



PROGRAMME LIFE NATURE :
« *RENFORCEMENT ET CONSERVATION DU FAUCON CRECERELLETTE DANS
L'AUDE (FR) ET L'EXTREMADURE (ES)* »
N° LIFE05NAT/F/000134
1^{er} septembre 2005 – 31 août 2009



Etude de la dynamique de la population française du Faucon crécerellette - Analyses de viabilité de la population -

Université Pierre et Marie Curie (UPMC)

<http://crecerellette.lpo.fr/>



Etude de la dynamique de la population française du Faucon crécerellette

- Analyse de viabilité de la population -

1. Rappels sur les connaissances disponibles sur le faucon crécerellette

a. L'espèce et son statut en Europe

Le faucon crécerellette (*Falco naumanni*) est un oiseau patrimonial du pourtour méditerranéen. Il se nourrit essentiellement d'insectes, plus rarement de lézards ou de micromammifères (Cramp & Simmons 1980) qu'il chasse en plaines agricoles ou naturelles de milieux tempérés ouverts (Donazar et al. 1993). C'est un rapace migrateur de longue distance présent au début du printemps de l'ouest de la péninsule ibérique au sud de la Russie pour nicher (Cramp & Simmons 1980) et repartant passer l'hiver en Afrique à la fin de l'été (Aparicio & Bonal 2002, Prugnolle et al. 2003).

Les aires d'hivernage africaines du faucon crécerellette se répartissent sur l'ensemble du continent africain, de la région du Sahel au sud de l'Afrique du Sud. Cependant, la majorité des faucons crécerellettes se reproduisant sur les pourtours du bassin méditerranéen, composant les populations dites ouest-européennes, hivernerait très probablement dans la partie ouest de la région sahélienne. Des repaires communautaires rassemblant de plusieurs centaines à plusieurs milliers d'individus ont été reportés à l'ouest du Sénégal, au Mali, au Burkina-Faso et au sud-ouest du Niger (Pilard et al. 2004, Pilard et al. 2005), P. Pilard, *comm. pers.*). De plus, les faucons crécerellettes de nombreux pays ouest-européens forment des rassemblements pré-migratoires en France, en Espagne et en Italie avant d'entreprendre leur migration vers l'Afrique, laissant supposer que les populations ouest-européennes fréquentes des sites d'hivernages communs, quelle que soit leur population d'origine. Les faucons crécerellettes ouest-européens semblent hiverner principalement en région sahélienne, alors que les populations est-asiatiques de faucons crécerellettes hiverneraient en Afrique du Sud.

Habituellement coloniale, cette espèce peut former des colonies de plusieurs dizaines de couples mais peut également s'apparier en couples isolés (Serrano, et al. 2007, Bustamante, 1997). La reproduction a lieu dans des cavités naturelles ou non, et il est même fréquent de le voir nicher en milieu urbain sous les toitures ou dans les interstices de bâtiments et d'édifices (Negro & Hiraldo 1993). La taille de ponte peut varier de 1 à 5 œufs avec une moyenne autour de 3 ou 4 œufs, et durant la période de ponte et d'incubation, un comportement de nourrissage de la part du mâle a pour but de prodiguer à la femelle les conditions physiques optimales à la ponte (Donazar et al. 1992). De nombreux travaux ont étudié le comportement de sélection d'habitat de cette espèce coloniale, notamment le recours à l'attraction conspécifique et au copiage d'habitat (e.g. (Serrano & Tella 2003, Serrano et al. 2003, Aparicio et al. 2007, Calabuig et al. 2008, Serrano et al. 2008). L'agrégation sociale des couples reproducteurs sur les sites de reproduction pourrait en outre être restreinte par la compétition entre les individus à travers un comportement de despotisme à forte densité, au détriment des jeunes reproducteurs (Serrano & Tella 2007).

Autrefois relativement commun, le faucon crécerellette a connu un fort déclin sur la totalité de son aire de distribution au cours du XX^{ème} siècle, essentiellement entre 1950 et 1990 (Hiraldo et al. 1996, Prugnolle et al. 2003). Les effectifs espagnols étaient estimés à 100 000 couples au début des années 1960 (Biljeveld 1974) et ont chuté de près de 80% en 30 ans, atteignant environ 4 500 couples en 1990 (González & Merino 1990). Des tendances similaires ont été reportées dans d'autres pays tel Israël

(Liven-Schulman et al. 2004), allant de la quasi-extinction dans de nombreux pays méditerranéens comme en France, en Italie et en Grèce (Prugnolle et al. 2003) jusqu'à l'extinction totale dans des pays d'Europe centrale (Hiraldo et al. 1996). Les changements globaux, tels que les changements d'utilisation des sols (Donázar et al. 1993, Bustamante 1997) conduisant à la fragmentation voire à la disparition de l'habitat de reproduction et d'alimentation (Forero et al. 1996), les facteurs climatiques (Rodriguez & Bustamante 2003) ou le recours croissant à l'utilisation de pesticides (Negro et al. 1993), sont certainement à l'origine du recul de cette espèce. Néanmoins, les causes exactes de déclin sont encore incertaines (Forero et al. 1996, Franco et al. 2005). Aujourd'hui, le statut de ce rapace figure comme vulnérable sur la liste rouge des espèces menacées (IUCN 2008), et reste d'un intérêt conservatoire important pour l'Union Européenne.

b. Les populations naturelles et réintroduite en France

Les populations françaises de faucons crécerellettes constituent la limite nord de l'aire de répartition de l'espèce en Europe occidentale. Au milieu du XX^{ème} siècle, cette espèce se répartissait en une dizaine de colonies dans la plupart des départements du sud de la France (Aude, Gard, Bouches-du-Rhône, Var et Vaucluse). Aujourd'hui, seules deux populations naturelles de faucons crécerellettes existent en France, situées en plaine de la Crau (Bouches-du-Rhône) et dans le village de Saint-Pons de Mauchien (Hérault). A ces deux populations, s'en ajoute une troisième en cours de réintroduction près de Narbonne (Aude). Les effectifs de la population française sont estimés à 240 couples environ pour l'année 2009, alors qu'il n'en restait que 2 ou 3 il y a seulement 25 ans.

La plaine de Crau abrite la plus grande population française de faucon crécerellette avec 150 couples reproducteurs en 2009. La plaine de Crau est un écosystème pseudo-steppe partiellement protégé par la Réserve Naturelle des Coussouls de Crau, et est située à l'est du delta du Rhône. Cet écosystème s'étend sur environ 9 000 hectares, mais l'essentiel des faucons crécerellettes se concentre sur une surface de 10 km² pour se reproduire. La population de la plaine de Crau est la plus ancienne connue en France, comptant 2 couples en 1983 et bénéficiant d'un suivi régulier depuis 1989. Dans cette région, les couples nichent principalement dans les cavités de tas de pierres à même le sol, vestiges de pratiques agricoles passées. Cependant, le taux de prédation est un facteur important d'échec de reproduction, et des nichoirs aménagés ont été installés sous des toitures de bergeries depuis 1999 par la LPO dans le but d'augmenter le succès reproducteur. Depuis 2002, le plan de restauration du faucon crécerellette en France financé par le Ministère de l'Ecologie et du développement durable et mis en œuvre par la LPO a permis la poursuite des mesures de protection de l'espèce sur l'ensemble de la France (Pilard et al. 2008). En raison de ces caractéristiques, de la durée à l'intensité de son suivi, la population cravenne (i.e. relative à la Crau) a été de fait choisie comme population de référence, sur laquelle repose toutes les analyses présentées.

La population héraultaise a été découverte en 2002, et abritait alors 11 couples reproducteurs. En 2008, 64 couples s'y sont reproduits, et environ 80 en 2009. Les faucons crécerellettes nidifient essentiellement sous les tuiles des habitations du village historique de Saint-Pons de Mauchien, et vont se nourrir dans les parcelles agricoles et viticoles environnantes (Pilard et al. 2008).

La population réintroduite audoise reste encore fragile, avec seulement 12 de couples en 2009. La réintroduction a été conduite sur la période 2006-2009 à proximité des Zones de Protection spéciale (ZPS, réseau Natura 2000) du massif de la Clape et de la basse plaine de l'Aude, dans le cadre du programme européen Life Transfert (Pilard 2006) et du Plan de restauration de l'espèce (Pilard et al. 2008). Le site de

lâcher est un environnement ouvert typique des besoins écologiques de l'espèce, et une colonie était d'ailleurs présente dans les falaises du massif de la Clape jusqu'en 1965 (*Anonyme*, source LPO). Le massif de la Clape est principalement composé de pelouses et de garrigues méditerranéennes, de bois de chênes verts et de pins d'Alep ainsi que de parcelles viticoles. La basse plaine de l'Aude, quant à elle, est une étendue recouverte de prairies de fauches, de steppes méditerranéennes salées, de friches et de parcelles viticoles. Les individus ont été réintroduits grâce à la méthode du taquet. Les poussins, issus d'élevage en captivité, ont été placés à l'âge de 20-25 jours dans une caisse de libération située sur un site aménagé, puis nourris jusqu'à leur envol. Il est à préciser la présence d'une volière abritant des faucons crécerellette adultes captifs sur le bâtiment de lâchers, prodiguant une information sociale, même artificielle, aux jeunes oiseaux au moment de leur envol. En 2006, 53 poussins ont ainsi été libérés, suivis de 53 en 2007, de 58 en 2008 et de 69 en 2009. Respectivement, 27, 9 et 23 individus sont revenus sur le site de lâcher de 2007 à 2009. Depuis, 2 couples se sont formés en 2007, 5 en 2008 et 12 en 2009, couples composés de jeunes réintroduits parfois appariés avec oiseaux exogènes. Les 2 premiers couples en succès ont été observés en 2008, produisant 3 jeunes à l'envol au total, et en 2009, 15 jeunes oiseaux sont nés libres.

2. Méthodologie générale

a. Suivi des faucons crécerellettes en Plaine de Crau

Toutes les données de suivi d'observation et de reproduction ont été recueillies grâce au travail de terrain des salariés et des bénévoles de la LPO et de la Réserve Naturelle des Coussouls de Crau pour le faucon crécerellette. La LPO a été désignée par le Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable et de la Mer comme opérateur national pour conduire le Plans de restauration de cette espèce.

Le suivi de la population a été possible grâce au marquage individuel des oiseaux. Les oiseaux ont été bagués par la pose de bague en plastique identifiable à longues distances sur un tarse, et d'une bague métallique gravée fournie par le Centre de Recherches par le Baguage de Populations d'Oiseaux (CRBPO) sur l'autre tarse. Toutes les lectures de bague ont été réalisées grâce à observations à distance avec une longue vue (grossissement x60-x80).

Chaque année, le suivi de la population de la Plaine de Crau a consisté en une prospection systématique des colonies de reproduction dès l'arrivée des faucons crécerellettes (début mars) jusqu'à leur départ (fin août), et a permis une surveillance régulière des faucons crécerellettes. Le suivi a permis la récolte de données de reproduction telles que la présence des couples et le nombre de jeunes produits, l'enregistrement des dates d'arrivée et de ponte, permettant l'obtention de données tels que le nombre de couples reproducteurs, leur localisation et le nombre de poussins à l'envol.

L'habitat de reproduction en plaine de Crau comprend différents sites de reproduction répartis de manière discrète dans l'espace. En conséquence, une colonie de reproduction désigne ici une entité spatialement distincte d'une autre, un bâtiment ou un tas de pierre, abritant potentiellement plusieurs cavités de reproduction.

b. Analyses statistiques et méthodes génériques

i. Analyses de Capture Marquage Recapture

L'estimation des probabilités de survie locale et d'accès à la reproduction ont été conduites à travers des analyses de Capture Marquage Recapture (CMR, (Lebreton et al. 1992).

Pour départager statistiquement les hypothèses biologiques testées et sélectionner le meilleur modèle CMR, le recours au critère AIC (Akaike 1973) par confrontation des scores AIC de chaque

modèle a été envisagé (Burnham & Anderson 2002). Le seuil de significativité a été considéré lorsque l'écart des scores (ΔAIC) était supérieur à 2 (Burnham & Anderson 2002). Tous les modèles de CMR multi-états (ou multi-événements) ont été construits et sélectionnés avec le logiciel M-Surge (Choquet et al. 2004). Les probabilités de paramètres estimés telle que la survie sont indiquées avec leur erreur standard ($\pm SE$).

ii. Statistiques descriptives et inférentielles

La plupart des analyses statistiques descriptives ou testant des inférences biologiques en mesurant l'influence de plusieurs facteurs explicatifs (variables explicatives) sur une variable à expliquer, ont été conduites à travers des modèles linéaires ou régressions logistiques (Debasis & Sreenivasa 2003), des modèles généralisés (GLMs, (McCullagh & Nelder 1989) ou des (Crawley 2007) ou des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMMs). Tous ces modèles s'appuient sur l'approche du maximum de vraisemblance, et ont été départagés sur des critères de score AIC de manière similaire aux analyses CMR (Akaike 1973). Les effets des variables explicatives et de leur interaction ont été sélectionnés par ajout et suppression successives de chaque variable, à la fois à partir des modèles le plus complets et des modèles les plus simples (*forward* et *backward stepwise selection*, (McCullagh & Nelder 1989, Ihaka & Gentleman 1996).

Les comparaisons de moyennes ont été réalisées à l'aide de tests paramétriques (χ^2 et de test de Student, (Johnson 1995), et les tests de comparaison de médianes avec la méthode de Mood (Conover 1971). Pour tous les tests statistiques, décrits ci-dessus ont été réalisés avec le programme R (R & Team 2007), incluant les packages *lme4* (GLMM) et *mgcv* (GAM) (Crawley 2007), et le seuil de significativité a été fixée à 95% ($P < 0,05$).

iii. Projection des dynamiques de populations

La dynamique des populations a été décrite à travers l'écriture matricielle de population structurée en classe d'âge, assumant un pas de temps annuel et un événement de reproduction par an. Les paramètres démographiques et des comportements de sélection d'habitat de reproduction estimés par cas d'espèces ont été utilisés comme paramètres des modèles. Dans un souci de réalisme, les effectifs des individus réintroduits ont été imposés conformément aux événements de remise en liberté et les deux sexes ont été exprimés explicitement, en considérant un sex-ratio supposé équilibré (i.e. 0,5). Les stochasticités démographique et environnementale ont été considérées dans la réalisation des processus des paramètres de survie, d'accès à la reproduction, d'appariement en couple et de reproduction (Legendre et al. 1999). Les écarts types des paramètres estimés ont été utilisés pour définir l'ampleur des variations des valeurs moyennes.

Les analyses de dynamiques de populations ont été réalisées en deux étapes. Premièrement, une étape de calibration du modèle a été entreprise sur une période correspondant à la durée des suivis, et pour laquelle les valeurs annuelles des paramètres démographiques ont été imposées pour la période sur lesquels ils ont été estimés. La calibration a consisté en la comparaison des observations des effectifs mesurés sur le terrain avec les effectifs des simulations, afin d'affiner les valeurs des paramètres démographiques potentiellement manquants (proportion de reproducteur, immigration ou émigration) avant de faire projection à plus long terme.

Une deuxième étape, dite de projection, extrapolant l'évolution future de la dynamique des populations sur 50 ans, a ensuite été conduite à partir de la calibration des paramètres manquants de l'étape précédente. Cette durée temporelle a été jugée raisonnable pour une échelle de gestion. Pour les

périodes temporelles en dehors des périodes d'estimations des paramètres démographiques, les valeurs moyennes ont été considérées et chaque simulation de scénario a consisté en 1000 trajectoires de Monte Carlo. Les seuils de régulation de populations, ou capacités de charge environnementales liées aux particularités locales de l'environnement et supposant un nombre maximal d'individus sur un habitat données ont été défini à partir d'éléments fournis par les experts de la LPO.

Le logiciel ULM, particulièrement adapté à la modélisation de population structurées (Legendre & Clobert 1995), a été utilisé ici.

3. Etude de la population de Crau et projection de la réintroduction de l'Aude

a. *Survie du faucon crécerellette et conditions climatiques en zone d'hivernage*

Les probabilités de réobservations sont fortes. Elles diffèrent entre les juvéniles et les adultes mais varient de manière similaire, confirmant l'intensité du suivi de la population en Crau. Le taux de contrôle des adultes est supérieur à celui des juvéniles (de $0,715 \pm 0,118$ à $0,988 \pm 0,012$ contre de $0,311 \pm 0,136$ à $0,947 \pm 0,053$ respectivement; Fig. 1), suggérant que les juvéniles sont plus difficiles à observer.

Aucun effet du sexe n'a été détecté sur la survie, confortant de précédents résultats (Serrano et al. 2005). En revanche, les survies des faucons crécerellettes sont fortement structurées en âge, avec des survie élevées et constante pour les adultes ($0,718 \pm 0,013$), et plus réduites et variables chez les juvéniles (entre $0,263 \pm 0,041$ et $0,599 \pm 0,036$; moyenne $0,499 \pm 0,021$). En outre, la variabilité des survies de juvéniles est fortement influencée par les fluctuations pluviométriques au Sahel (Anodev : $P_{\text{Anodev}} = 0,0105$ (voir Mihoub, *in prep*), et Fig. 2). Les variations de précipitations de la zone d'hivernage expliqueraient ainsi près de 47% des variations des taux de survie juvéniles ($R^2_{\text{Anodev}} = 0,463$, Mihoub, *in prep*). Le fait que les jeunes soient plus sensibles aux précipitations au Sahel que les adultes pourrait principalement résider dans des différences d'aptitudes au vol et à la chasse, les adultes ayant plus d'expérience et étant ainsi de meilleurs compétiteur que les juvéniles.

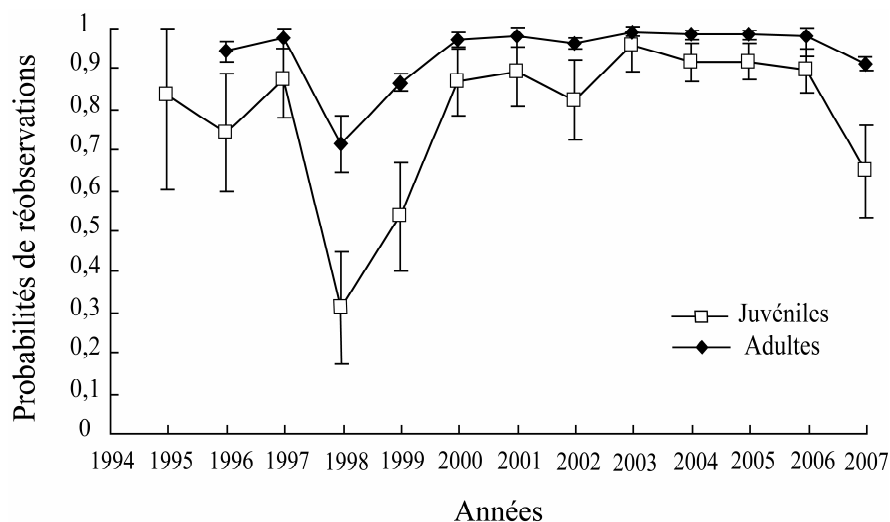


Figure 1. Fluctuation des probabilités de réobservation de faucons crécerellettes juvéniles et adultes en plaine de Crau, entre 1994 et 2007 (estimation ± SE).

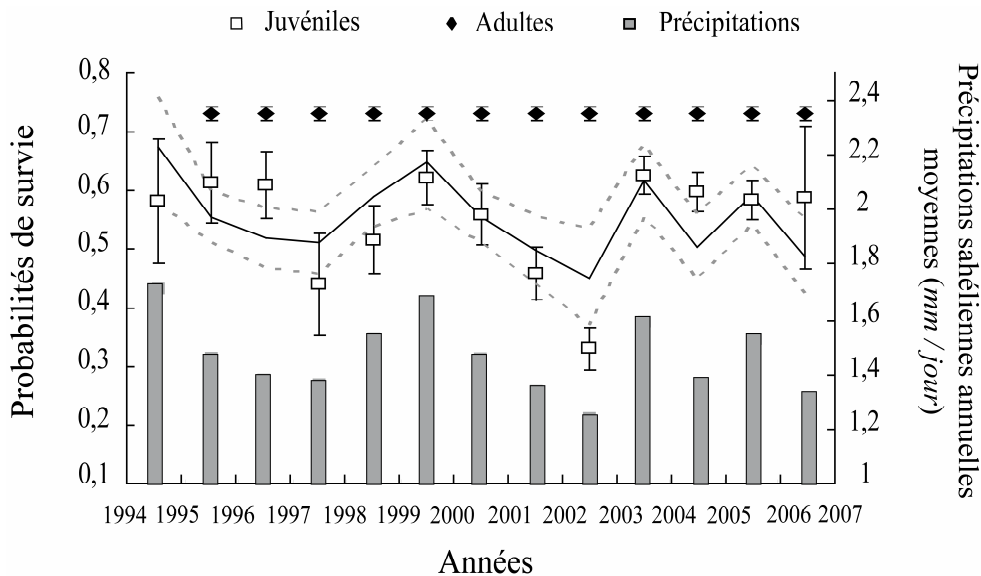


Figure 2. Corrélation des survies juvéniles des faucons crécerellettes de la population de Crau avec les pluies sahéliennes et constance des survies adultes entre 1994 et 2007. Le trait plein indique les estimations de survies juvéniles contraintes par la pluviométrie et les pointillés les SE associées.

b. Accès à la reproduction, zone d'hivernage et réintroduction

L'effet du sexe sur les probabilités d'accès à la reproduction futures est très peu probable (aucun modèle ne supportant cette hypothèse pour Ψ n'apparaît parmi le classement des 20 meilleurs modèles du Tableau 1, et sont donc à des $\Delta\text{QAIC} \gg 2$). L'hypothèse d'un coût de la reproduction sur les probabilités de survie l'année suivante (Φ_{*RP}) a été écartée, ne différant pas significativement de l'hypothèse de l'absence de coût sur les survies ($\Delta\text{QAIC} = 1,3451$; Tableau 1 et LRT : $\chi^2 = 1,867$, $df = 1$, $P = 0,172$). Aucun coût lié à la reproduction ne semble en revanche influencer sur la probabilité d'accès au stade reproducteur l'année suivante, l'hypothèse d'une interaction avec le fait d'être reproducteur – effet noté $*_{RP}$ sur Ψ – étant toujours à $\Delta\text{QAIC} > 2$ par rapport au modèle au plus faible QAIC (Tableau 1). De plus, l'accès à la reproduction serait réduit chez les individus d'un an comparé aux adultes (rejet de Ψ_{RP} , supportant une égalité entre juvénile et adulte; $\Delta\text{AIC} \gg 2$, Tableau 1).

La corrélation des variations des probabilités d'accès à la reproduction des deux classes d'âges avec celles des précipitations au Sahel n'est pas significative (Anodev 1, $P = 0,096$; Tableau 2). En revanche, l'effet des précipitations sur l'accès à la reproduction des juvéniles seuls est plus vraisemblable que des variations purement temporelles (Anodev 2, $P = 0,0402$; Tableau 2). Ainsi, outre les survies, l'accès à la reproduction des jeunes adultes d'un an serait donc lui aussi fortement assujéti aux variations de précipitations au Sahel - expliquant plus de 30% de la variance (Tableau 2) - alors que les adultes y sembleraient moins sensibles.

Les probabilités de réobservation sont différentes entre reproducteurs et non reproducteurs, et suivant l'âge des oiseaux - les jeunes d'un an contre les individus plus âgés (hypothèse $P_{a2*RP+t}$, Tableau 1). Les estimations indiquent que la probabilité de détecter des

Tableau 1. Classement des vingt modèles de moindre score QAIC dans le cadre de l'analyse de l'accès à la reproduction chez le faucon crécerellette de plaine de Crau entre 1994 et 2007. Notation des effets testés : a(1) juvéniles uniquement ;

a(2) adultes uniquement; (a2), les deux classes d'âge; (PS) pluviométrie au Sahel; (Rp) statut reproducteur l'année précédente; (t) temps. Effets testés additivement (+) ou en interaction (*).

Rang	Modèles			Nombre de paramètres	Déviance	QAIC	Δ QAIC
	Φ	Ψ	P				
1	a(1)*t*PS / a(2)	a(1)*t*PS / a(2)	(a2*Rp)+t	22	5178,7305	1860,4611	
2	a(1)*t*PS / a(2)	a2+t*PS	(a2*Rp)+t	22	5181,2795	1861,3551	0,894
3	a(1)*t*PS / a(2)*Rp	a(1)*t*PS / a(2)	(a2*Rp)+t	23	5176,8634	1861,8062	1,3451
4	a(1)*t*PS / a(2)	a2	(a2*Rp)+t	21	5189,2287	1862,1434	1,6823
5	a(1)*t*PS / a(2)*Rp	a2+t*PS	(a2*Rp)+t	23	5179,412	1862,7001	2,239
6	a(1)*t*PS / a(2)*Rp	a2*t*PS	(a2*Rp)+t	22	5185,2148	1862,7355	2,2744
7	a(1)*t*PS / a(2)	[a(1)/a(2)*Rp]*t*PS	(a2*Rp)+t	22	5185,6985	1862,9051	2,444
8	a(1)*t*PS / a(2)*Rp	a2	(a2*Rp)+t	22	5187,3515	1863,4849	3,0238
9	a(1)*t*PS / a(2)	a2*Rp	(a2*Rp)+t	22	5187,5962	1863,5707	3,1096
10	a(1)*t*PS / a(2)*Rp	a(1) / a(2)*Rp	(a2*Rp)+t	23	5185,6668	1864,894	4,4329
11	a(1)*t*PS / a(2)	[a(1)/a(2)*Rp]+t*PS	(a2*Rp)+t	25	5175,5784	1865,3555	4,8944
12	a(1) / a(2)*Rp	a(1) / a(2)*Rp	(a2*Rp)+t	22	5202,233	1868,7047	8,2436
13	a(1)*t*PS / a(2)	Rp	(a2*Rp)+t	21	5223,0887	1874,0199	13,5588
14	a(1)*t*PS / a(2)	a2+t	(a2*Rp)+t	33	5154,8682	1874,0913	13,6302
15	a(1)*t*PS / a(2)	a(1)*t / a(2)	(a2*Rp)+t	33	5157,3658	1874,9673	14,5062
16	a(1)*t*PS / a(2)*Rp	a(1) / a(2)*Rp	a2+t	21	5230,5646	1876,6421	16,181
17	a(1)*t*PS / a(2)	a(1) / a(2)*Rp	a2*Rp	8	5312,3353	1879,3235	18,8624
18	a(1)*t*PS / a(2)*Rp	a(1) / a(2)*Rp	a2*Rp	9	5310,5986	1880,7144	20,2533
19	a(1)*t*PS / a(2)	a(1) / a(2)*Rp	a2+t	20	5250,6762	1881,6963	21,2352
20	a(1) / a(2)*Rp	a(1) / a(2)*Rp	a2*Rp	8	5342,5566	1889,9238	29,4627

Tableau 2. Effet des précipitations au Sahel sur les probabilités d'accès à la reproduction des faucons crécerellettes de Crau entre 1994-2007, testé par la méthode statistique Anodev.

	Modèles		Nombre de paramètres	Déviance	F- <i>Anodev</i>	P- <i>Anodev</i>	R ²
<i>ANODEV 1</i>	$[\Phi_{a(1)*t*PS / a(2)} \quad \Psi_{a2} \quad P_{a2+t}]$		$np_{ct} = 21$	$Dev_{ct} = 5189,2287$			
	$[\Phi_{a(1)*t*PS / a(2)} \quad \Psi_{a2+t} \quad P_{a2+t}]$		$np_t = 33$	$Dev_t = 5154,8682$	3,311	0,096	-
	$[\Phi_{a(1)*t*PS / a(2)} \quad \Psi_{a2*+t*PS} \quad P_{a2+t}]$		$np_{cov} = 22$	$Dev_{cov} = 5181,2795$			
<i>ANODEV 2</i>	$[\Phi_{a(1)*t*PS / a(2)} \quad \Psi_{a2} \quad P_{a2+t}]$		$np_{ct} = 21$	$Dev_{ct} = 5189,2287$			
	$[\Phi_{a(1)*t*PS / a(2)} \quad \Psi_{a(1)*t / a(2)} \quad P_{a2+t}]$		$np_t = 33$	$Dev_t = 5157,3658$	5,405	0,0402	0,329
	$[\Phi_{a(1)*t*PS / a(2)} \quad \Psi_{a(1)*t*PS / a(2)} \quad P_{a2+t}]$		$np_{cov} = 22$	$Dev_{cov} = 5178,7305$			

individus non reproducteurs est plus élevée que pour un reproducteur. Le faible nombre d'individus contrôlés non reproducteurs pourrait avoir entraîné un manque de puissance statistique. Une telle constatation invite à la prudence quant au calcul des proportions de reproducteurs, calculées à partir des

probabilités de réobservations dépendantes des années et de l'âge. Les proportions de reproducteur oscilleraient entre 85% et 99% pour les adultes, et entre 58% et 80% pour les jeunes d'un an (Fig.3). Même si ces proportions doivent être considérées avec précaution au regard du commentaire précédent, leur variation dans le temps est intéressante. La corrélation positive entre proportion de jeunes reproducteurs et pluies au Sahel approche le seuil de significativité ($P = 0,085$). En outre, cette tendance est renforcée par la corrélation significative des probabilités d'accès à la reproduction des jeunes d'un an - estimées sans contrainte de la covariable climatique - en fonction des précipitations sahéliennes ($P = 0,048$, $R^2 = 0,31$; Fig. 3), résultat confirmant le test de l'Anodev. Pourtant, les proportions de reproducteurs ont été estimées à partir des probabilités de détection soumises au seul effet du temps, indépendamment des probabilités d'accès à la reproduction.

Enfin, une relation négative est établie entre tailles moyennes des colonies de reproduction en plaine de Crau et précipitations sahéliennes, étayant les effets de conditions météorologiques en zone d'hivernage sur le comportement reproducteur du faucon crécerellette ($R^2 = 0,31$; $P = 0,028$; Fig. 4). Les jeunes reproducteurs sont en effet peu aguerris et peuvent souffrir d'une exclusion des sites de reproduction de grande taille par les adultes, expérimentés et plus robustes (Serrano & Tella 2007). Les années à fortes précipitations durant l'hiver africain permettraient à une grande majorité des jeunes oiseaux d'accéder à la reproduction en raison de conditions environnementales favorables. Néanmoins, du fait de comportements despotiques, les jeunes reproducteurs les moins aguerris seraient contraints de se reproduire sur des sites de taille plus modeste que leurs aînés ou que leurs homologues plus compétitifs. Cette exclusion vers des sites plus petits baisserait donc d'autant les tailles moyennes des colonies de reproduction en Crau lors d'années à fort recrutement d'individus âgés d'un an.

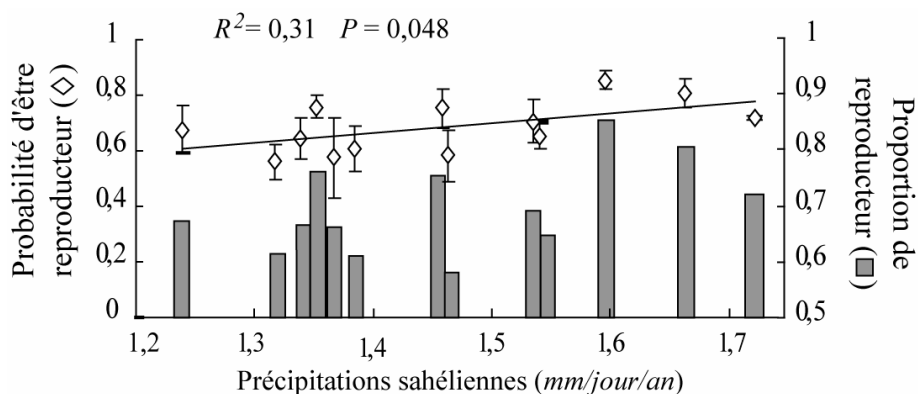


Figure 3. Probabilités d'accès à la reproduction et proportion de reproducteur parmi les jeunes adultes âgé d'un an chez le faucon crécerellette de Crau en fonction des précipitations sahéliennes pour la période 1994-2007. Les barres d'erreur indiquent les SE.

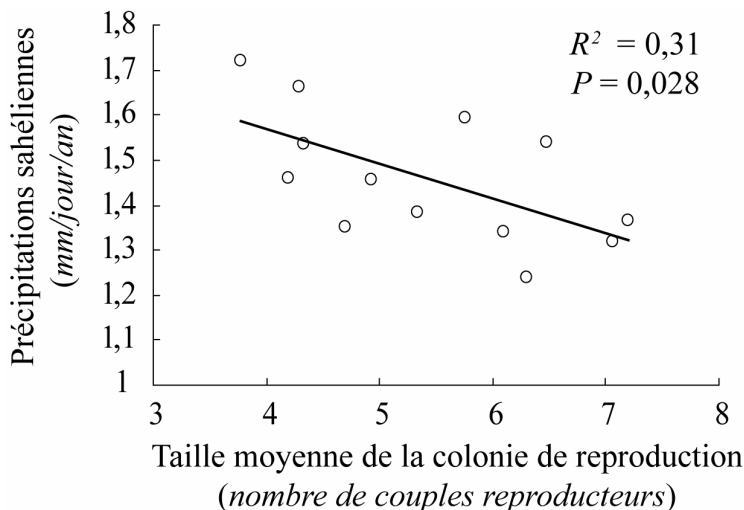


Figure 4. Taille moyenne des colonies de reproduction du faucon crécerellette en plaine de Crau en relation avec les précipitations annuelles moyennes au Sahel (1994-2007; régression logistique).

c. Performances reproductrices et conditions climatiques en Crau

Le taux de succès reproducteur est influencé par les précipitations en plaine de Crau et l'ampleur de leurs variations durant la période de parade, ainsi que la température durant l'élevage des jeunes (Tableau 3). L'incidence positive des précipitations durant la parade suggère ici encore la dépendance des proies du faucon crécerellette au taux d'humidité et son impact sur un écosystème pseudo-steppe tel que la plaine de Crau (cf. Partie 3.a et b), voire un effet sur les activités de chasse. En effet, cette période correspond à un intervalle où la femelle est tributaire de son mâle pour s'alimenter (Donàzar et al. 1992). La capacité du couple à mener la reproduction jusqu'à son terme semble dépendre de l'efficacité des efforts du mâle à nourrir sa partenaire avant la ponte. La réaction négative du taux de couple en succès à la variance des pluies souligne probablement qu'à la fois un excès et une insuffisance d'humidité sont néfastes à l'issue finale de la reproduction, soit en empêchant le mâle d'aller chasser, soit en raréfiant le nombre d'insectes disponibles respectivement. Les précipitations et leur variance durant cette période indiquent un impact précoce sur le taux de couples en succès, agissant probablement sur la réalisation de la ponte et de sa taille effective. Une taille de ponte ou un nombre de poussins réduit peut baisser l'implication et la motivation des deux partenaires dans la poursuite d'un événement de reproduction (Ten & Hilbers 1991, Sanz & Tinbergen 1999).

Le taux de succès reproducteur est en revanche affecté positivement par la température en période d'élevage (Tableau 3), jouant potentiellement sur les capacités des poussins à survivre à travers la thermorégulation ou la possibilité de les approvisionner en ressource en fonction de l'abondance des proies (Negro & Hiraldo 1993). Aucun effet climatique n'a été mis en évidence durant les périodes d'arrivée ou d'incubation. Toutefois, les conditions climatiques locales au retour d'une longue migration ou durant la couvaison auraient pu en effet être des facteurs impliqués dans le succès des couples. L'absence d'effet des conditions climatiques en Crau durant les périodes d'arrivée renforce ainsi l'hypothèse d'une compensation de l'effort migratoire et des conditions physiques en amont de l'arrivée en Crau. Concernant l'incubation, les conditions environnementales antérieures et postérieures semblent être plus importantes que durant cette période elle-même, la ponte ayant déjà été réalisée et le soin aux jeunes n'étant pas encore nécessaire. En revanche, les conséquences d'une pluie abondante pendant l'élevage des poussins, affectant négativement la température moyenne et empêchant potentiellement les oiseaux

d'aller chasser, pourraient être compatibles avec la relation positive entre le succès reproducteur avec la température en Crau.

Tableau 3. Influences des conditions climatiques en plaine de Crau sur les performances reproductrices du faucon crécerellette durant la période de reproduction (1994-2007).

<i>Variables climatiques en Crau</i>	Taux de succès reproducteur				
	Estimateur	SE	Z	<i>P-Type I</i>	<i>P-Type III</i>
Intercepte	-4,7847	1,7643	-2,712	0,0067	-
Précipitation période de parade	0,4652	0,1216	3,824	0,0001	0,0001
Variance précipitation période de parade	-0,0127	0,0035	-3,589	0,0003	0,0003
Température période d'élevage	0,2148	0,0749	2,867	0,0041	0,0041
<i>Déviance expliquée (%)</i>	40,04				

<i>Variables climatiques en Crau</i>	Productivité des couples en succès				
	Estimateur	SE	Z	<i>P-Type I</i>	<i>P-Type III</i>
Intercepte	0,2499	1,3831	0,181	0,8599	-
Température période d'élevage	0,1263	0,0591	2,137	0,0559	0,0326
Précipitation période d'élevage	-0,4655	0,1271	-3,661	0,0037	0,0002
<i>Déviance expliquée (%)</i>	73,57				

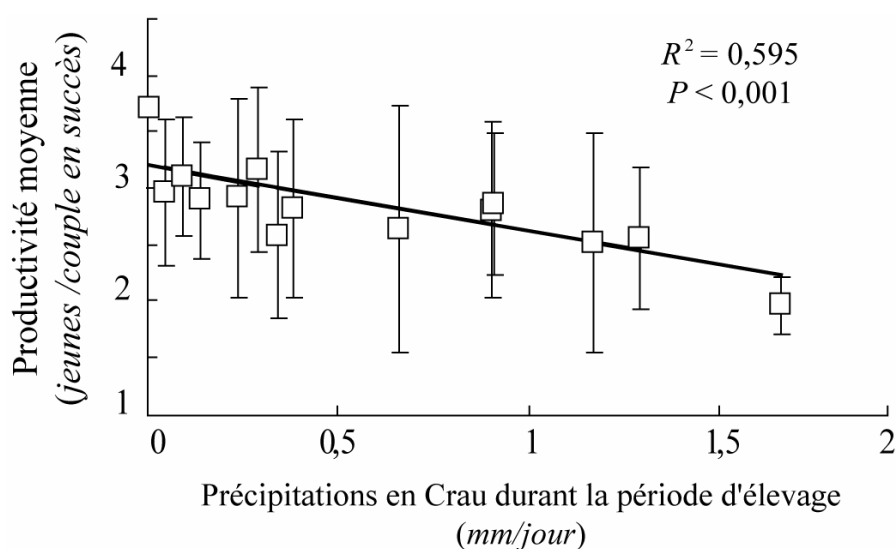


Figure 5. Influence des précipitations moyennes en Crau durant la période d'élevage sur la productivité moyenne des couples de faucons crécerellettes en succès entre 1994 et 2007. Les barres d'erreur correspondent aux SE.

La productivité de couple en succès est d'ailleurs négativement affectée par les précipitations durant la période d'élevage (Tableau 3 ; Fig. 5), abondant dans le sens d'un effet négatif des pluies en fin de saison de reproduction. Conformément à la relation avec le taux de couple en succès, une température clémente bénéficie à la productivité d'une durant l'élevage des poussins (Tableau 3). Seules des variables

de fin de saison de reproduction influencent la productivité des couples en succès, expliquant plus de 70% de la déviance (Tableau 3). En effet, les échecs de reproduction auraient lieu dès la période de parade, et les poussins sont très dépendants des soins de leurs parents (Bustamante & Negro 1994). La productivité des populations sud-espagnoles est plus sensible à l'influence positive de la pluviométrie hivernale jusqu'à la période d'incubation, tout en n'expliquant que 35% de la variance de ce paramètre (Rodriguez & Bustamante 2003). Ces différences entre les populations espagnoles et de la Crau peuvent résulter de facteurs externes et de réponses particulières du fonctionnement des écosystèmes locaux aux variables météorologiques. En outre, la prédation n'a pas été prise en compte. Ce processus affecte fortement la reproduction du faucon crécerellette (Negro & Hiraldo 1993, Serrano & Tella 2007) et pourrait également fortement dépendre des conditions climatiques. En fait, les conditions climatiques pourraient également influencer sur le cycle et l'abondance d'autres espèces de proies des prédateurs du faucon crécerellette, et conduiraient à des variations de l'intensité de prédation. La prédation, voir le parasitisme, pourrait ainsi fournir une explication alternative aux différences entre populations avec le climat local (Steen et al. 1988, Murray et al. 1998).

d. Sélection de l'habitat, densité-dépendance et reproduction

Les individus fidèles à leurs colonies de reproduction ou à leur colonie de naissance arrivent avant les individus décidant de changer de colonies (Fig. 6). Les individus expérimentés arrivent aussi plus tôt, et sélectionnent en moyenne des colonies de meilleures qualités que les reproducteurs inexpérimentés (voir les détails des analyses statistiques dans Mihoub, *in prep.*). Cette sélection des meilleures colonies par les reproducteurs expérimentés n'est cependant qu'apparente, confirmant l'importance de la prise en compte des sources d'hétérogénéité au sein des individus (Cam & Monnat 2000). En effet, bien qu'arrivant plus tard que les reproducteurs expérimentés non fidèles à leur colonie de reproduction, les reproducteurs inexpérimentés philopatrics s'établissent dans des colonies de meilleure qualité (cf. Mihoub, *in prep.* pour les tests statistiques). Or, en cas de compétition pour l'accès aux sites de reproduction appartenant aux meilleures colonies, les reproducteurs expérimentés arrivent plus tôt et sont plus compétitifs pour la défense de leur nid que les jeunes reproducteurs (Serrano & Tella 2007). En conséquence, il est peu probable que ce pattern résulte d'une compétition, et suggère au contraire que la sélection de la colonie de reproduction chez ces classes d'individus résulte de choix initiaux plutôt que de contraintes liées à des interactions.

Des différences au sein des sexes ont été mises en évidence dans les dates d'arrivée des faucons crécerellettes (Fig. 6). Des écarts dans les dates d'arrivée des mâles étaient attendus chez une espèce où la sélection du site de reproduction est principalement effectuée par ce sexe (Negro et al. 1992), mais ils se sont avérés significatifs uniquement pour les inexpérimentés. En revanche, le fait que les femelles expérimentées fidèles soient présentes plus tôt que les femelles non fidèles est plus surprenant, mais confirmerait que la fréquence de changement de colonie pourrait être positivement corrélée à la date d'arrivée sur la zone de reproduction (Serrano et al. 2003). Néanmoins, les dates d'arrivée n'influencent par significativement la fidélité ou la philopatrie à l'échelle de l'individu (Mihoub, *in prep.*).

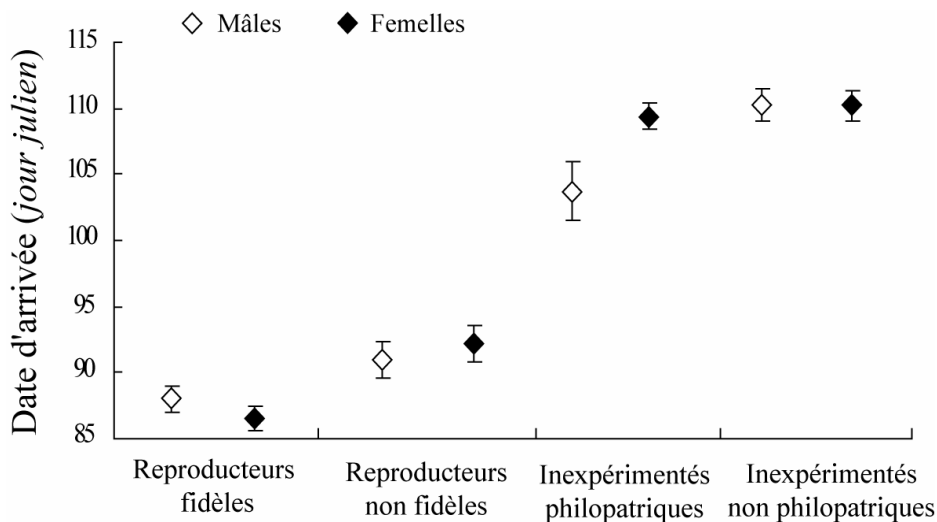


Figure 6. Dates d'arrivées des faucons crécerellettes en plaine de Crau (1994-2007), en fonction du sexe, de l'expérience de reproduction et du comportement de sélection d'habitat. Les barres d'erreur indiquent les SE.

La fidélité à la colonie de reproduction dépend du taux de couples en succès l'année passée et de l'expérience de reproduction des individus au sein de la colonie (Mihoub, *in prep.*), suggérant le recours au copiage d'habitat et d'information personnelle chez les reproducteurs expérimentés. En outre, les distances parcourues par les reproducteurs ayant changé de colonie de reproduction ne paraissent pas dépendre des caractéristiques de la nouvelle colonie. A l'inverse, un succès de reproduction personnel et une colonie d'origine à fort taux de couple en succès réduisent la distance de dispersion (Mihoub, *in prep.*).

Pour les reproducteurs inexpérimentés, les performances reproductrices passées de leur colonie de naissance et de leur colonie de destination ne semblent pas influencer la sélection de l'habitat, réfutant le recours au copiage de l'habitat pour cette classe d'individus. La densité actuelle de couples reproducteurs serait en revanche le principal facteur initiant l'établissement des individus inexpérimentés, à la fois pour le comportement philopatrics et pour les distances de dispersion natales (Fig. 7). L'attractivité serait forte et la distance parcourue réduite pour rejoindre une colonie de reproduction de densité intermédiaire, et inversement pour les colonies de densités extrêmes (Fig. 7 et Mihoub, *in prep.*). Le recrutement des jeunes reproducteurs sans expérience aurait donc pour principale source l'attraction conspécifique. Toutefois, l'attraction conspécifique ne serait pas le seul mécanisme de sélection de l'habitat lors de la première reproduction, et une préférence pour les colonies densité proches de la colonie de naissance pourrait induire un processus de mémoire ou de familiarité. Les relations entre distance de dispersion natale et la densité apparaissent en effet relativement symétriques entre colonie de destination et colonie de naissance, bien que de plus faible magnitude pour cette dernière (Fig. 7). Il en résulte une grande convergence pour des distances de dispersion natale courtes, à partir et vers les colonies de densités intermédiaires. Inversement, les distances parcourues sont plus grandes en réponse à des densités extrêmes. La philopatrics serait un comportement assez rare (17%), supposant paradoxalement un faible attachement au site natal. En réalité, les caractéristiques de densité de la colonie de naissance peuvent initier les préférences du futur lieu de reproduction (Stamps & Swaisgood 2007) et la distance parcourue pour l'atteindre (Kim et al. 2009) bien que l'identité du site importe peu.

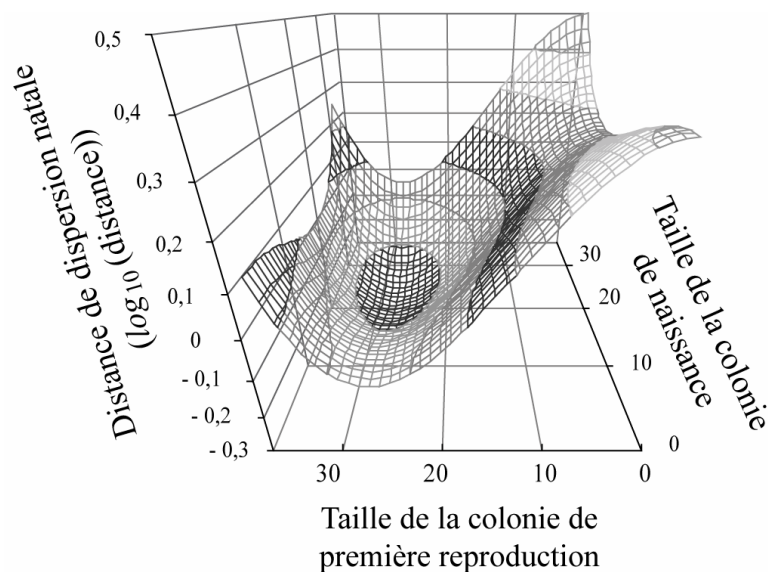


Figure 7. Représentation des distances de dispersion natale des faucons crécerellettes, en fonction de la taille des colonies de première reproduction et de naissance l'année de leur recrutement en plaine de Crau (1994-2007). Les différentes nuances de gris indique un changement de 0,1 unité de $\log(\text{distance})$.

Le succès reproducteur et le taux de couples en succès tendent à augmenter avec la densité de la colonie de reproduction (Fig. 8 a.). Dans le même temps, les reproducteurs inexpérimentés ont tendance à être moins représentés que les reproducteurs expérimentés à mesure que la densité de colonie augmente (Fig. 8 b.), confirmant les plus faibles aptitudes des oiseaux inexpérimentés à supporter les agressions de leur voisins (Serrano & Tella 2007). Néanmoins, la distribution des individus inexpérimentés philopatrics en réponse à la densité des colonies de reproduction montre une tendance opposée au comportement général des reproducteurs inexpérimentés (Fig. 8 b.). L'attraction conspécifique et la similitude avec l'environnement de naissance initieraient donc la philopatrie tant que la compétition et les interactions avec les congénères sont tolérables. Une colonie natale de trop forte densité l'année du recrutement inhiberait le retour sur le site de naissance pour l'évitement de la compétition, expliquant l'attractivité des colonies de densités intermédiaires (Fig. 7).

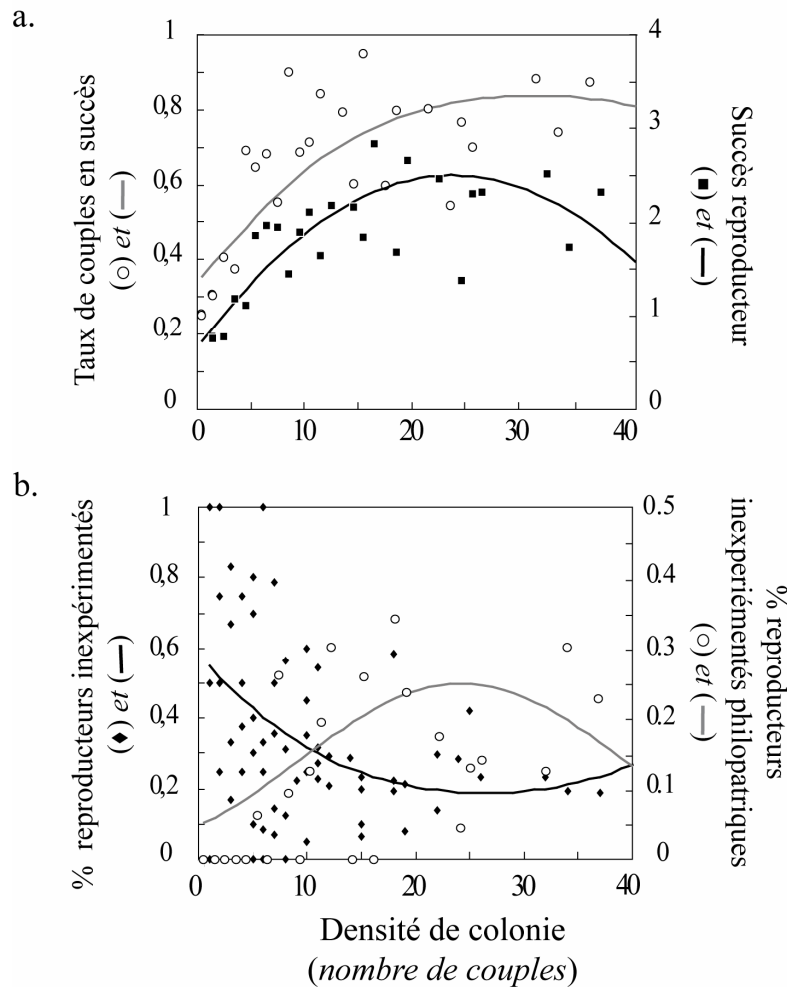


Figure 8. Performances de reproduction (a : succès reproducteur et taux de couples en succès) et comportement des reproducteurs inexpérimentés (b : totaux ou philopatriques seuls) en fonction de la densité de la colonie de reproduction. Courbes de tendance issues de coefficient de régression estimées par GLMMs, non à partir des points moyens représentés ici par soucis de clarté.

e. Projection de la dynamique du faucon crécerellette en France

i. De la nécessité d'une autre réintroduction de l'espèce en France

Une des questions débattues concerne la programmation d'une seconde réintroduction de faucons crécerellettes sur un site favorable du bassin méditerranéen français afin de consolider le réseau populationnel existant. Le statut des espèces intègre en effet le nombre de populations comme critère de vulnérabilité (IUCN 2008), permettant de garantir la viabilité globale de l'espèce face à des événements catastrophiques locaux ou globaux. Afin de juger de la nécessité de la création d'une nouvelle population réintroduite en France, il est donc capital de déterminer si les évolutions des trois populations existantes de faucons crécerellettes permettent d'assurer la viabilité et la pérennité de l'espèce en France.

Etape de calibration :

Cette étape considère la simulation de la croissance des populations françaises depuis le début de leur existence ou de leur découverte jusqu'à 2009, à partir des comptages historiques - parfois incomplets - du nombre de couples reproducteurs de chaque population. Les paramètres démographiques ont été imposés pour chaque année où ils ont pu être mesurés conformément à leurs estimations respectives. Cependant, les paramètres démographiques estimés ne couvrent pas toujours la totalité de la période de temps considérée. Les probabilités de survie et d'accès à la reproduction ont été calculées entre 1994 et 2007 seulement, et les paramètres de reproduction entre 1994 à 2008 pour la Crau, et depuis 2002 pour la population héraultaise. Dès lors, avant et après les périodes d'estimation, les probabilités moyennes de survie et d'accès à la reproduction en Crau ont été utilisées et soumises à des variations annuelles. De la même manière, pour les années antérieures aux premiers suivis de reproduction, l'application des valeurs moyennes des paramètres de reproduction locaux disponibles a été effectuée, respectivement pour la plaine de Crau et le village héraultais.

Ayant procédé à l'estimation de la quasi-totalité des paramètres démographiques de la population de la plaine de Crau, seules leurs réalisations effectives et la part due à la dispersion (immigration ou émigration) semblent être des sources d'écarts potentiels entre la réalité passée et les simulations du modèle. La dispersion a été considérée soit comme l'arrivée ou le départ d'individus proportionnellement à la taille de la population, soit comme un nombre constant de migrants. La population de Crau étant la seule population française avant les années 2000, les éventuels immigrants ont été considérés comme étant des apports extérieurs d'oiseaux exogènes, n'appartenant à aucune des trois populations françaises. Des valeurs entières d'individus, réalisées stochastiquement, correspondant à 0%, 5%, 10% ou 15% de la population (dispersion proportionnelle) et à 0, 1, 2, 3 ou 4 (nombre fixe) migrants de chaque sexe et par an ont été testées. Les migrants ont été considérés comme étant des individus juvéniles, les adultes étant généralement plus fidèles à leur site de reproduction (Partie 3.d). Les migrants ont en outre été soumis à la réalisation stochastique de la probabilité d'accès à la reproduction de manière à ce qu'ils ne se reproduisent pas forcément dans leur nouvelle population, mais à ce qu'ils soient plutôt des reproducteurs potentiels.

Etape de projection :

L'étape de projection a considéré un réseau de 7 populations : les trois populations existantes et quatre habitats favorables, actuellement inhabités mais potentiellement colonisables ou propices à la réintroduction. L'identification des habitats favorables se réfère à l'expertise conduite dans le cadre du Plan de restauration du faucon crécerellette sur la période 2010-2014 (Pilard 2009). Les experts de la LPO ont ainsi défini 11 zones prioritaires favorables à la présence de l'espèce dans le bassin méditerranéen français n'abritant pas encore de faucons crécerellettes. Ces territoires ont été regroupés ici en 4 entités spatiales par mesure de simplification, en respectant leur structuration et leur répartition géographiques (Fig. 9). Pour chaque zone, les experts ont défini une capacité de charge maximale d'oiseaux, jugée en termes de surface d'habitats alimentaires et de disponibilité en cavités de nidification. Ces

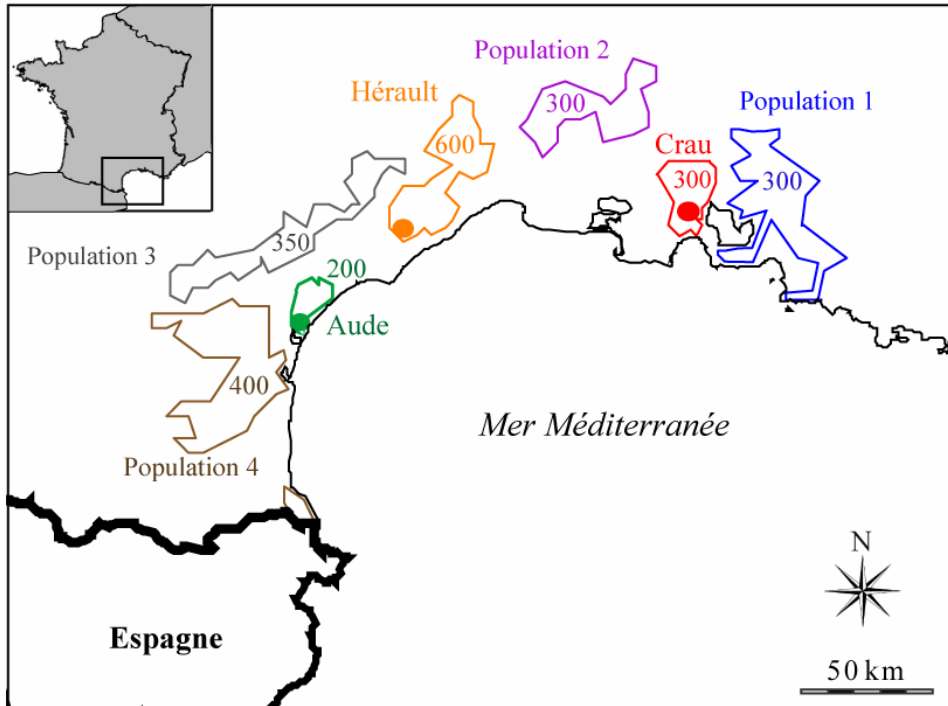


Figure 9. Zones d'habitats favorables prioritaires pour le faucon crécerellette identifiées en France. *Populations actuelles signalées par un point et leur nom ; Zone favorables inoccupées uniquement délimitées ; Capacité de charge maximale indiquée pour chaque zone (nombre de couples).*

capacités de charge, exprimées en nombre de couples nicheurs, ont été considérées comme seul seuil de régulation densité-dépendante des populations (Fig. 9). Le début de la simulation se place en 2006, dès les premiers lâchers de juvéniles sur le site de réintroduction audois. Le choix dans cette date permet également de débiter les simulations avec des effectifs initiaux pour les tailles des populations existantes de la Crau et de Saint-Pons, minimisant les biais par rapport à des simulations depuis 1983.

Les valeurs moyennes de tous les paramètres démographiques ont été utilisées, suivant les gammes de variations précédemment décrites pour mimer la stochasticité environnementale. Survies et accès à la reproduction ont été une nouvelle fois considérés identiques pour tous les individus, indépendamment de leur population d'origine. Concernant les particularités locales des sites de reproduction, les valeurs moyennes de la Crau et du village de Saint-Pons ont été conservées, respectivement. Pour les populations représentant un habitat favorable mais encore non colonisé, aucune donnée de reproduction n'était évidemment disponible. Les valeurs moyennes des deux sites connus ont été appliquées, avec des variations annuelles indépendantes entre les différents sites.

Lorsqu'une population atteignait sa capacité de charge, les oiseaux sexuellement matures excédentaires ne pouvaient pas accéder à la reproduction sur ce site. En revanche, ils formaient un pool d'individus non résidents, les « floteurs », pouvant rejoindre d'autres populations par dispersion. Les populations comptant au moins un couple reproducteur ont été soumises à des stratégies comportementales de dispersion. Conformément aux résultats de la Partie 3.d, les oiseaux ont pu sélectionner leur population de reproduction soit à travers l'attraction conspécifique, soit à travers le copiage d'habitat, proportionnellement aux performances reproductrices relatives des populations (cf. Mihoub, *in prep*, règles de décisions identiques mais étendues à 7 populations au lieu de 3 patches). Concernant l'information privée, les oiseaux en succès ont été supposés fidèles à la population de

reproduction (cf. Partie 3.d), et seuls les nouveaux reproducteurs, les reproducteurs en échec et les flotteurs ont eut la possibilité de choisir une nouvelle population de reproduction.

Point important, la colonisation spontanée a été considérée comme indépendante des comportements de sélection d'habitat, car un habitat inhabité a été considéré comme dépourvu de critères d'information sociale. Utilisant la fréquence d'apparition d'un couple reproducteur calibrée sur 26 années grâce à l'établissement de la colonie de Saint Pons, cette valeur a été appliquée pour la projection sur 50 ans. En effet, dans un souci de conservatisme, et ne connaissant pas précisément la robustesse de ce paramètre, un rythme de colonisation spontanée deux fois plus faible que celui estimé a été considéré pour cette étude de viabilité. De surcroît, les colonisations d'habitats favorables inoccupés ont été réalisées uniquement par l'arrivée d'oiseaux flotteurs surnuméraires dans les populations françaises arrivées à saturation. Cette contrainte était une nouvelle fois conservatrice, car elle n'autorisait pas la colonisation par des oiseaux exogènes. Dès qu'une population a été colonisée par un couple reproducteur, elle a été soumise aux règles de dispersion sociales régissant les émigrations et immigrations.

Plusieurs scénarios ont été envisagés pour la robustesse de viabilité de la métapopulation française de faucons crécerellettes. Concernant l'arrivée ou le départ de migrants exogènes dans les populations établies, les valeurs considérées ont été soit celles identifiées lors de l'étape de calibration, soit nulles, supposant un scénario où la métapopulation française était isolée des autres populations européennes. Ainsi, ces deux scénarios permettent d'envisager des situations contrastées, conduisant à considérer plus largement les évolutions futures possibles, notamment la disparition, bien que peu probable à court terme, des autres populations ouest-européennes.

Conjointement aux variations environnementales moyennes, des scénarios d'évènements catastrophiques ont été examinés, agissant indépendamment sur les zones hivernales ou sur les zones de reproduction, mais pouvant se produire simultanément. La fréquence de toutes les catastrophes a été identique et égale à 2% de risque d'apparition par an. Deux cas d'intensité et de durée de régime de catastrophes *globales* ont été considérés sur les zones hivernales : soit une réduction de 20% des paramètres de survie et d'accès à la reproduction durant 10 années consécutives suite au déclenchement de l'évènement catastrophique, soit une réduction de 50% de ces paramètres durant une seule année. En effet, des épisodes de sécheresses prolongées d'une dizaine d'années ont touché la région sub-saharienne durant le dernier siècle (Held et al. 2005). Les catastrophes locales en zones de reproduction ont été supposées conduire à la réduction de 50% du taux de couples en succès et de la survie des reproducteurs, simulant une destruction par incendie ou un accident imprévisible.

Dans le cas où la métapopulation serait soumise à de forts risques d'extinction, la possibilité d'une réintroduction supplémentaire dans une population non colonisée spontanément a été envisagée pour attester de l'efficacité de cette mesure. Cette réintroduction simulerait le lâcher de 50 juvéniles par an durant 4 ans, conformément aux moyens déployés dans L'Aude, et en utilisant les taux de retour et de formation de couples estimés chez cette population.

ii. Résultats principaux et interprétations

Les croissances observées des populations françaises sont très supérieures à la croissance simulée sans processus de dispersion, principalement pour la population de la Crau (Fig. 10). Les mouvements de dispersion dans ces populations sont donc des apports d'oiseaux immigrants. L'immigration fixe d'un nombre constant de 3 juvéniles par an paraît expliquer au mieux l'écart entre les simulations et la réalité passée, alors qu'un taux d'immigrants proportionnel à la taille de la population est beaucoup moins probable (Fig. 10). L'ampleur du processus d'immigration est, de plus, généralisable d'une population à

l'autre, au regard de l'ajustement de la croissance simulée pour la population de Saint-Pons et, dans une moindre mesure, de la population réintroduite de l'Aude (Fig. 11). Cette intensité d'immigration, agissant dès l'établissement des premiers couples, est particulièrement forte et conforte l'importance du recours à l'information sociale comme critère d'établissement des couples reproducteurs, y compris à faible densité.

Les probabilités de retour des oiseaux réintroduits dans l'Aude sur le site de lâcher restent faibles (36% en moyenne sur 3 ans), et l'accès à la reproduction semble être réduit de 20% par rapport à la population de Crau. Ces valeurs peuvent souligner les particularités inhérentes à l'établissement à travers une réintroduction en comparaison d'un établissement naturel.

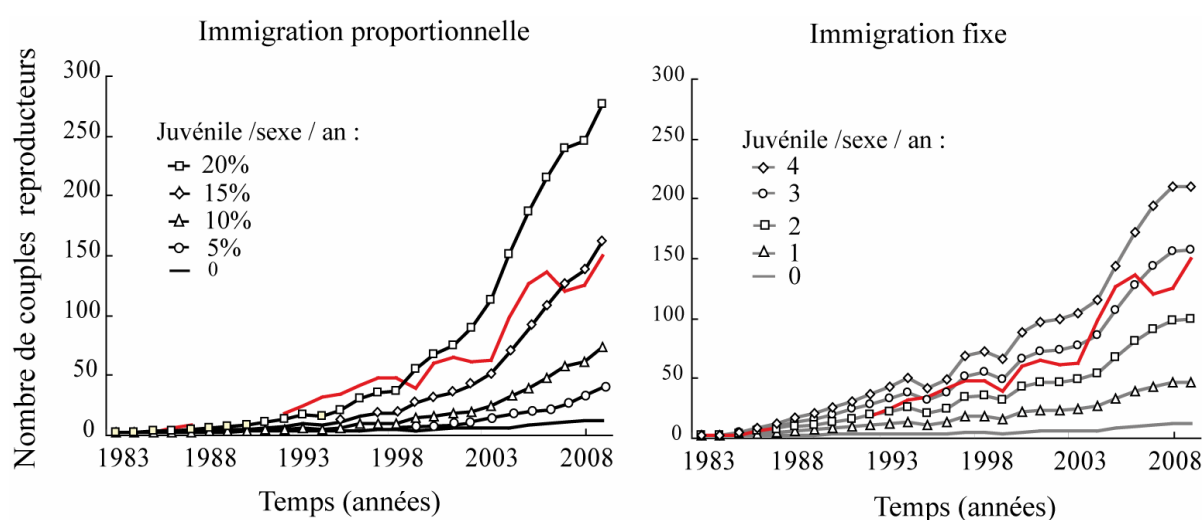


Figure 10. Nombre de couples reproducteurs observés en Crau (rouge) et simulations d'immigration proportionnelle à la taille de population (noir) ou fixe (gris) intégrée à la modélisation de la dynamique de la population entre 1983 et 2009 (*Etape de calibration*).

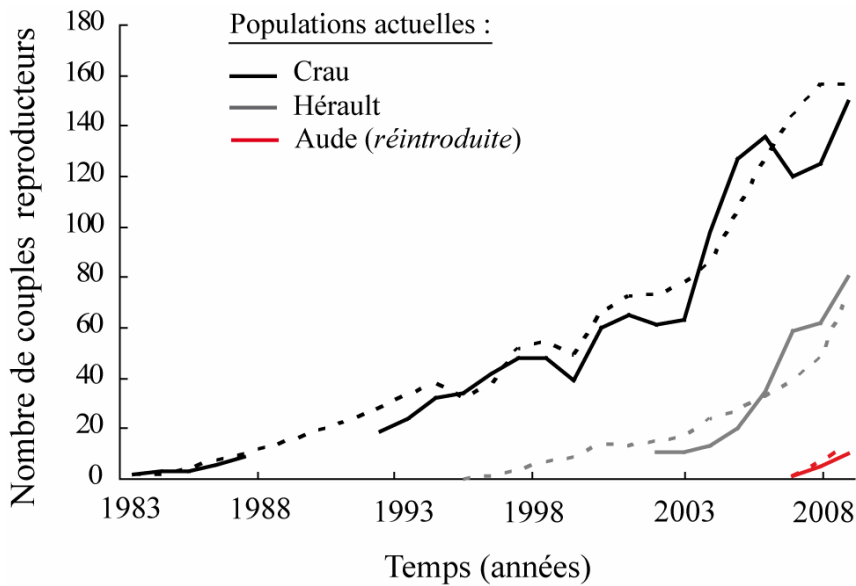


Figure 11. Evolution du nombre de couple observés (trait plein) et modélisée en supposant l'arrivée de 2 ou 3 juvéniles de chaque sexe par an (trait pointillé) des populations françaises de faucons crécerellettes. *Certaines années de comptage sont manquantes et n'ont pas été représentées. Le nombre de couple modélisé pour l'Hérault est issu de la seule trajectoire donnant lieu à colonisation.*

A partir des valeurs identifiées durant l'étape de calibration, la simulation de la viabilité de la métapopulation révèle une grande stabilité des populations françaises à l'avenir. Seul le scénario supposant des catastrophes prolongées sur 10 ans en zones d'hivernage couplées à l'apparition d'évènements catastrophiques ponctuels en zone de reproduction, et sans immigration d'oiseaux exogènes, conduit à des probabilités d'extinction de toutes les populations simultanément, et ce, quelle que soit la stratégie de sélection d'habitat de reproduction. En outre, ces probabilités d'extinction restent très faibles (3% pour le copiage de l'habitat et 8% pour l'attraction conspécifique), bien qu'issues d'un scénario plutôt pessimiste, au moins au regard de l'absence de flux d'immigration extérieur pourtant nécessaire à l'explication des croissances observées (cf. *Etape de calibration*).

Hormis pour ce scénario conduisant à l'extinction de la métapopulation, les populations de Crau, de Saint Pons et de l'Aude ne s'éteignent jamais, et atteignent des tailles de population proches de leur capacité de charge maximale à l'issue de 50 ans. De manière similaire, la Population 4, dont la colonisation est favorisée dans la structure du modèle, connaît des taux très élevés d'établissement par au moins un couple reproducteur (moyenne $0,99 \pm 0,017$), des taux d'extinction après établissement faibles (de l'ordre de 0,01) et des nombres de couples nicheurs approchant le seuil de régulation (moyenne 381 ± 22 couples nicheurs) d'ici à 2056, indépendamment du scénario considéré (e.g. Fig. 12). En revanche, les autres populations colonisables sont très similaires entre elles et ont des caractéristiques opposées à la Population 4. Leurs probabilités de colonisation sont en général très faibles (moyenne $0,026 \pm 0,001$) et leurs taux d'échec après colonisation assez importants (moyenne $0,21 \pm 0,03$). De plus, bien que les probabilités de colonisation naturelle des habitats favorables soient comparables entre les deux stratégies comportementales (moyenne $0,03 \pm 0,005$ pour le copiage d'habitat et $0,024 \pm 0,007$ pour l'attraction

conspécifique), leurs probabilités d’extinction après colonisation sont très contrastées. Ainsi, les extinctions après colonisation sont de l’ordre de 20 fois moindre pour le copiage d’habitat (moyenne $0,02 \pm 0,01$) que pour l’attraction conspécifique (moyenne $0,38 \pm 0,11$). Ce phénomène de fort taux d’extinction après colonisation rappelle l’« effet aspirateur » (Mihoub, *in prep.*), témoignant une nouvelle fois des risques d’attraction d’individus à faible densité sous l’effet de l’attraction conspécifique par des populations plus importantes.

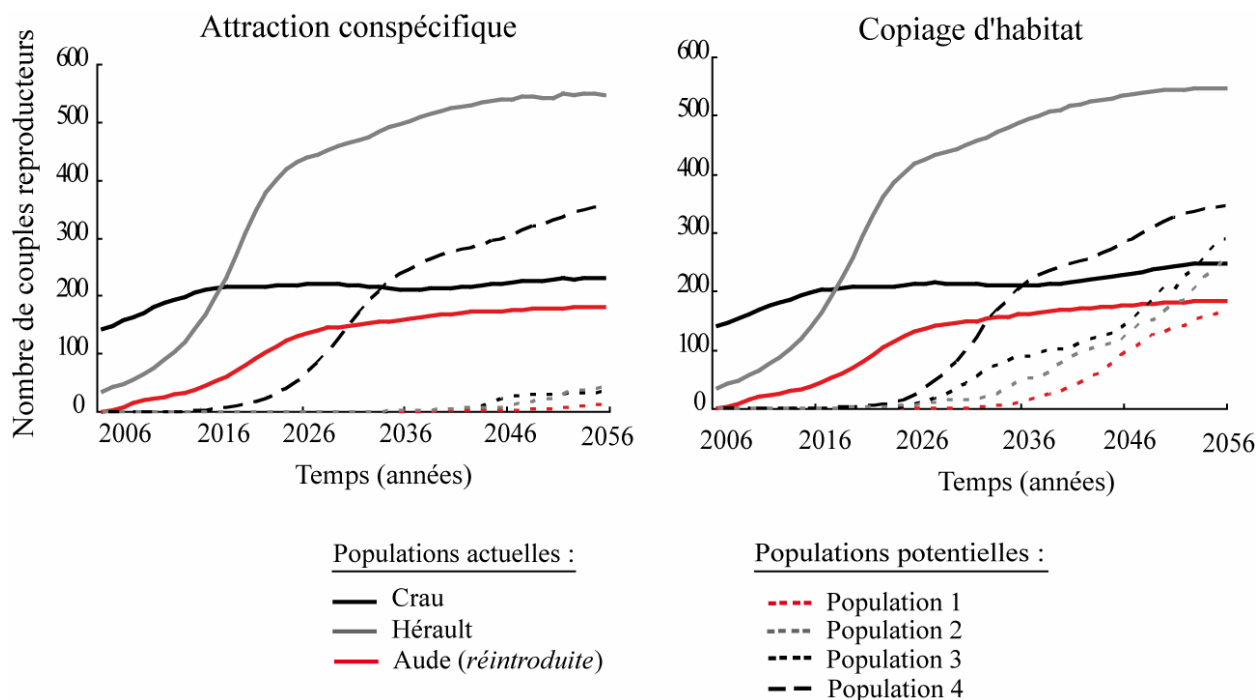


Figure 12. Evolutions potentielles des trois populations de faucons crécerellettes existantes en France, et de quatre autres populations potentiellement colonisables de 2006 à l’horizon 2056, pour deux comportements de sélection d’habitat de reproduction utilisant l’information sociale. (Les nombres présentés ne sont pas forcément issus de la même trajectoire de simulation).

De manière analogue, les taux de croissance des populations nouvellement colonisées sont plus élevés avec la stratégie du copiage d’habitat que sous l’influence de l’attraction conspécifique (e.g. Fig. 12). En attirant des migrants à travers le succès reproducteur, y compris à faible densité, le copiage d’habitat permet une pérennité plus probable et une croissance plus rapide de la taille de population que l’attraction conspécifique, qui ne prend en compte que l’abondance des couples nicheurs et défavorise les petites colonies. Les tailles de populations finales parmi les trajectoires non éteintes des Populations 1, 2 et 3 sont d’ailleurs très hétérogènes en fonction du comportement de sélection d’habitat, et montrent une forte variabilité en fonction des scénarios. Le nombre de couples reproducteurs à travers le copiage d’habitat atteint des valeurs proches des capacités de charge respectives (moyenne $262,6 \pm 30,85$ couples reproducteurs), alors que les tailles de populations restent modestes sous l’influence de l’attraction conspécifique (moyenne $78,93 \pm 43,7$ couples reproducteurs; Fig. 12). De plus, les tailles de populations colonisées non éteintes peuvent se révéler être plus importantes dans des scénarios sévères (i.e. considérant l’apparition d’évènements catastrophiques et l’absence d’immigration d’oiseaux exogènes)

que dans des scénarios supposant l'absence de catastrophes et un flux d'immigrants. En fait, ce constat contrintuitif est à mettre en relation avec les différences des taux d'extinction après colonisation entre les scénarios. De petites populations peuvent en effet se maintenir dans des conditions clémentes alors qu'elles s'éteignent dans des conditions plus drastiques, augmentant dès lors la taille moyenne des populations des trajectoires non éteintes des scénarios pessimistes.

Au niveau de la métapopulation, le nombre moyen de populations en France après 50 ans varie entre 3,93 et 4,1 populations, quel que soit le scénario ou la stratégie de sélection d'habitat. Aucune différence manifeste n'est détectée entre les deux comportements de sélection d'habitat de reproduction, alors que la persistance simultanée d'un plus grand nombre de populations pouvait être attendue avec le copiage d'habitat. Le faible taux de colonisation des populations 1, 2 et 3 est probablement insuffisant pour conduire à augmenter le nombre moyen de populations sous l'effet du comportement de copiage d'habitat, même si cette stratégie permet une viabilité importante des populations après leur établissement. Malgré la structure du modèle, forçant la colonisation de la Population 4 en particulier et conduisant à prendre les tailles de populations des habitats colonisables avec beaucoup de précautions, ces résultats suggèrent une très forte probabilité de colonisation spontanée d'une nouvelle population à l'avenir. Néanmoins, les habitats colonisés peuvent connaître de risques de disparition élevés juste après colonisation. L'ensemble des populations françaises de faucons crécerellettes compteraient ainsi entre 1 500 et 2 000 couples reproducteurs à l'horizon 2056, en fonction du scénario considéré (moyenne 1810 ± 185 couples reproducteurs).

5. Discussion générale

a. *Etablissement de la population réintroduite dans l'Aude*

Les valeurs de taux de survie mesurées corroborent de précédentes estimations (Hiraldo et al. 1996, Prugnolle et al. 2003), bien que la survie juvénile apparaît plus élevée qu'en Espagne (Hiraldo et al. 1996). Cette différence pourrait souligner le fait que ces estimations de survies résultent de survies locales en un site d'étude particulier, sans distinguer la mortalité de la dispersion. Les populations espagnoles, connectées entre elles, pourraient ainsi connaître des taux d'immigration plus importants que la population de Crau, plus isolée, et voir moins de juvéniles fidèles à leur population natale et laissant un doute quant à leur survie.

Sans vouloir inférer au taux de retour des faucons crécerellettes dans l'Aude la valeur comparative d'un taux de survie estimé par CMR, la valeur de taux de retour de 36 % sur les 3 années ayant suivi les premiers lâchers rappellent l'ordre de grandeur des survies juvéniles estimé par Hiraldo et al. (1996). Ces taux de retour, inférieurs aux survies juvéniles en Crau, pourraient être interprétés comme ceux d'Hiraldo et al. 1996, et témoignent d'une dispersion accrue. Il est en effet peu probable que les juvéniles réintroduits survivent très différemment des individus sauvages durant l'hiver en Afrique, certains oiseaux ayant été vu quelques semaines après leur envol du site de lâcher au sein de rassemblements post-nuptiaux de plusieurs centaines de faucons crécerellettes ouest-européens avant le départ en zone d'hivernage. L'influence des fluctuations des précipitations en zones d'hivernage sur la survie, l'accès à la reproduction et le comportement de sélection d'habitat des jeunes faucons crécerellette, pourraient soumettre les recrutements des oiseaux lâchés juvéniles à des fortes variations interannuelles. De telles variations des taux de retour sont d'ailleurs observées dans l'Aude : 0,509 ($n = 53$) en 2007, 0,158 en 2008 ($n = 53$) et 0,397 en 2009 ($n = 58$). Tous ces facteurs pourraient peser sur les modalités d'établissement d'une population réintroduite par des lâchers d'oiseaux juvéniles, qu'il s'agisse de

mortalité stricte ou de dispersions définitives au cas où les conditions en zone d'hivernage décalent l'accès à la première reproduction ou induisent une forte mortalité.

Toutefois, des jeunes oiseaux libérés juvéniles sont revenus se reproduire sur le site de lâcher, fournissant les preuves d'un établissement en cours. De plus, la modélisation de la dynamique de la population réintroduite audoise au sein de la métapopulation française conforte la tendance d'établissement et projette sa phase de croissance à venir, tout en intégrant pourtant les comportements d'attraction conspécifique et de copiage d'habitat. Ce résultat corroborerait d'une part la faible sensibilité d'espèces à cycle de vie court à l'effet aspirateur. D'autre part, il apporterait des éléments supplémentaires à l'analyse du comportement de sélection de l'habitat de cette espèce. Bien entendu, la présence de faucons crécerelletes gardés captifs sur le site de lâchers a pu créer une information sociale. Mais le retour sur le site de lâchers d'oiseaux relâchés juvéniles renforcerait surtout l'hypothèse du recours à la familiarité avec le site de naissance et au comportement de mémoire, en plus de l'attraction conspécifique chez cette classe d'âge. Pour rappel, l'attraction conspécifique jouerait principalement lors de l'année du recrutement et non l'année de naissance. Ce constat porte à reconsidérer l'échelle spatiale à laquelle le comportement a été analysé dans les études du comportement du faucon crécerellette, y compris dans cette étude.

En effet, le faucon crécerellette est un migrateur longue distance, effectuant des déplacements de plusieurs milliers de kilomètres entre aires estivales et aires d'hivernage. Les oiseaux considérés comme dispersants à l'échelle des colonies de reproduction pourraient tout aussi bien être considérés comme tous fidèles ou philopatrics à leur population, puisque tous ces oiseaux se reproduisent en Crau. Par extension, les mécanismes comportementaux d'attraction conspécifique semblent largement conditionner la sélection d'habitat de reproduction des reproducteurs inexpérimentés à l'échelle de la colonie. Or, les oiseaux se reproduisant en plaine de Crau survolent probablement de nombreuses colonies espagnoles avant de rejoindre la France. Si l'attraction conspécifique était le principal facteur de sélection d'habitat des jeunes reproducteurs, ils ne reviendraient quasiment jamais en Crau. A cette échelle, la familiarité expliquerait donc la plus grande part du comportement observé, l'attraction conspécifique étant un ajustement local du mécanisme de mémoire pour des zones familières. Ces deux processus conduiraient à la colonialité, la dispersion de courte distance à l'échelle locale des colonies réduisant les contraintes despotiques (Burgess et al. 2009), tout en conservant les bénéfices de la philopatrie pour une population importante à une échelle spatiale plus large.

Recommandations de lâchers pour l'établissement de populations réintroduites

Le faucon crécerellette, utilisant l'information sociale comme critères de sélection d'habitats, confirme la plus faible sensibilité de l'établissement des espèces à cycles de vie courts à l'effet aspirateur en contexte de métapopulation, y compris pour des lâchers séquentiels de juvéniles. Ce constat est de surcroît renforcé aussi bien par les observations de terrain et que les projections de modélisation. La présence d'oiseaux captifs sur le site de lâchers, oiseaux dit « pilotes », pourrait avoir joué un rôle non négligeable sur le retour des juvéniles. Mais ce rôle pourrait avoir été plus important lors du retour de migration des oiseaux que l'année de lâcher elle-même. En conséquence, la disposition des pilotes dans leur volière devrait être réalisée en amont des dates de retours de migrations des faucons crécerelletes, permettant d'attirer les oiseaux réintroduits mais aussi des oiseaux exogènes en cours de prospection. Une fois encore, les observations d'oiseaux exogènes se reproduisant sur le site de réintroduction confortent les résultats de l'étape de calibration (Partie.3.e) au sujet des compensations de mouvements de dispersion entre départ

d'émigrants et arrivées d'immigrants exogène chez les espèces à cycle de vie court (Mihoub, *in prep.*). Les lâchers d'oiseaux juvéniles reflètent un risque acceptable pour établir des populations réintroduites d'espèces à cycle de vie court, y compris en métapopulation. Les lâchers de juvéniles pourraient d'ailleurs être incontournables pour assurer le maintien du comportement migratoire. Des lâchers d'adultes, gardés captifs plusieurs années, pourraient conduire à former des populations résidentes par le perte de comportement migratoire (Bretagnolle & Inchausti 2005).

L'aménagement de sites de nidification sécurisés sur le site de lâchers mis à disposition des jeunes reproducteurs est une action de gestion à poursuivre. Du fait du comportement de forte fidélité au site de reproduction en cas de succès de reproduction, conjointement au recours au copiage d'habitat chez cette espèce, assurer des succès reproducteurs élevés sur le site de lâchers est central.

b. Sélection d'habitat, viabilité, et gestion des populations établies

D'après la connaissance de la sensibilité d'espèces à cycles de vie relativement court, et considérant le cas particulier d'une espèce migratrice comme le faucon crécerellette, comprendre les modalités précises de l'utilisation de ses habitats de vie et de leur conséquence sur les paramètres démographiques à l'échelle de deux continents est essentiel pour assurer la viabilité des populations naturelles ou réintroduites. Ce dernier point souligne l'attention toute particulière à porter à la mesure, l'interprétation et la modélisation des processus biologiques afin de comprendre les mécanismes impliqués et de permettre des projections de viabilité de populations réalistes, essentielles pour la conservation des espèces à long terme.

Un regroupement de faucons crécerellettes de près de 28 000 individus - soit environ 40% de la population occidentale et soit plus de cinquante fois l'effectif total de la population française - a été découvert au Sénégal en 2007 (Pilard, *comm. pers.*). Une telle concentration de faucons crécerellette sur une surface réduite de 0,5 hectare nécessite des mesures de gestions conservatoires particulièrement ciblées. De surcroît, les observations d'oiseaux provenant de plusieurs pays méditerranéens (Pilard, *comm. pers.*) poussent à croire que la relation marquée entre pluviométrie sahélienne, survie juvénile et accès à la première reproduction pourrait être généralisée à l'ensemble des populations ouest-européennes de faucons crécerellettes. Sans prouver de relations causales directes entre dynamique des populations de criquets et celle du rapace insectivore qu'est le faucon crécerellette, la saison des pluies au Sahel - de juin à septembre - correspond à la saison de reproduction des orthoptères de cette région, et survient juste avant l'arrivée des faucons crécerellettes en Afrique. Le rôle central des criquets dans le réseau trophique des écosystèmes sub-sahariens a d'ailleurs souligné l'importance considérable des émergences de ces insectes pour les rapaces migrateurs insectivores venant hiverner dans cette région (Sanchez-Zapata et al. 2007).

Une réduction des précipitations au Sahel pourrait affecter l'abondance de proies et accroître la compétition alimentaire intra-spécifique et inter-spécifique de prédateurs insectivores comme les faucons crécerellettes. Cette compétition se révélerait particulièrement néfaste aux jeunes faucons crécerellettes, peu expérimentés et plus fragiles que les adultes. D'intenses épisodes de sécheresse en Afrique de l'ouest durant les 25 dernières années (Wang & Eltahir 2002) pourraient en outre expliquer une part significative du déclin alarmant des oiseaux migrants afro-paléarctiques tels que le faucon crécerellette. En effet, la viabilité des faucons crécerellettes est très sensible au paramètre de survie des individus (Hiraldo et al. 1996) et de fortes réductions de ce paramètre durant les dernières décennies apporte des éléments nouveaux dans le débat sur la chute dramatique des effectifs de cette espèce.

Ironiquement, les espèces d'orthoptères restent des ravageurs de cultures agricoles au Sahel (Skaf et al. 1990), et les stratégies de contrôle des orthoptères se sont intensifiées durant les dernières décennies

(Lomer et al. 2001), menaçant la persistance à long terme des espèces insectivores résidentes ou migratrices en zone sub-saharienne.

La dépendance étroite entre espèces menacées et espèces agissant comme des fléaux agricoles complexifie les enjeux de conservation de biodiversité. La diminution de la fréquence et de l'ampleur des émergences de criquets suite à l'emploi de pesticides chimiques conduit à la réduction du nombre et de la répartition de proies potentielles (Duranton & Lecoq 1990), tout en présentant également des risques de contamination organochlorée, néfaste à la survie (Mineau 2002) et à la fertilité des oiseaux (Bouwman et al. 2008). D'un autre côté, le contrôle de ravageurs protégeant les ressources des populations humaines locales est d'une nécessité indiscutable. Des moyens de contrôle de criquets plus ciblés et raisonnés - tels les bio-pesticides sélectifs -, conjointement au développement d'activités créatrices de richesses économiques alternatives plus respectueuses de l'environnement sont essentiels pour concilier durablement ces deux objectifs.

Concernant les zones de reproduction estivales, de nombreuses mesures de conservation ont été conduites en France depuis une vingtaine d'année, portant essentiellement sur la protection des habitats de reproduction, la restauration d'habitat d'alimentation et l'aménagement de nichoirs sécurisés. Ces mesures semblent avoir prouvé leur efficacité, portant par exemple la population de Crau à 150 couples en 2009 à partir de seulement quelques couples au début des années 1980. Néanmoins, des catastrophes sur les zones de reproduction pouvant correspondre à la destruction de sites de nidification à une échelle localisée ne sont pas à exclure malgré les mesures de conservations entreprises. Cette hypothèse, prise en compte lors des scénarios de modélisation, s'est révélé particulièrement réaliste par une illustration récente : la rupture d'un oléoduc traversant la réserve naturelle des Coussouls de Crau, le vendredi 7 août 2009 (Leroux 2009), en pleine rédaction de cette étude. Bien que l'incidence du déversement de ces 4000 m³ de pétrole brut sur quelques 5 hectares de l'écosystème de Crau semble faible sur les faucons crécerellettes, son impact aurait pu être plus dévastateur si sa localisation avait été plus proche des colonies de reproduction.

Toutefois, malgré la prise en compte des implications des particularités multiples concernant l'utilisation des habitats sur les zones d'hivernage et d'estive, de possible régimes de catastrophes locaux et / ou globaux, la projection de la métapopulation française de faucons crécerellettes conduit à conclure que l'espèce n'est pas particulièrement sensible à l'heure actuelle, et qu'une seconde réintroduction n'est pas prioritaire.

Bilan et recommandations de gestions

L'incitation à l'installation des individus lâchés dans un habitat de bonne qualité, à travers l'utilisation de leurres ou l'émission de signaux sonores mimant la présence de congénères, seraient des mesures de gestion pouvant maximiser la phase de croissance des populations réintroduites (Mihoub et al. 2009). De la même manière, des lâchers d'adultes, physiologiquement aptes à se reproduire plus tôt que des juvéniles (Bretagnolle & Inchausti 2005), bien que pouvant souffrir d'une réduction de leur fécondité à long terme (Sarrazin et al. 1996), offrirait des avantages substantiels pour la croissance des populations réintroduites (Sarrazin & Legendre 2000). Une attention toute particulière doit néanmoins être portée aux différentes méthodes de lâchers et aux stratégies de réintroductions en fonction de leurs objectifs et avantages respectifs. Un antagonisme pourrait exister maximiser l'établissement (court terme) et maximiser la phase de croissance et la dynamique de la population réintroduites (moyen ou long terme). Des stratégies de lâchers mixtes visant la réalisation des différentes phases de fondation en assurant

l'établissement dans un premier temps, suivie d'une stratégie visant à favoriser la croissance quand la population est spatialement fixée sont à considérer.

L'analyse de la viabilité de la métapopulation de faucons crécerellette française est prometteuse, y compris pour la population réintroduite de l'Aude, appuyant les observations de terrains. Les analyses exploratoires mettant en relation de covariables climatiques avec les paramètres démographiques ont permis d'identifier deux implications essentielles pour la gestion d'une espèce migratrice. D'une part, ce résultat confirme des observations de terrains sporadiques sur les zones d'hivernage et apportant des éléments de preuves supplémentaires de l'étendue fréquentée par les faucons crécerellette, résultant de l'expression du comportement de sélection d'habitat durant l'hiver. D'autre part, ces analyses ont permis l'élaboration d'une analyse de viabilité et l'identification des enjeux des mesures de gestion d'une espèce migratrice à des échelles globale et locale, en Europe et en Afrique.

Les priorités de conservation en France devraient plutôt être portées sur le maintien des populations existantes et la protection des habitats de reproduction et d'alimentation. Ainsi, les efforts conservatoires se focalisant sur l'aménagement de sites de reproduction sécurisés, à la fois pour assurer la reproduction elle-même mais aussi pour garantir la stabilité des populations actuelles face à l'importance des performances reproductrices sur la fidélité des couples reproducteurs sont bien entendu à poursuivre. Des mesures de protection réglementaires visant à protéger légalement les habitats d'alimentation ou de reproduction potentiels devraient également être conduites parallèlement, incluant par exemple l'élaboration de clauses contractuelles et réglementaires plus restrictives concernant les aménagements et les infrastructures tolérés sur des réserves naturelles.

Conjointement aux actions sur les territoires de reproduction en Europe, des efforts doivent aussi être déployés sur les aires d'hivernage africaines pour agir efficacement pour la conservation du faucon crécerellette. Ces actions de conservation en zone d'hivernage doivent être raisonnées et respectueuses des intérêts des populations humaines locales (Sanchez-Zapata et al. 2007). Actuellement de telles actions sont en cours de réalisation par la LPO en partenariat avec les populations et les autorités locales sénégalaises (Deneuille 2009, Riegel 2009), et sont à poursuivre et à renforcer afin de conserver les conditions environnementales suffisantes pour la survie de l'espèce en Afrique sub-saharienne.

Le suivi fin et régulier des sites de reproduction doit également être maintenu pour surveiller les tendances de croissance actuelle, principalement pour la population réintroduite audoise. Cette population demeure fragile, avec une dizaine de couples nicheurs. Malgré l'optimisme suscité par cette analyse (e.g. absence d'extinctions par disparition des couples audois sous un effet aspirateur) et la poursuite des lâchers probablement jusqu'en 2011 sur le site, l'issue de son évolution reste incertaine. Le maintien d'un suivi régulier permettra de pouvoir rapidement identifier d'éventuels changements, et d'entreprendre des mesures de gestion au plus tôt le cas échéant. Pour l'heure, une seconde réintroduction du faucon crécerellette n'apparaît ainsi pas prioritaire. Si un programme de réintroduction est néanmoins décidé par le comité du Plan de restauration du faucon crécerellette, une attention particulière devrait être portée sur la situation du site de réintroduction.

Références bibliographiques

Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Pages 267-281 in B. N. Petran & F. Csaki, editors. International Symposium on Information Theory Akadémiai Kiadó, Budapest, Hungary.

- Aparicio, J. M. & R. Bonal. 2002. Effects of food supplementation and habitat selection on timing of Lesser Kestrel breeding. *Ecology* 83:873-877.
- Aparicio, J. M., R. Bonal & A. Munoz. 2007. Experimental test on public information use in the colonial Lesser Kestrel. *Evolutionary Ecology* 21:783-800.
- Biljeveld, M. 1974. *Birds of prey in Europe*. Macmillan, London.
- Bouwman, H., A. Polder, B. Venter & J. U. Skaare. 2008. Organochlorine contaminants in cormorant, darter, egret, and ibis eggs from South Africa. *Chemosphere* 71:227-241.
- Bretagnolle, V. & P. Inchausti. 2005. Modelling population reinforcement at a large spatial scale as a conservation strategy for the declining little bustard (*Tetrax tetrax*) in agricultural landscape. *Animal Conservation* 8:59-68.
- Burgess, M. D., m. A. C. Nicoll, C. G. Jones & K. Norris. 2009. Restricted dispersal reduces the strenght of spatial density in a tropical bird population. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B* 275:1209-1216.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Bustamante, J. 1997. Predictive models for Lesser Kestrel *Falco naumanni* distribution, abundance and extinction in southern Spain. *Biological Conservation* 80:153-160.
- Bustamante, J. & J. J. Negro. 1994. The postfledging dependence period of the Lesser kestrel (*Falco naumanni*) in Southern Spain. *Journal of Raptor Research* 28:158-163.
- Calabuig, G., J. Ortego, J. M. Aparicio & P. J. Cordero. 2008. Public information in selection of nesting colony by lesser kestrels: which cues are used and when are they obtained? *Animal Behaviour* 75:1611-1617.
- Cam, E. & J.-Y. Monnat. 2000. Apparent inferiority of first time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *Journal of Animal Ecology* 69:380-394.
- Choquet, R., A.-M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez & J.-D. Lebreton. 2004. M-SURGE: new software specifically designed for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:207-215.
- Conover, W. J. 1971. *Practical nonparametric statistics*. John Wiley & Sons, New York.
- Cramp, S. & K. E. L. Simmons, editors. 1980. *Handbook of the birds of the Western Palearctic*. Oxford Press, Oxford.
- Crawley, M. J. 2007. *The R book*. Wiley, Chichester, UK.
- Debasis, S. & R. J. Sreenivasa 2003. *Linear models: An Integrated Approach*. World Scientific Press, Singapore.
- Deneuville, A. 2009. L'île de Kousmar au Sénégal, un patrimoine dynamique. Muséum Natonal d'Histoire Naturelle, Paris.
- Donázar, J. A., J. J. Negro & F. Hiraldo. 1993. Foraging habitat selection, land-use changes and population decline in the lesser kestrel *Falco naumanni*. *Journal of Applied Ecology* 30:512-522.
- Donàzar, J. A., J. J. Negro & F. Hiraldo. 1992. Functional-Analysis of Mate-Feeding in the Lesser Kestrel *Falco Naumanni*. *Ornis Scandinavica* 23:190-194.
- Durantón, J. F. & M. Lecoq. 1990. Ecology of locusts and grasshoppers (Orthoptera, Acrididae) in Sudanese west Africa. I. Discriminant factors and ecological requirements of acridian species. *Acta Oecologica* 1:151-164.
- Forero, M. G., J. L. Tella, J. A. Donázar & F. Hiraldo. 1996. Can interspecific competition and nest site availability explain the decrease of lesser kestrel *Falco naumanni* populations? *Biological Conservation* 78:289-293.
- Franco, A. M. A., J. T. Marques & W. J. Sutherland. 2005. Is nest-site availability limiting Lesser Kestrel populations? A multiple scale approach. *Ibis* 147:657-666.
- González, J. L. & M. Merino 1990. El cernicalo primilla *Falco naumanni* en la Peninsula Iberica. Situacion, problematica y aspectos biológicos. ICONA, Madrid.
- Held, I. M., T. L. Delworth, J. Lu, K. L. Findell & T. R. Knutson. 2005. Simulation of Sahel drought in the 20th and 21st centuries. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:17891-17896.
- Hiraldo, F., J. J. Negro, J. A. Donazar & P. Gaona. 1996. A demographic model for a population of the endangered lesser kestrel in Southern Spain. *Journal of Applied Ecology* 33:1085-1093.

- Ihaka, R. & R. Gentleman. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5:299-314.
- IUCN. 2008. IUCN Red List of Threatened Species. IUCN, Gland, Switzerland.
- Johnson, D. H. 1995. Statistical Sirens: The Allure of Nonparametrics. *Ecology (New York)* 76:1998-2000.
- Kim, S. Y., R. Torres & H. Drummond. 2009. Simultaneous positive and negative density-dependent dispersal in a colonial bird species. *Ecology* 90:230-239.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert & D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.
- Legendre, S. & J. Clobert. 1995. ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics* 22:817-834.
- Legendre, S., J. Clobert, A. P. Møller & G. Sorci. 1999. Demographic stochasticity and social mating system in the process of extinction of small populations: the case of passerines introduced to New Zealand. *American Naturalist* 153: 449-463.
- Leroux, L. 2009. Du pétrole dans la Crau. *Le Monde* 9 août 2009.
- Liven-Schulman, I., Y. Leshem, D. Alon & Y. Yom-Tov. 2004. Causes of population declines of the Lesser Kestrel *Falco naumanni* in Israel. *Ibis* 146:145-152.
- Lomer, C. J., R. P. Bateman, D. L. Johnson, J. Langewald & M. Thomas. 2001. Biological control of locusts and grasshoppers. *Annual Review of Entomology* 46:667-702
- McCullagh, P. & J. A. Nelder 1989. *Generalised Linear Modelling*. Chapman & Hall, London, UK.
- Mihoub, J.-B.. *in prep*. 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*. Thèse de doctorat d'Ecologie, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Mihoub, J.-B., P. Le Gouar & F. Sarrazin. 2009. Breeding habitat selection behaviors in heterogeneous environments: Implications for modeling reintroduction *Oikos* 118:663-674.
- Mineau, P. 2002. Estimating the probability of bird mortality from pesticide sprays on the basis of the field study record. *Environmental Toxicology and Chemistry* 21:1497-1506.
- Murray, D. L., L. B. Keith & J. R. Cary. 1998. Do parasitism and nutritional status interact to affect production in snowshoe hares? *Ecology* 79:1209-1222.
- Negro, J. J., J. A. Donázar & F. Hiraldo. 1992. Copulatory behaviour in a colour of lesser kestrels : sperm competition and mixed reproductive strategies. *Animal Behaviour* 43:921-930.
- Negro, J. J., J. A. Donázar, F. Hiraldo, L. M. Hernández & M. A. Fernández. 1993. Organochlorine and heavy metal contamination in non-viable eggs and its relation to breeding success in a Spanish population of Lesser Kestrels (*Falco naumanni*). *Environ. Pollut.* 82:201-205.
- Negro, J. J. & F. Hiraldo. 1993. Nest-site selection and breeding success in the Lesser kestrel (*Falco naumanni*). *Bird Study* 40:115-119.
- Pilard, P. 2006. Renforcement et Conservation du Faucon Crécerellette dans l'Aude (Fr) et l'Estramadure (Es) Programme Life Nature (N °LIFE05NAT/F/000134).
- Pilard, P. 2009. Plan National d'Actions du Faucon crécerellette en France 2010-2014. LPO.
- Pilard, P., T. Corveler, H. P. Roche & C. Girard. 2005. Données sur l'hivernage du faucon crécerellette *Falco naumanni* au Niger. *Alauda* 73:137-140.
- Pilard, P., V. Lelong, N. Saulnier & A. Ravayrol. 2008. Plan de restauration du Faucon crécerellette - Rapport d'activités n°7. LPO.
- Pilard, P., J. M. Thiollay & G. Rondeau. 2004. Données sur l'hivernage du faucon crécerellette *Falco naumanni* en Afrique de l'Ouest. *Alauda* 72:323-328.
- Prugnolle, F., P. Pilard, L. Brun & G. Tavecchia. 2003. First-year and adult survival of the endangered Lesser Kestrel *Falco naumanni* in southern France. *Bird Study* 50:68-72.
- R & D. C. Team 2007. R : a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Riegel, J. 2009. Etude de faisabilité pour la conservation et la valorisation de l'île de Kousmar (Région de Kaolack/Sénégal). Rapport de mission LPO du 4 au 16 juin 2009.
- Rodriguez, C. & J. Bustamante. 2003. The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? *Journal of Animal Ecology* 72:793-810.
- Sanchez-Zapata, J. A., J. A. Donazar, A. Delgado, M. G. Forero, O. Ceballos & F. Hiraldo. 2007. Desert locust outbreaks in the Sahel: resource competition, predation and ecological effects of pest control. *Journal of Applied Ecology* 44:323-329.
- Sanz, J. J. & J. M. Tinbergen. 1999. Energy expenditure, nestling age, and brood size: an experimental study of parental behavior in the great tit *Parus major*. 10:598-606.
- Sarrazin, F., C. Bagnolini, J.-L. Pinna & E. Danchin. 1996. Breeding biology during establishment of a reintroduced griffon vulture *Gyps fulvus* population. *Ibis* 138:315-325.
- Sarrazin, F. & S. Legendre. 2000. Demographic approach to releasing adult versus young in reintroductions. *Conservation Biology* 14:488-500.
- Serrano, D., M. Carrete & J. L. Tella. 2008. Describing dispersal under habitat constraints: A randomization approach in lesser kestrels. *Basic and Applied Ecology* 9:771-778.
- Serrano, D., D. Oro, E. Ursúa & J. L. Tella. 2005. Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: Allee effects in a colonial bird. *American Naturalist* 166:E22-E31.
- Serrano, D. & J. L. Tella. 2003. Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of the spatial isolation and conspecific attraction. *Journal of Animal Ecology* 72:400-410.
- Serrano, D. & J. L. Tella. 2007. The Role of Despotism and Heritability in Determining Settlement Patterns in the Colonial Lesser Kestrel. *American Naturalist* 169:E53-E67.
- Serrano, D., J. L. Tella, J. A. Donazar & M. Pomarol. 2003. Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial Lesser Kestrel. *Ecology* 84:3044-3054.
- Skaf, R., G. B. Popov & J. Roffey. 1990. The Desert locust : an international challenge. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 328:525-538.
- Stamps, J. A. & R. R. Swaisgood. 2007. Someplace like home: Experience, habitat selection and conservation biology. *Applied Animal Behaviour Science* 102:392-409.
- Steen, J. B., H. Steen, N. C. Stenseth, S. Myrberget & V. Marström. 1988. Microtine density and weather as predictors of chick production in willow ptarmigan, *Lagopus l. lagopus*. *Oikos* 51:367-373.
- Ten, C. C. & J. Hilbers. 1991. Effects of brood size on inter-clutch intervals, offspring development and male-female interactions in the ring dove *Streptopelia risoria*. *Animal Behaviour* 41 27-36
- Wang, G. & E. A. B. Eltahir. 2002. Impact of CO₂ concentration changes on the biosphere-atmosphere system of West Africa. *Global Change Biology* 8:1169-1182.