<i>Larus argentatus</i>	Goéland argenté	Laridae	915.5	2.3
<i>Larus ridibundus</i>	Mouette rieuse	Laridae	277.3	2.6
<i>Lullula arborea</i>	Alouette lulu	Alaudidae	28.2	4.0
<i>Milvus migrans</i>	Milan noir	Accipitridae	818.2	2.4
<i>Milvus milvus</i>	Milan royal	Accipitridae	1 009.5	2.5
<i>Neophron percnopterus</i>	Vautour percnoptère	Accipitridae	1 992.2	2.0
<i>Pandion haliaetus</i>	Balbuzard pêcheur	Accipitridae	1 620.4	2.5
<i>Passer domesticus</i>	Moineau domestique	Passeridae	30.0	3.5
<i>Passer montanus</i>	Moineau friquet	Passeridae	22.8	4.5
<i>Perdix perdix</i>	Perdrix grise	Phasianidae	392.3	15.4
<i>Pernis apivorus</i>	Bondrée apivore	Accipitridae	792.7	2.0
<i>Phylloscopus collybita</i>	Pouillot véloce	Phylloscopidae	7.3	5.5
<i>Pluvialis apricaria</i>	Pluvier doré	Charadriidae	214.6	4.0
<i>Regulus ignicapillus</i>	Roitelet triple-bandeau	Regulidae	6.2	9.5
<i>Regulus regulus</i>	Roitelet huppé	Regulidae	5.6	9.5
<i>Sterna hirundo</i>	Sterne pierregarin	Laridae	125.0	2.4
<i>Sturnus vulgaris</i>	Etourneau sansonnet	Sturnidae	81.8	5.3

Espèce (nom scientifique)	Espèce (nom vernaculaire)	Famille	Masse (g)	Taille de couvée
<i>Tetrax tetrax</i>	Outarde canepetière	Otididae	864.9	3.8
<i>Turdus merula</i>	Merle noir	Turdidae	99.7	3.8
<i>Turdus philomelos</i>	Grive musicienne	Turdidae	74.9	4.0
<i>Vanellus vanellus</i>	Vanneau huppé	Charadriidae	225.0	3.9