



HAL
open science

Modélisation de la dynamique du grand tétras des Pyrénées françaises pour sa gestion adaptative

Guillaume Bal, Léo Bacon, Emmanuel Menoni, Clément Calenge, Alexandre
Millon, Aurélien Besnard

► **To cite this version:**

Guillaume Bal, Léo Bacon, Emmanuel Menoni, Clément Calenge, Alexandre Millon, et al.. Modélisation de la dynamique du grand tétras des Pyrénées françaises pour sa gestion adaptative. MNHN. 2021, pp.34. hal-04524611

HAL Id: hal-04524611

<https://hal.science/hal-04524611v1>

Submitted on 28 Mar 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial 4.0 International License

Modélisation de la dynamique du grand tétras des Pyrénées françaises pour sa gestion adaptative

Guillaume Bal^{1,✉}, Léo Bacon^{2,✉}, Emmanuel Ménoni^{3,✉}, Clément Calenge^{4,✉}, Alexandre Millon^{5,✉} et Aurélien Besnard^{6,✉}

2021-08-21

Résumé

Ce document présente un modèle intégré de dynamique de population développé pour la gestion adaptative du grand tétras dans les Pyrénées françaises. Ce modèle comprend deux classes d'âge pour les femelles et trois pour les mâles et inclut cinq sous-populations distinctes. Il couvre la période 2004-2019. Sa structure et son ajustement reposent sur de multiples sources de données collectées par l'Observatoire des Galliformes de Montagne. Un suivi d'abondance des mâles sur lek au printemps, en très grande majorité de 2 ans et plus, est utilisé pour renseigner le niveau global de la population du massif pyrénéen sur la période 2010-2019. Des suivis par comptage au chien en fin d'été apportent de l'information sur l'évolution du succès reproducteur et de l'abondance des femelles et des mâles en fin d'été. Le suivi d'individus équipés d'émetteurs VHF ou GPS a également permis l'estimation des taux de survie. Enfin, les tableaux de chasses ont été intégrés dans le modèle. L'analyse de ce modèle révèle que la population est actuellement en décroissance de l'ordre de 2% par an. L'effectif des mâles chanteurs sur leks est de 1852 [1693-2026] individus, soit environ 25% en deçà de la valeur cible retenue par la stratégie nationale d'actions en faveur du grand tétras (2500 mâles sur lek à l'issue de la période 2012-2021). La dynamique de la population apparaît comme très sensible au taux de survie des femelles adultes, dont l'estimation pour les Pyrénées est faible en comparaison des valeurs observées ailleurs en Europe. Une baisse de la densité des mâles pourrait également impacter négativement la fécondité. Malheureusement les données à disposition ne permettent pas de tester correctement cette hypothèse. Sur la base de ces résultats, des options de gestion de la population Pyrénéenne sont proposées pour lutter contre la dynamique décroissante observée, avec notamment pour cible la réduction de la mortalité causée par les câbles et clôtures.

Mots clé :

Grand tétras, Pyrénées, dynamique des populations, gestion adaptative, modélisation bayésienne

¹ UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), 4 rue du Petit Château, 91800 Brunoy

² Office Français de la Biodiversité, Unité Avifaune Migratrice, 13200 Le Sambuc – Arles, France

³ Office Français de la Biodiversité, Unité Petite Faune Sédentaire et Espèces d’Outre-Mer

⁴ Office Français de la Biodiversité, unité Données et Appui Méthodologique, Saint Benoist - 78610 Auffargis, France

⁵ Aix Marseille Université, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d’Ecologie marine et continentale (IMBE), CNRS, IRD, Avignon Université, Technopôle Arbois-Méditerranée, Bât. Villemin, BP 80, 13545 Aix-en-Provence cedex 4, France

⁶ UMR 5175 CEFE – EPHE – PSL University Centre d’Ecologie Fonctionnelle et Evolutive Campus CNRS - 1919 route de Mende 34293 Montpellier cedex 5, France

✉ Correspondance : Guillaume Bal <guillaume.bal.pro@gmail.com>, Léo Bacon <leo.bacon@ofb.gouv.fr>, Emmanuel Ménoni <emmanuel.menoni@ofb.gouv.fr>, Alexandre Millon <alexandre.millon@imbe.fr>, Aurélien Besnard <Aurelien.BESNARD@cefe.cnrs.fr>

1 INTRODUCTION

La gestion adaptative des espèces chassées est un cercle vertueux ayant pour finalité d’atteindre de façon sûre et rapide un objectif de gestion défini par les parties prenantes. Tout d’abord l’objectif de gestion doit être précis et associé à un horizon temporel défini. Par exemple, on peut vouloir inverser la tendance d’évolution d’une population à 10 ans. Une fois cet objectif défini, l’ensemble des données disponibles pour évaluer l’état et la dynamique de la population doit être étudié à l’aide d’un modèle décrivant son fonctionnement et permettant de produire des prédictions. Il convient alors de proposer des actions de gestion (amélioration de l’habitat, arrêt de la chasse, réduction d’espèce invasive...) permettant d’atteindre l’objectif le plus rapidement possible, de les mettre en œuvre sur le terrain et d’en mesurer les effets en collectant des données pertinentes. Ceci peut notamment conduire à la mise en place de nouveaux suivis. Une fois l’évaluation de la stratégie effectuée à l’aide du modèle de dynamique, on entre dans une nouvelle itération du cycle (Nichols & Williams 2006).

Scientifiquement parlant, la mise en place de modèles intégrés de dynamique de population (IPM, *Integrated Population Model*) apparaît actuellement comme l’outil le plus robuste pour supporter le processus de gestion adaptative. En effet, ce type de modèle permet d’intégrer l’ensemble des données disponibles au sein d’une structure de modélisation unique (Schaub et al. 2011). Ceci permet ainsi

d'améliorer les estimations des différents paramètres, d'en appréhender l'incertitude et souvent de la réduire, voire de produire une estimation pour un paramètre qui ne fait pas l'objet d'une collecte directe de données (par effet combinatoire). L'importance relative des différents paramètres sur la dynamique de la population peut alors être comparée de même que l'effet de stratégies de gestion alternatives. On peut ensuite choisir la meilleure option sur le terrain.

Ce document présente le développement d'un IPM pour la population de grand tétras (*Tetrao urogallus aquitanicus*) du massif pyrénéen français. Ce modèle, élaboré dans un cadre bayésien, a vocation à fournir des éléments pour la gestion adaptative de l'espèce en France, en i) identifiant les paramètres démographiques à l'origine de la dynamique observée et ii) en proposant des mesures de gestion à même d'atteindre les objectifs de gestion fixés. Ici, nous avons ainsi combiné de multiples sources de données de terrain issues de suivis d'abondance, de prélèvements et de radiopistage. Les résultats en termes d'abondance des mâles sur lek, issus d'un modèle bayésien basé sur des données de comptage aux leks issues d'une stratégie d'échantillonnage robuste, sont également utilisés sous forme de données (Calenge et al. 2021). L'approche bayésienne retenue ici présente trois avantages complémentaires. Tout d'abord, certains paramètres de l'IPM peuvent être 'informés' par différentes sources de données au sein d'une approche hiérarchique. De plus, tout résultat dérivé du modèle est accompagné d'une distribution de probabilité *a posteriori*, qui permet une approche probabiliste des risques liés aux options de gestion, un élément important pour la gestion des populations (Harwood & Stokes 2003; Cressie *et al.* 2009). Enfin, l'approche bayésienne permet, si nécessaire, d'intégrer des connaissances d'experts sous la forme d'informations *a priori* (ou *priors*).

Ce travail a été réalisé dans le contexte décrit dans le résumé de la Stratégie Nationale d'Action 2012-2021 en faveur du grand tétras :

Le grand tétras est présent en France dans les massifs des Vosges, du Jura, des Pyrénées et une population relictuelle provenant de réintroduction subsiste dans les Cévennes. Cet oiseau vit généralement dans de vieilles forêts claires, présentant une strate herbacée bien développée et diversifiée, lui procurant nourriture et abri contre les prédateurs. Depuis une trentaine d'années, ses effectifs régressent de manière continue sur le territoire national et son aire de répartition a fortement diminué en particulier dans les Vosges et le Jura. L'espèce a même disparu des Alpes en 2000. Il ne reste plus qu'environ 4 500 individus sur le territoire français, dont 90% sur la chaîne pyrénéenne. Le grand tétras a, ainsi, été classé dans la catégorie « vulnérable » selon la liste rouge nationale des oiseaux nicheurs de France métropolitaine, établie par le comité français de l'Union internationale pour la conservation de la nature et le Muséum national d'histoire naturelle. Cette régression marquée des populations de grand tétras est due principalement aux modifications et à la fragmentation de son habitat, aux dérangements causés par les activités humaines, aux pertes d'individus adultes et aux changements climatiques globaux pouvant influencer le succès de sa reproduction.

Ainsi, les objectifs quantitatifs proposés par la stratégie nationale ont été évalués à la lumière des résultats de notre modèle intégré. La stratégie nationale mentionne pour objectifs i) d'inverser la tendance au déclin de la population de grand tétras des Pyrénées et ii) d'atteindre 5000 individus reproducteurs à l'horizon 2021. Cette valeur de 5000 individus a été choisie sur la base d'une estimation du nombre de mâles chanteurs de 2500 en 1975, considérant un nombre équivalent de femelles adultes dans une population au sexe-ratio équilibré. Toutefois, ne pouvant pas différencier clairement les femelles reproductrices sur la base de leur âge (voir ci-dessous), nous avons choisi, par souci de clarté, de nous focaliser sur l'évolution de l'abondance des mâles sur les leks (ou reproducteurs), avec une valeur référence de 2500 individus.

L'analyse des résultats de l'IPM nous permet également de suggérer des actions de gestion potentiellement à même d'aider la population à se rétablir, ainsi que la mise en place de suivi/études supplémentaires en vue d'améliorer nos connaissances sur le fonctionnement de la population. Sa gestion adaptative s'en trouvera donc facilitée.

2 MATERIELS ET METHODES

2.1. Modèle d'étude

Le grand tétras est un oiseau appartenant à l'ordre des galliformes et inféodé au milieu sylvicole. Il peut atteindre 4-5 kg pour le mâle, appelé coq, et jusqu'à 2.5 kg pour la femelle, ou poule. En France, il est présent au sein des massifs des Vosges, du Jura, des Pyrénées et des Cévennes. Il a disparu des Alpes françaises où seules quelques observations sporadiques sans preuve de reproduction sont effectuées depuis 2000. L'espèce est classée sur la liste rouge nationale comme vulnérable et en déclin sur le territoire national (Issa & Muller, 2015). L'analyse effectuée ici se concentre sur la population Pyrénéenne, qui concentre près de 90% des effectifs de l'espèce en France, et est constituée d'une sous-espèce endémique des Pyrénées, *Tetrao urogallus aquitanicus*.

L'ensemble de la population des Pyrénées françaises est considérée dans ce rapport. Pour la modélisation, les individus sont répartis en plusieurs classes en fonction de leur âge, de leur sexe ou de leur statut reproducteur. On distingue tout d'abord les individus juvéniles (moins d'1 an), mâles ou femelles. Les femelles adultes (1 an ou plus) sont ensuite distinguées selon qu'elles sont en succès de reproduction ou en échec total. Il n'est pour l'instant pas possible de faire cela sur la base de l'âge. Pour les mâles adultes, nous avons deux classes d'âge : les mâles d'un an et les mâles de deux ans et plus. Les mâles d'un an ne chantent pas (Leclercq & Ménoni, 2018) et sont donc très peu comptabilisés lors

des dénombrements printaniers sur les leks (zones de reproduction où les mâles paraded pour attirer les femelles). Une ségrégation en âge sur la base des données disponibles est donc possible et permet d'identifier l'effectif de mâles chanteurs (âgés de 2 ans ou plus), qui représente notre référence pour la tendance globale de la population.

2.2 Zone d'étude et données disponibles

La population pyrénéenne de grand tétras occupe 583 500 ha d'habitats potentiels dans les Pyrénées françaises. Cette population est structurée autour de leks rassemblant 1 à 20 mâles chanteurs et fonctionne certainement comme une métapopulation avec des probabilités d'extinction et de colonisation associées à des flux d'individus entre les différents leks. Toutefois, l'absence de données concernant les mouvements des oiseaux à cette échelle ne nous permet pas de modéliser cette population selon les techniques propres à une métapopulation (Hanski 1998). En lieu et place, nous avons opté pour la modélisation de cinq sous-populations correspondant à des régions homogènes d'un point de vue géographique, climatique et sylvicole : piémont occidental (511), haute chaîne occidentale (521), piémont central (512), haute chaîne centrale (522), haute chaîne orientale (523). Cette structure géographique est celle définie par l'Observatoire des Galliformes de Montage (OGM) pour l'ensemble de son travail de suivi du grand tétras sur les Pyrénées françaises.

La période couverte par le modèle s'étale de 2004 à 2019. Celle-ci est contrainte par la profondeur temporelle des divers suivis (notamment les indices d'abondance) disponibles pour la modélisation et détaillés plus bas.

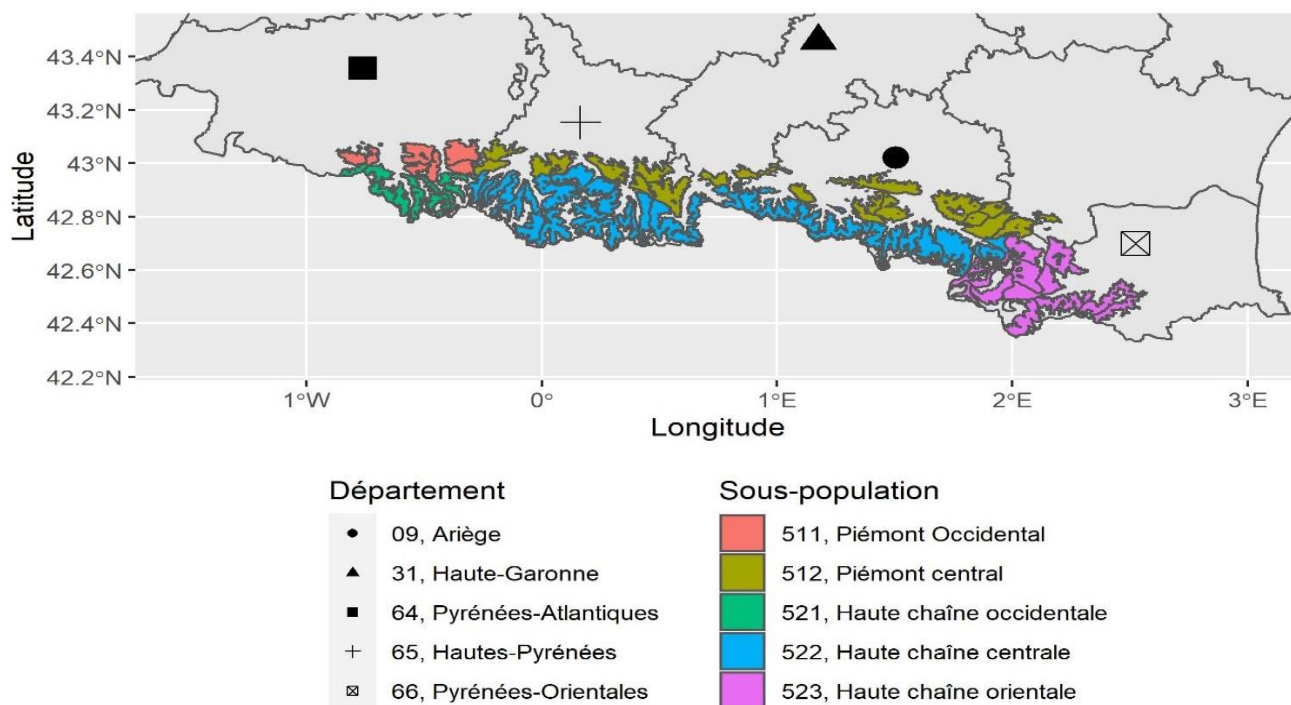


Figure 1 : Aire de répartition française du grand tétras *Tetrao urogallus aquitanicus* dans les Pyrénées françaises et identification des différentes sous –populations considérées dans le modèle intégré.

La gestion cynégétique de la population Pyrénéenne du grand tétras s’organise autour du découpage territorial administratif et comprend de fait cinq entités départementales : les Pyrénées-Atlantiques, les Hautes-Pyrénées, la Haute-Garonne, l’Ariège et les Pyrénées-Orientales. Le détail des prélèvements réalisés par département sur les quatre dernières décennies est donné en figure 2.

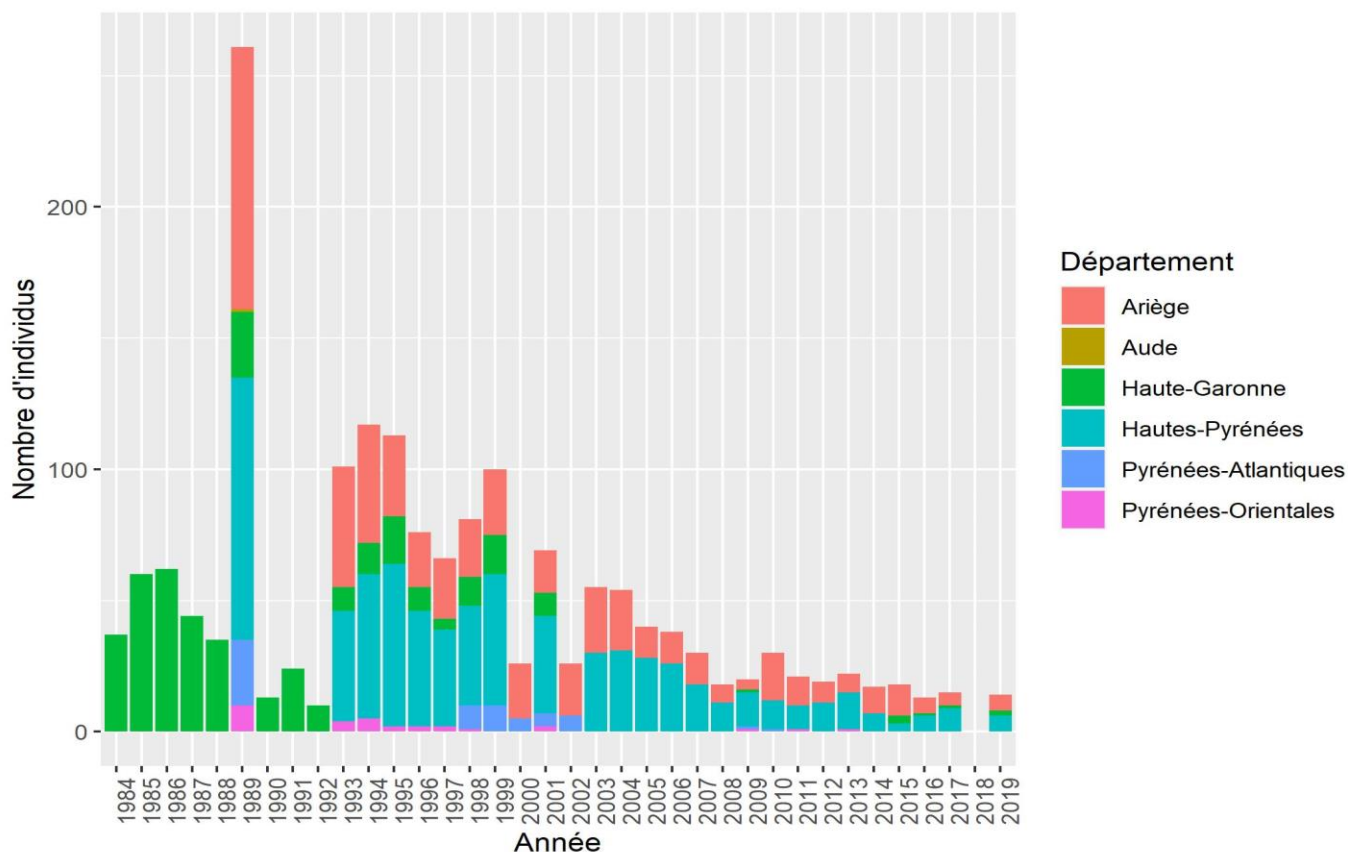


Figure 2 : Effectifs cumulés des prélèvements départementaux déclarés de grand téttras dans les Pyrénées françaises entre 1975 et 2019. Les déclarations sont non obligatoires avant 1993.

Ces prélèvements par départements ont été répartis entre les unités géographiques sur la base de l’avis d’expert d’Emmanuel Ménoni comme suit :

- pour le département 64, tous les prélèvements réalisés depuis 1998 ont été attribués à la région 521
- pour les départements 65, 31, et 09, 30% des prélèvements ont été attribués à la région 512 et le reste à la région 522
- pour le département 66, tous sont les prélèvements ont été attribués à la région 523

La chasse au grand téttras est restreinte aux seuls mâles et s’effectue au fusil, en zone boisée et montagneuse sur des individus débusqués et mis en fuite, le plus souvent à l’aide de chiens d’arrêt. De fait, ce type de chasse implique qu’une proportion des oiseaux blessés ou tués n’est pas retrouvée par les chasseurs et ne figure donc pas dans le tableau de chasse final (*crippling loss* ; Watson 1997). Afin d’inclure ces individus, mais également une part de braconnage (Ménoni et al. 2005), nous avons émis les hypothèses suivantes :

- le nombre total de mâle tués est 130% de celui qui est comptabilisé pour une région (Ménoni et al. 2015),
- le nombre total de femelles tuées est lui aussi égal à 30% du nombre de mâles prélevés.

Au sein du massif Pyrénéen deux protocoles de suivi permettent d'obtenir cinq indices d'abondance pour chacune des cinq sous-populations (25 indices au total). Tout d'abord, un suivi de l'abondance des mâles (2 ans et plus) sur lek est effectué tous les deux ans sur un échantillon de leks. Les données récoltées dans ce cadre sont utilisées pour dériver des abondances absolues à travers une analyse développée par Clément Calenge et al. (2021), qui intègre la probabilité de détection et estime un nombre de mâles sur les leks connus mais également sur les leks inconnus, grâce à une stratégie d'échantillonnage stratifiée. Par ailleurs, des comptages au chien sont effectués annuellement en fin d'été sur des parcelles échantillons de chaque région. Entre 1999 et 2019, 693 parcelles ont été suivies plus ou moins régulièrement. Dans ce cadre, les observateurs ont dénombré le nombre i) de mâles, ii) de femelles avec jeunes, iii) de femelles sans jeunes et iv) de juvéniles par couvée. Il est possible d'utiliser ces données pour en déduire des indices d'abondance qui informent, non pas sur les abondances absolues, mais sur les variations inter-annuelles des abondances spécifiques à chacune des catégories d'oiseaux. Ces données permettent aussi d'estimer la proportion de femelles ayant produit des jeunes et le nombre moyen de jeunes par femelle reproductrice, ainsi que le sexe ratio des jeunes produits (57 couvées analysées pour le sexe ratio).

Afin d'estimer la probabilité de survie des différentes classes d'âges pour les deux sexes, des données de suivi d'individus capturés et équipés de balises GPS ou VHF ont été utilisées. Au total entre 1984 et 2020, 37 individus ont été capturés et équipés en France (15 femelles, 22 mâles) et 68 (30 femelles, 38 mâles) en Espagne, suivis quotidiennement pendant plusieurs mois entre 1984 et 2020. Parmi ces individus, 10 individus ont été identifiés comme juvéniles (4 femelles et 6 mâles) et 95 comme adultes reproducteurs.

Si les données de comptages en été sont disponibles depuis le début des années 2000, nous nous sommes limités pour le travail de modélisation présenté ici à la période 2004-2019. En effet, les indices d'abondance avant cette période présentent de très fortes variations inter-annuelles sans doute associées à une forte incertitude (leur utilisation dans le modèle entraîne des estimations de sexe-ratio non crédibles), conséquence probable de la mise en application des nouveaux protocoles.

2.3 Structure du modèle de dynamique de la population

Notre modèle intégré est basé sur une structure de la population à deux sexes, deux classes d'âge pour les femelles (juvéniles et 1 an et plus) et trois pour les mâles (juvéniles, 1 an, 2 ans et plus). Deux périodes (printemps et été) sont également considérées. Cette structure s'applique à chacune des cinq

sous-populations et, bien que relativement complexe, permet de combiner l'ensemble des données à notre disposition tout en respectant les connaissances a priori sur la structure de la population pyrénéenne.

La dynamique de chaque sous-population est modélisée sur la base d'une approche similaire à celle de McCaffery & Lukacs (2016). Les acronymes utilisés dans ce document pour définir les différents stades et traits de vie sont présentés en Table A.

Table A : Table résumant l'ensemble des notations et paramètres inclus dans le modèle intégré.

<i>Nom</i>	<i>Description</i>
r	index de la région
a	index de l'année
JN.e	nombre de juvéniles nés et vivants en fin d'été
FM	nombre de femelles mortes par chasse ou braconnage au cours de l'hiver, donnée
F0N.e	nombre de femelles juvéniles nées et vivantes en fin d'été
F0R.e	nombre de femelles juvéniles recrutées après dispersion sur une base déterministe
F1+.p	nombre de femelles adultes d'un an et plus au printemps
F1+.e	nombre de femelles adultes d'un an et plus en été
F1+aJ.e	nombre de femelles adultes d'un an et plus en été ayant eu des juvéniles
F1+sJ.e	nombre de femelles adultes d'un an et plus en été n'ayant pas eu de juvéniles
M0N.e	nombre de mâles juvéniles nés dans une région et présents en été
M0R.e	nombre de mâles juvéniles recrutées dans une région en fin d'été après migration sur une base déterministe
M1M	nombre de d'un an au printemps mort par chasse ou braconnage au cours de l'hiver, donnée
M1.p	nombre de mâles d'un an au printemps
M1.e	nombre de mâles adultes d'un an en été
M2+.p	nombre de mâles adultes de plus de deux et plus au printemps
M2+M	nombre de d'un an au printemps mort par chasse ou braconnage au cours de l'hiver, donnée
M2+.e	nombre de mâles adultes de plus d'un an en été
s_j	probabilité de survie juvéniles ramenée à une valeur annuelle
s_A	probabilité survie des non juvéniles ramenée à une valeur annuelle
p_{cov}	probabilité qu'une femelle ait une couvée en fin d'été (lié à la probabilité d'accouplement)
$\delta_{f.detect}$	multiplicateur contraignant la détectabilité des femelles sans jeunes par rapport aux femelles avec jeunes
μ_j	nombre moyen de juvéniles par couvée en fin d'été pour les femelles ayant menée une couvée à son terme
sr_j	sexe ratio femelles/(mâles+femelles) pour les juvéniles
f	fécondité moyenne d'une femelle, ici le nombre de jeunes en fin d'été
p_{mig}	matrice de dispersion des juvéniles (dimension 5 x 5)

Les sous-sections suivantes présentent la série d'équations utilisée pour relier les différentes classes d'âge et de sexe de la dynamique de population du grand tétras. L'estimation des probabilités de transition entre classes est expliquée après. La figure 3 représente l'articulation globale du modèle.

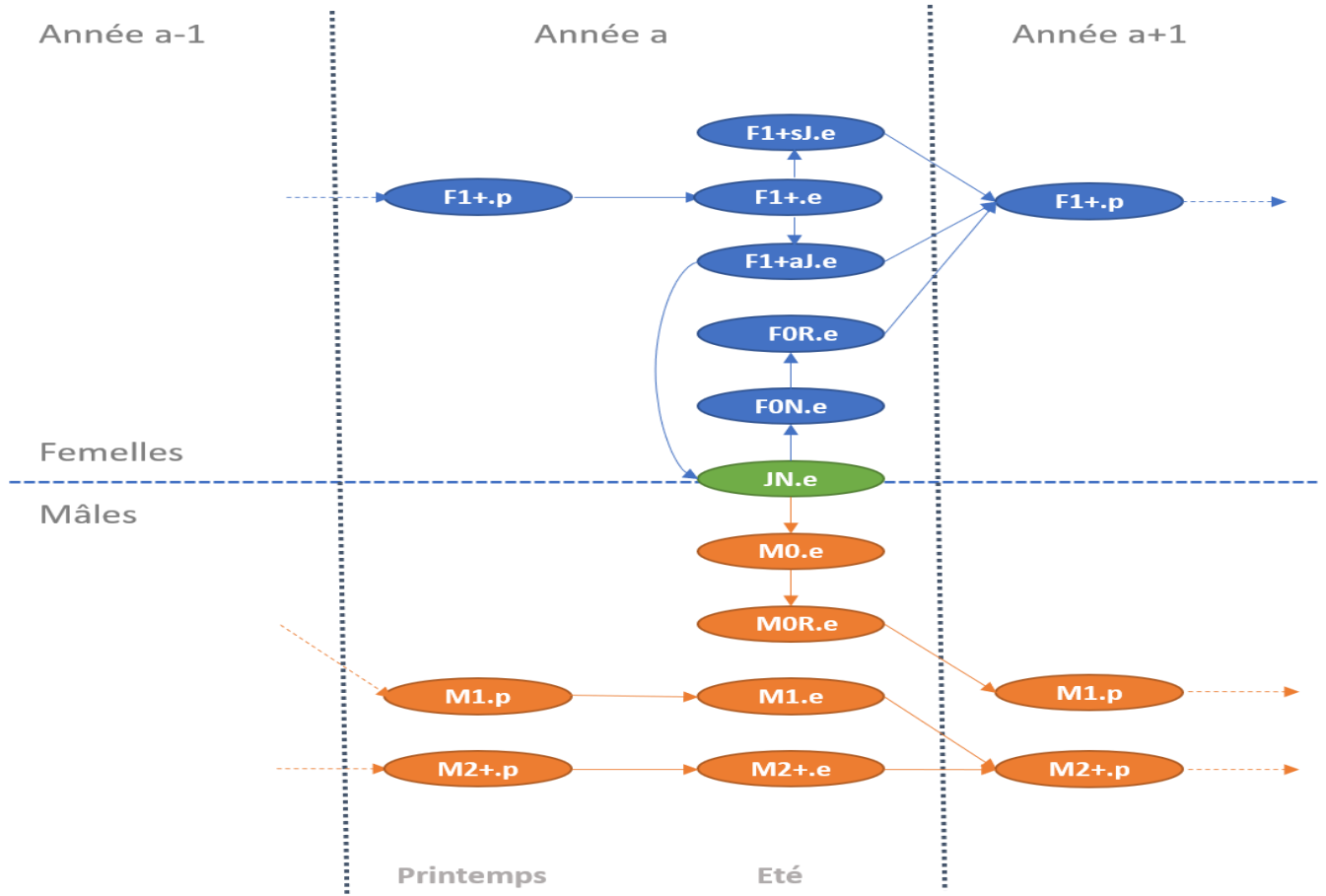


Figure 3 : Schéma du processus de dynamique de la population de grand tétras représentant les transitions temporelles entre les différentes catégories considérées dans le modèle intégré

2.3.1 Abondance des adultes au printemps

Pour chaque région, les abondances au printemps pour chaque sexe et classe d'âge dépendent :

- des abondances des adultes et juvéniles recrutés au sein d'une région l'été
- de la chasse, du *cripling loss* (oiseaux tués mais non-retrouvés) et du braconnage

Un processus de survie est appliqué au travers d'équations binomiales (intégrant donc la stochasticité démographique) prenant en compte la différence de survie entre classes d'âge. On obtient ainsi la série d'équations suivante :

$$\begin{aligned}
 F1^+.p_{r,a} &= \text{Binomial}(FOR.e_{r,a-1}, s_J^{9/12}) + \text{Binomial}(F1^+.e_{r,a-1}, s_A^{9/12}) - F0M_{r,a-1} - F1M_{r,a-1} \\
 M1.p_{r,a} &= \text{Binomial}(MOR.e_{r,a-1}, s_J^{9/12}) - M0M_{r,a-1} \\
 M2^+.p_{r,a} &= \text{Binomial}(M1.e_{r,a-1}, s_A^{9/12}) + \text{Binomial}(M2^+.e_{r,a-1}, s_A^{9/12}) - M1M_{r,a-1} - M2^+M_{r,a-1}
 \end{aligned}$$

La survie s diffère entre les classes d'âges juvéniles (J) et adultes (A) mais pas entre sexes. L'exposant 9/12 correspond aux 9 mois écoulés entre la fin de l'été précédent et le printemps.

2.3.2 Abondances des adultes en été : $F1^+.e$, $F1^+aJ.e$, $F1^+sJ.e$, $M1.e$, $M2^+.e$

Après le printemps, chacune des classes d'âges et chaque sexe passe au travers d'un nouveau processus de survie jusqu'à Aout, période à laquelle s'effectuent les comptages d'été. Les femelles avec et sans jeunes sont distinguées au sein de deux classes par un processus binomial supplémentaire correspondant à la probabilité d'élever des jeunes avec succès jusqu'à la fin de l'été :

$$\begin{aligned} F1^+.e_{r,a} &\sim \text{Binomial}(F1^+.p_{r,a}, s_A^{3/12}) \\ F1^+aJ.e_{r,a} &\sim \text{Binomial}(F1^+aJ.e_{r,a}, p_{couv}) \\ F1^+sJ.e_{r,a} &= F1^+.e_{r,a} - F1^+aJ.e_{r,a} \\ M1.e_{r,a} &\sim \text{Binomial}(M1.p_{r,a}, s_A^{3/12}) \\ M2^+.e_{r,a} &\sim \text{Binomial}(M2^+.p_{r,a}, s_A^{3/12}) \end{aligned}$$

2.3.3 Abondances des juvéniles en été : $JN.E$, $FON.E$ et $MON.E$

Nous modélisons l'abondance des juvéniles à la fin de l'été dans leur région de naissance. Nous nous basons sur les comptages au chien qui ont lieu juste avant. Les effectifs de juvéniles dépendent du nombre de femelles avec jeunes selon un processus de type Poisson puis sont répartis entre mâles et femelles à l'aide d'un processus binomial (sexe-ratio). Ces étapes correspondent aux équations suivantes :

$$\begin{aligned} JN.e_{r,a} &\sim \text{Poisson}(F1^+aJ.e_{r,a} \times \mu_J) \\ FON.e_{r,a} &\sim \text{Binomial}(JN.e_{r,a}, sr_J) \\ MON.e_{r,a} &= JN.e_{r,a} - FON.e_{r,a} \end{aligned}$$

Les données à notre disposition ne sont pas suffisantes pour estimer des variations de la fécondité par région et/ou par année (cf ci-dessous).

2.3.4 Abondances des juvéniles en été après dispersion : $FOR.E$ et $MOR.E$

Les juvéniles de grand tétras s'émancipent à la fin de l'été et dispersent à la recherche du territoire sur lequel ils se fixeront pour la reproduction. À partir de là, nous partons du principe qu'ils ne changent plus de région. L'équation déterministe suivante permet de calculer les juvéniles mâles et femelles gagnés par chaque population régionale après cette dispersion :

$$\begin{aligned} FOR_{r,a} &= \sum FON_{1:5,a} \cdot p.imig_{r,1:5} \\ MOR_{r,a} &= \sum MON_{1:5,a} \cdot p.imig_{r,1:5} \\ p.imig_{1:5,r} &\sim \text{dirichlet}(\alpha.p.imig_{1:5,r}) \end{aligned}$$

Nous considérons que la dispersion des juvéniles entre unités géographiques se déroule directement après les comptages au chien, c'est-à-dire sans délai. Les taux de dispersion d'une région à l'autre sont modélisés au travers de *priors* informatifs, déterminés à dire d'expert (cf. infra). Ces taux de dispersion sont regroupés au sein d'une matrice *p.imig*. Les valeurs médianes des taux de dispersion sont détaillées ci-dessous (colonnes : région d'origine, lignes : région de destination).

$$\begin{bmatrix} 0.96750000 & 0.0065 & 0.01083333 & 0.008125 & 0.00000 \\ 0.01083333 & 0.9675 & 0.01083333 & 0.008125 & 0.01625 \\ 0.01083333 & 0.0065 & 0.96750000 & 0.008125 & 0.00000 \\ 0.01083333 & 0.0065 & 0.01083333 & 0.967500 & 0.01625 \\ 0.00000000 & 0.0130 & 0.00000000 & 0.008125 & 0.96750 \end{bmatrix}$$

Ces taux de dispersion se basent sur les hypothèses successives et multiplicatives suivantes :

- 13 % des individus seulement dispersent au-delà de 10 kilomètres (Ménoni, 1991),
- seuls les individus dans la bande de 10 km au contact d'une autre région sont donc susceptibles de changer de région. Cette bande représente environ 50 % d'une région,
- la moitié des individus remplissant les deux conditions précédentes disperse dans la direction d'une autre région,
- les trois points précédents fournissent un taux de dispersion entre région de 3.25% (13×0.5×0.5). Les individus sont ensuite repartis entre les régions adjacentes à celle d'origine,
- si une des régions accueillant les individus dispersants a une surface de contact avec la région d'origine des individus d'au moins 50% plus importante que les autres, elle reçoit deux fois plus d'individus que les autres.

Des *priors* centrés sur des taux de dispersion deux fois plus élevés (26% au lieu de 13%) et deux fois plus faibles (6.5%) ont aussi été considérés, en guise de première analyse de sensibilité. Les résultats correspondants (non présentés) sont largement cohérents avec ceux présentés dans ce document. Les différences quantitatives sont minimales, pour la plupart inférieures à 5% (résultats non-présentés).

2.4 Indices d'abondance utilisés et lien avec le modèle intégré de dynamique de la population

2.4.1 Calcul des indices d'abondance

Cinq indices d'abondance sont utilisés dans cette étude :

1. les estimations du nombre de mâles de 2+ lors du suivi printanier de places de chant,
2. des variations d'abondance des mâles d'au moins un an dérivées des suivis au chien en fin d'été,

3. des variations d'abondance des femelles d'au moins un an et avec jeunes dérivées des suivis au chien en fin d'été,
4. des variations d'abondance des femelles d'au moins un an et sans jeune dérivées des suivis au chien en fin d'été,
5. des variations d'abondance des juvéniles dérivées des suivis au chien en fin d'été.

Pour le nombre de mâles de 2 ans et plus, les détails de son estimation sont présentés dans Calenge et al. (2021). Dans le cas des comptages estivaux au chien, l'abondance des femelles, juvéniles ou mâles, nommée X , au sein des parcelles p d'une région r l'année a est résumée par un modèle linéaire hiérarchique bayésien dont les erreurs suivent une loi de Poisson :

$$\begin{aligned}
X_{r,p,a} &\sim \text{Poisson}(\lambda_{r,p,a}) \\
\text{with } \log(\lambda_{r,p,a}) &= \alpha_p + \beta_{r,a} \\
\alpha_p &\sim \text{Normal}(\mu_\alpha, \sigma_\alpha) \\
\mu_\alpha &\sim \text{Normal}(0,1) \\
\sigma_\alpha &\sim \text{Uniform}(0,3) \\
\beta_{r,a} &\sim \text{Normal}(0, \sigma_\beta) \\
\sigma_\beta &\sim \text{Uniform}(0,3)
\end{aligned}$$

Le paramètre hiérarchique α_p donne ainsi l'abondance moyenne de jeunes, de femelles avec ou sans jeunes et de mâles sur une parcelle p où un comptage au chien est effectué. A cette abondance moyenne s'ajoutent des variations interannuelles qui diffèrent par région ($\beta_{r,a}$) selon un processus lui aussi hiérarchique. Ces variations sont tirées aléatoirement au sein d'une distribution normale (comme pour un effet aléatoire en statistique fréquentiste). Les valeurs de $\beta_{r,a}$ peuvent être extraites et utilisées comme indices d'abondance pour le modèle de dynamique des populations. Il s'agit de valeurs centrées autour de 0 sur l'échelle log. L'exponentielle de ces valeurs donnent des séries chronologiques de valeurs centrées sur 1 qui suivent les fluctuations interannuelles d'abondance dans une région donnée.

2.4.2 Inclusion des indices dans le modèle intégré

Les indices d'abondance sont modélisés indépendamment du modèle de dynamique de population. Ceci est également réalisé dans un cadre bayésien. On a donc pour chaque itération annuelle d'un indice un ensemble de valeurs probables provenant d'une méthode de Monte-Carlo par chaîne de Markov (MCMC, cf. Section 2.6). Pour chaque indice, nous avons résumé les tirages MCMC de chaque valeur annuelle par l'ajustement de la meilleure distribution de probabilité possible et extrait moyenne et écart type. Pour un indice donné, la structure de variabilité des tirages MCMC pour chacune des valeurs a été conservée homogène (Log-normale pour les estimations de Calenge et al. 2021 et Gamma pour les indices issus du suivi des places de chant ou leks).

Ces valeurs sont ensuite utilisées comme données au sein de l'IPM. Plus précisément, le lien entre chacun de ces indices d'abondance IA et la classe X pour laquelle il nous apporte de l'information est incorporé de la façon suivante au sein du modèle intégré :

$$IA_{r,a} \sim \text{Distribution.de.probabilité}(\mu.IA = Q.I_r * X_{r,a}, \sigma.IA_{r,a})$$

$\mu.IA_{r,a}$ et $\sigma.IA_{r,a}$ sont les moyennes et écart-type résumant les tirages MCMC pour chaque valeur annuelle de l'indice d'abondance concerné. Il s'agit de l'équation liant l'observation (la valeur de l'indice) au processus (l'abondance réelle de la classe X). Pour l'indice "place de chants", Q , qui est un coefficient de capturabilité de X , est fixé égal à 1 pour toutes les régions. Cette hypothèse forte permet de guider le niveau d'abondance de toutes les autres classes. En effet, l'ajustement va sélectionner des nombres de femelles, juvéniles et mâles d'un an qui sont compatibles avec le nombre de mâles 2+ et les paramètres démographiques informés par les autres sources de données. Pour ces autres classes (nombre de femelles d'un an et plus avec jeunes en fin d'été, etc.) et leurs indices respectifs, la distribution de probabilité utilisée pour les lier est de type gamma et Q est associé à un *prior* non-informatif. Ainsi, il est toujours possible pour les effectifs d'une classe et l'indice d'abondance de correspondre. Une contrainte a toutefois été ajoutée : les paramètres Q pour les femelles avec et sans jeunes sont liés par un coefficient multiplicateur $\delta_{f.detect}$. Celui-ci correspond à une différence de détectabilité entre les femelles avec et sans jeunes. En effet, la détection des femelles sans jeunes est inférieure de l'ordre de 20% à celle des femelles avec jeunes (E. Ménoni com pers.). Ce paramètre est entré sous la forme d'un *prior* informatif dans le modèle en utilisant une distribution de probabilité *Beta* (100, 25).

2.5 Modélisation des traits de vie et données correspondantes

2.5.1 Taux de survie

Le taux de survie annuel des adultes s_A est estimé au travers de deux sources d'information complémentaires. Tout d'abord, les indices d'abondance mentionnés précédemment contraignent les valeurs possibles de ce paramètre. Toutefois, les incertitudes des indices d'abondance sont importantes lorsque l'on considère les variations interannuelles associées. Afin d'améliorer l'ajustement du modèle, des données de suivi d'oiseaux équipés de balises GPS et VHF sont également utilisées au sein du modèle intégré. Ces suivis ont été incorporés sous la forme d'un modèle multi-états de capture-marquage-recapture (CMR) sur un pas de temps mensuel. Chaque mois, un individu équipé peut être vivant ou mort, détecté ou non. La non-détection de l'individu est supposée uniquement due à la mort de l'oiseau (et non à la défaillance de la balise). Son état (vivant ou mort) est donc lié à son statut d'observation sans

aucune incertitude. Un individu est considéré adulte à partir de l'âge d'un an. Dans notre cas, les causes de mortalité des individus marqués et suivis sont uniquement naturelles (hors chasse). Les transitions entre ces états sont modélisées sous la forme d'un modèle de Bernoulli. Le statut (St) vivant (1) ou mort (0) mensuel (m) dépend du précédent statut multiplié par une probabilité de survie annuelle (s) dépendante de l'âge et élevée à la puissance 1/12 comme suit :

$$St_m \sim \text{Bernoulli}(St_{m-1} * s^{1/12})$$

Dans le cadre du modèle intégré, seule la survie des adultes est estimée à partir d'un *prior* non informatif, sans différence entre mâles et femelles. Cette hypothèse est toutefois supportée par des analyses préliminaires et la littérature les donnent similaires (Moss et al. 2000, Sachot et al. 2006, Augustine et al. 2020). Celle des juvéniles est informée au travers d'un *prior* informatif centré sur 0.4 avec un coefficient de variation de 0.05. Cette valeur est tirée de la littérature citée précédemment. En l'état des données actuellement disponibles pour les Pyrénées, il n'est pas possible d'estimer des paramètres de survie différents entre sexe et classe d'âge, ni d'estimer de variabilité interannuelle de ces paramètres.

2.5.2 Fécondité

Les comptages au chien en été permettent d'obtenir des données sur le nombre moyen de jeunes par poule. Le nombre de jeunes par poule observé (N_o) en été a été modélisé au moyen d'un processus Poisson zéro-augmenté comme suit :

$$\begin{aligned} N_o &\sim \text{Poisson}(\mu_j \times \text{indic}_o) \\ \text{with } \mu_j &\sim \text{Uniform}(0,10) \\ \text{indic}_o &\sim \text{Bernoulli}(p_{cov}^*) \\ (p_{cov}^*) &\sim \text{Uniform}(0,1) \end{aligned}$$

p_{cov}^* correspond à la probabilité d'accouplement des femelles multipliée par la probabilité de succès de la nidification. Ce taux est modélisé constant au cours du temps et commun à toutes les régions faute de données suffisantes. μ_j correspond au nombre moyen de jeunes par poule dont la couvaison a été un succès. Toutefois, il existe une moindre détection des poules sans jeunes qui aboutit à une surestimation de p_{cov}^* par rapport à la 'vraie' valeur p_{cov} . En effet les poules avec jeunes ont tendance à fuir au dernier moment, lentement et bruyamment afin d'attirer l'attention du prédateur détecté (Leclercq & Ménoni, 2018). Sur la base d'un avis d'expert, le facteur de correction $\delta_{f.detect}$ mentionné précédemment est utilisé pour compenser ce biais.

2.5.3 Sexe-ratio des juvéniles

La proportion de femelles au sein des juvéniles sr_j peut elle aussi être partiellement informée à partir des données de comptages au chien. En effet, certains observateurs sont capables de déterminer le sexe des juvéniles au sein des couvées détectées. Ces données sont utilisées pour informer le paramètre sr_j comme suit à partir des nombres totaux de mâles ($M0$) et femelles ($F0$) recensés :

$$F0 \sim \text{Binomial}(F0 + M0, sr_j) \\ \text{with } sr_j \sim \text{Beta}(275, 225)$$

Le *prior* utilisé ici pour sr_j est informatif et légèrement biaisé en faveur des femelles. Il n'est pas possible de donner plus de flexibilité à ce paramètre et d'ajuster le modèle correctement. Cette hypothèse est toutefois équivalente à celle habituellement utilisée dans la littérature pour des espèces biologiquement proches (McCaffery & Lukacs 2016) et est confirmée par des avis d'experts.

2.6 Ajustement bayésien des indices et du modèle intégré de dynamique de la population

Les indices d'abondances utilisés dans ce modèle, et le modèle lui-même, ont été ajustés dans un cadre bayésien en utilisant le logiciel JAGS (Plummer 2003) via le logiciel R (R Core Team 2020). JAGS repose sur les méthodes de Monte-Carlo par chaîne de Markov (MCMC) pour dériver la distribution jointe a posteriori de l'ensemble des paramètres du modèle considéré. Ici, nous avons lancé trois chaînes MCMC en parallèle. Après la suppression des 100000 premières itérations (burning), une itération sur 10 a été collectée pour chaque chaîne MCMC (thinning) pour une longueur totale de chaîne de 20000. La convergence des chaînes MCMC a été vérifiée visuellement et au moyen du critère diagnostique de Brook-Gelman-Rubin (Brooks & Gelman 1998). Les distributions à priori utilisées pour les paramètres du modèle sont synthétisées en Annexe 7.1. Dans la suite du document, les valeurs des paramètres du modèle et des quantités dérivées correspondent aux médianes des tirages MCMC accompagnées de leurs intervalles de crédibilité à 95%.

2.7 Analyse matricielle des taux de transition issus de l'IPM

Le modèle intégré développé ici peut être résumé sous la forme d'un vecteur d'abondance et d'une matrice carrée regroupant les probabilités de transition entre classes. Son analyse permet d'obtenir un ensemble de variables pertinentes décrivant la dynamique de la population. Notamment, la valeur propre dominante de cette matrice donne le taux d'accroissement asymptotique λ de la population. Le vecteur propre correspondant donne lui la structure stable en âge de la population. Enfin, il est également possible

de connaître la sensibilité de λ aux différents taux de transition inclus dans la matrice (analyse de perturbations). Lorsque l'on effectue cette analyse de sensibilité pour une même variation relative des paramètres, on parle alors d'analyse d'élasticité. A partir de cette dernière on peut alors connaître les taux de transition à favoriser pour renforcer la croissance de la population (Caswell 2001).

Ici, nous nous sommes limités aux seules femelles et nous sommes basés sur un cycle annuel démarrant juste après la reproduction pour effectuer nos calculs (matrice post-reproduction).

3 RESULTATS

3.1 Ajustement du modèle aux indices d'abondance

La qualité d'ajustement du modèle aux quatre indices d'abondance (mâles, juvéniles, femelles avec et sans jeunes) issus des comptages au chien estivaux est bonne. Il en va de même pour l'ajustement aux estimations de l'abondance des mâles au printemps issues des comptages sur les leks. En effet, pour chacun d'entre eux, l'espérance ajustée par le modèle, qui correspond à l'abondance de la classe d'âge l'année donnée et multipliée par le coefficient de capturabilité Q , se trouve au sein de l'intervalle de crédibilité de l'indice qui comporte lui-même une part d'incertitude. Les figures illustrant ces qualités d'ajustement sont présentées en Annexe 7.2.

3.2 Valeurs des paramètres démographiques

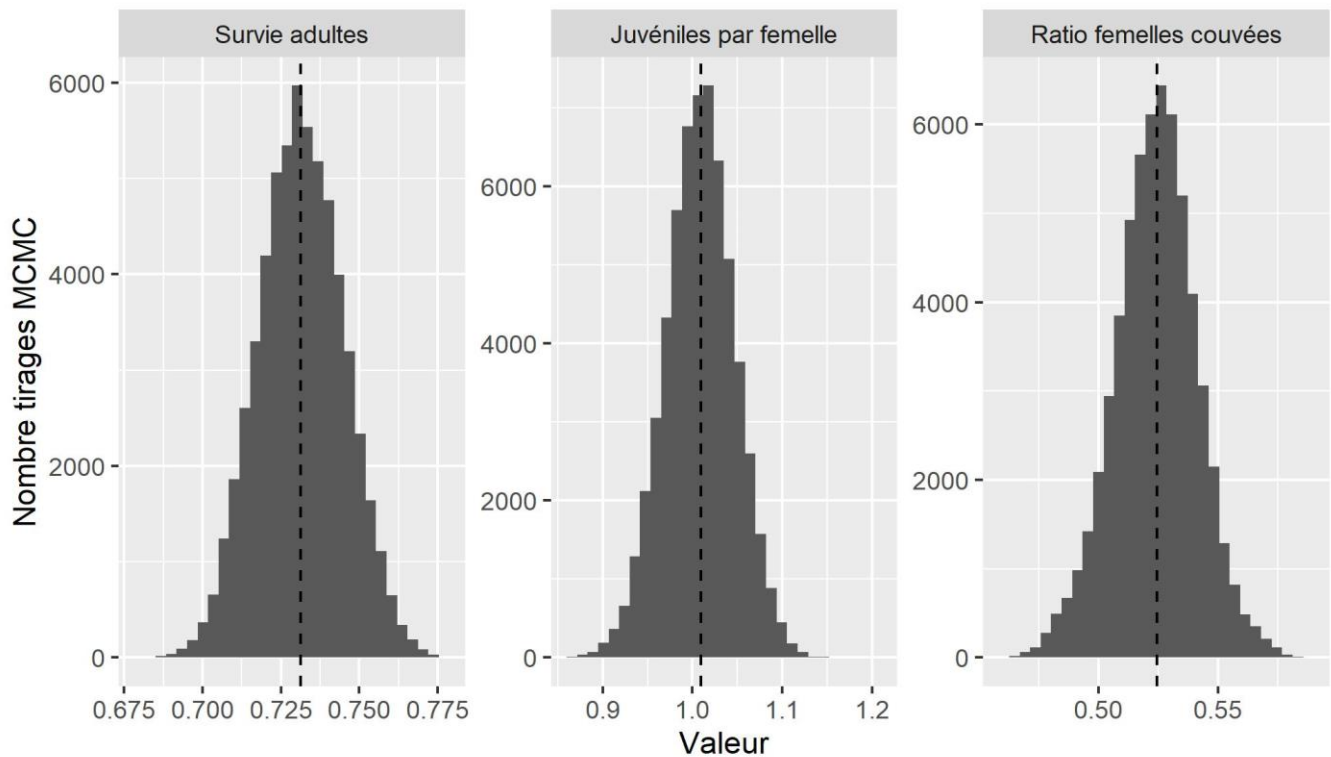


Figure 4 : Distribution a posteriori de trois paramètres démographiques du modèle intégré : survie des tétras adultes (un an et plus, femelles et mâles confondus), le nombre de juvéniles par femelle en fin d'été et le sex-ratio des couvées (% de femelles). La ligne verticale pointillée indique la valeur de chaque distribution.

Le taux de survie annuel des adultes apparaît centré sur 0.73 avec un intervalle de crédibilité de [0.71-0.76]. Le nombre moyen de juvéniles par femelle est, quant à lui, estimé à environ 1.01 [0.93- 1.08]. Le sexe ratio au sein des couvées semble légèrement biaisé en faveur des femelles, avec une valeur médiane de 0.53 [0.48, 0.58].

3.3 Abondance des mâles deux ans et plus estimée par le modèle

Le nombre de mâles chanteurs en 2004 semble légèrement inférieur à 2500 individus. Toutefois l'incertitude d'estimation est relativement forte en début de période (Figure 5). Cet effectif n'a cessé de décroître depuis et est très probablement en dessous de 2000 individus en 2019 (1852 [1693-2026]). Cette décroissance régulière sur la période considérée ainsi que l'effectif estimé actuellement ne répondent pas aux objectifs fixés par la stratégie nationale d'actions pour le grand tétras.

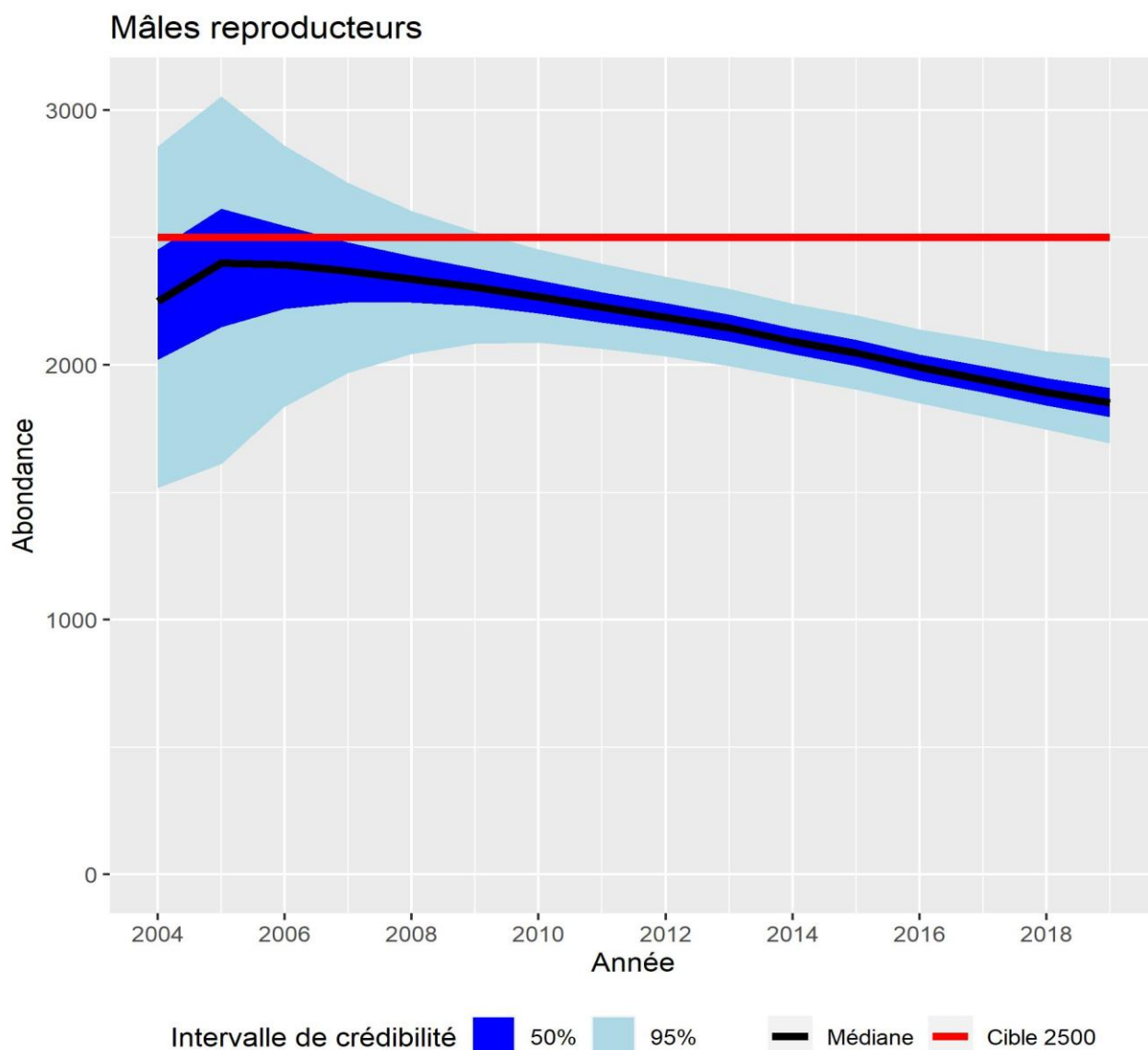


Figure 5 : Evolution temporelle du nombre de mâles chanteurs de grand tétras dans les Pyrénées françaises selon le modèle intégré de dynamique de population.

3.4 Analyse de la matrice de transition démographique, basée sur les femelles

Le taux d'accroissement λ de la population est estimé à 0.98 [0.97, 0.99] sur la période 2004-2019, soit un déclin annuel de la population de 2%. Si ce taux se poursuit sur les 40 prochaines années, horizon de la stratégie nationale, alors la taille de la population n'atteindra plus que 46% [30%-79%] de sa valeur actuelle.

L'analyse de perturbations montre que le paramètre démographique ayant le plus d'impact potentiel sur le taux d'accroissement de la population de grand tétras est la survie des adultes (Figure 6). Toute action de gestion à même d'améliorer la survie des adultes permettrait d'augmenter sensiblement le taux

d'accroissement de la population. Afin d'avoir 90% de chances de voir la population se stabiliser ou croître légèrement dans un futur proche, un taux de survie annuel des adultes d'au moins 0.78 est nécessaire, soit une augmentation relative de 3.7% [3%-4.2%]. Pour le même objectif de stabilité ou de léger accroissement de la population, notre analyse montre que le nombre de juvéniles produits en août par femelles devrait s'élever à 1.17, soit une augmentation relative de 11.7% [10.1%-13.2%].

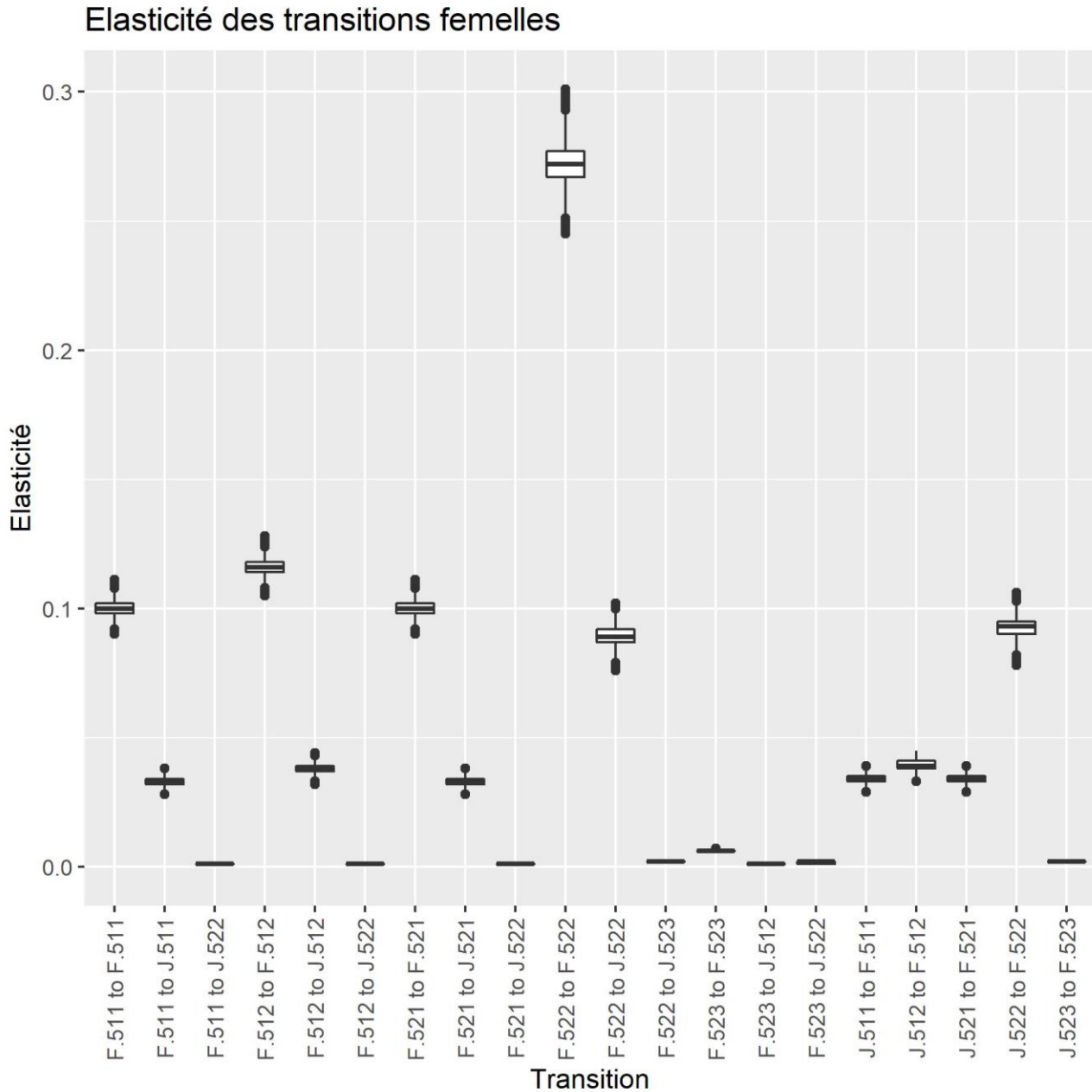


Figure 6 : Elasticité des taux de transition entre stades de développement femelles. F fait référence aux femelles adultes et J aux juvéniles. Les nombres font référence aux régions géographiques d'origine et d'arrivée.

4 DISCUSSION

Notre analyse, basée sur un modèle intégré de dynamique de population, indique que la population de grand tétras des Pyrénées françaises est actuellement en déclin, avec une perte annuelle de 2% des individus (taux d'accroissement moyen sur la période 2004-2019 : 0.98 [0.97-0.99]). Au cours des 15 dernières années, l'effectif de mâles sur les leks (qui font l'objet de comptages annuels par l'Observatoire des Galliformes de Montagne) s'est érodé d'environ 20% pour passer en 2019 sous la barre des 2000 individus (1852 [1693-2026]). Ceci souligne que les efforts de conservation entrepris ces dernières années n'ont pas été suffisamment efficaces pour enrayer la dynamique négative de la population. En l'état actuel des choses, et sans changement majeur en termes de stratégie de conservation, il apparaît comme très improbable de remplir les objectifs fixés par la stratégie nationale d'action en faveur du grand tétras.

Le modèle intégré développé ici a pour vocation de nourrir les réflexions sur la gestion adaptative de l'espèce dans les Pyrénées françaises. Il présente l'avantage de reposer sur la combinaison de tous les indices d'abondances disponibles. En particulier, la modélisation des comptages sur leks, issue du travail de Calenge et al. (2021) et qui s'appuie sur un protocole d'échantillonnage novateur, nous permet d'obtenir une estimation robuste et non biaisée de l'abondance absolue des mâles chanteurs. Cet indice fiable permet au modèle d'ajuster l'ensemble des autres paramètres démographiques en venant renforcer l'information apportée par les multiples sources de données complémentaires. Toutefois, une collecte de données plus importantes dédiées à l'estimation de la survie (juvéniles mais aussi adulte sexe-spécifique), et de la différence de détection des femelles avec et sans jeunes permettrait d'améliorer encore la précision des résultats du modèle, et d'améliorer la compréhension de la réponse démographique à d'éventuelles actions de conservation dans le futur.

L'analyse de la matrice démographique liée à l'IPM suggère que favoriser la survie adulte est le moyen le plus sûr d'inverser la tendance constatée. Il est important de souligner ici que si cette matrice a été construite sur la partie femelle de la population (comme c'est le cas classiquement en dynamique des populations), les conclusions tirées de son analyse peuvent néanmoins être généralisées aux mâles. En outre, si les femelles sont souvent considérées comme le sexe limitant dans la population, notamment pour des espèces polygynes, la densité de mâles a potentiellement un impact sur le succès reproducteur des femelles. La survie annuelle des adultes, estimée à 0.73 [0.71-0.56], s'avère relativement basse par rapport aux estimations réalisées en Suisse (Sachot et al. 2006, Augustine et al. 2020) ou en Ecosse (Moss et al. 2000) et qui s'élèvent quant à elles à environ 0.80. Nous avons vérifié en utilisant l'IPM comme

outil de projection qu'une survie adulte proche de 0.80 permettrait effectivement à la population pyrénéenne de grand tétras de se stabiliser, voire de s'accroître légèrement.

Après avoir passé en revue les actions de gestion proposées par le document sur la stratégie nationale du grand tétras, et à la lumière des résultats présentés ci-dessus, nous considérons que la réduction de la mortalité liée aux collisions avec les infrastructures linéaires disposées en milieux de montagne (câbles de remontées mécaniques, lignes électriques, clôtures à vocation pastorale ou sylvicole) est à même d'améliorer la dynamique du grand tétras de manière substantielle. Ces dernières pourraient en effet causer la mort d'un nombre important de grand tétras chaque année (Leclercq & Ménoni 2018). Une des bases de données de l'OGM dédiée à cette cause de mortalité comprend plusieurs dizaines de cas, collectés uniquement de façon opportuniste et sans recherche systématique. Toutefois, ceci nécessitera un effort de gestion de grande ampleur (retrait ou signalisation des linéaires à large échelle spatiale) associé à une collecte de données spécifiques capables d'en mesurer l'efficacité. Ceci est l'essence même de la gestion adaptative (Nichols & Williams 2006). Pour l'instant, l'OGM a équipé seulement 25% des câbles et moins de 10% des clôtures faute de moyens.

Amener le nombre de jeune produit par poule à 1.18 sur l'ensemble de la population, pourrait aussi permettre d'inverser la tendance de la population. Il est à noter ici que ce chiffre est sensiblement supérieur à celui qui permet l'obtention de quotas de chasse jusqu'à présent dans les départements pyrénéens (1.10). Toutefois, le taux d'accroissement de la population y est moins sensible comparé à la survie adulte des femelles. De plus, la production de jeunes semble principalement affectée par la météo printanière (Leclercq & Ménoni 2018) ainsi que par la prédation des meso-prédateurs et des sangliers (Ménoni, com. pers). Il n'est bien entendu pas possible d'agir sur les conditions météorologiques de même qu'il semble compliqué de contrôler la prédation sur de larges échelles spatiales et temporelles, à la fois d'un point de vue pratique et éthique. Des auteurs ont évoqué que le retour de super-prédateurs comme le loup pourrait bénéficier à des espèces comme le grand tétras en réduisant effectivement les densités de méso-prédateurs (Moreno-Opo et al., 2015) mais les évidences sur le sujet restent parcellaires.

La stochasticité environnementale n'est pas incluse dans le modèle actuel. En ce sens, les projections de notre modèle pourraient être quelque peu 'optimistes'. Cette stochasticité pourrait jouer sur la survie des individus mais aussi la fécondité des femelles. Par exemple, une faible épaisseur de neige en hiver à un effet plutôt négatif sur la survie des individus (Leclercq & Ménoni 2008). De fortes précipitations en fin de printemps sont, quant à elles, susceptibles d'entraîner un taux d'échec important des couvées (Leclercq & Ménoni 2008). Prendre en compte ces éléments apparaît également important dans le

contexte actuel des changements climatiques. En effet, la couverture neigeuse printanière est susceptible de se réduire progressivement dans les prochaines années du fait du réchauffement. Le régime des précipitations pourrait également être perturbé (IPCC 2014).

Actuellement, la densité de mâles n'a pas d'effet sur la fécondité des femelles. Pourtant, on sait qu'un seul mâle est détecté sur 51% des leks de Grand Tétràs dans les Pyrénées (OGM, Annexe au bilan démographique 2020). La baisse du nombre de mâles pourrait donc aboutir à une réduction de la probabilité pour une femelle de trouver un partenaire. De plus, le lien entre fécondité des femelles et dynamique des leks est probable mais la littérature est vierge à ce sujet. Un premier essai de modélisation a été effectué en ce sens (cf. Annexe 7.4). Bien qu'exploratoire, cet essai suggère que la population pourrait décroître plus rapidement que ce qui est prédit par les modèles présentés ci-dessus. Plus de travail est nécessaire sur ce point. Une fois l'ensemble de ces éléments étudié, il sera possible de faire des projections et suggestions de gestion plus fiables. Des scénarii de prélèvement pourraient également être testés. Des objectifs de gestion de la population chiffrés avec un horizon temporel clair seront nécessaires.

5 REMERCIEMENTS

Nous remercions Blandine Milhau (Observatoire des Galliformes de Montagne) de nous avoir fourni une partie des données utilisées dans ce rapport. Nous la remercions également pour les échanges préalables.

6 REFERENCES

Augustine, Ben C., Marc Kéry, Juanita Olano Marin, Pierre Mollet, Gilberto Pasinelli, et Chris Sutherland (2020). Sex-specific Population Dynamics and Demography of Capercaillie (Tetrao Urogallus L.) in a Patchy Environment. *Population Ecology* 62 (1): 80-90.

<https://doi.org/10.1002/1438-390X.12031>

Brooks, S.P. & Gelman, A. (1998). General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 7, 434–455. Retrieved from://**WOS:000077362100002**

Calenge C., Ménoni E., Milhau B., Foulché K., Chiffard J. & Marchandea S. In prep. From opportunistic data collection to a sampling design in participatory science : the monitoring of the capercaillie (Tetrao urogallus L.) in the French Pyrenees.

Caswell, H. (2001). *Matrix Population Models* (2nd Edn.). Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Cressie, N., Calder, C.A., Clark, J.S., Hoef, J.M.V. & Wikle, C.K. (2009). Accounting for uncertainty in ecological analysis: The strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. *Ecological Applications*, 19, 553–570. Retrieved from://**WOS:000264309500002**

Hanski (1998). Metapopulation dynamics, *Nature* 396 : 41-49

Harwood, J. & Stokes, K. (2003). Coping with uncertainty in ecological advice: Lessons from fisheries. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 617–622. Retrieved from://**000187223100006**

IPCC (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (Eds.)]. Geneva, Switzerland: IPCC.

https://archive.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/syr/SYR_AR5_FINAL_full_wcover.pdf

Issa & Muller (Coord.) (2015). *Atlas des Oiseaux de France Métropolitaine*. Delachaux et Niestlé

Leclercq, B. and Ménoni, E. (2018). *Le grand tétras*. – Biotopie ÉditionsMcCaffery, R. & Lukacs,

P.M. (2016). A generalized integrated population model to estimate greater sage-grouse population dynamics. *Ecosphere*, 7. Retrieved June 14, 2020, from

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ecs2.1585>

Ménoni, E. (1991) *Ecologie et dynamique des populations du grand tétras dans les Pyrénées avec des références spéciales à la biologie de la reproduction chez les poules. Quelques applications à sa conservation*. Thèse, Université Paul Sabatier, Toulouse 401 pp.

Ménoni, E., A. Beauvois, Noilhan, J. et Defos du Rau, P. (2005). Capercaillie *Tetrao urogallus aquitanicus* population dynamic in the Pyrenees: what is the impact of hunting and of climate change? X^o International Symposium on Grouse. Luchon, Luchon.

Ménoni, E., J. F. Brenot, Novoa, C., et Maillard, D. (2015). "Gestion cynégétique du grand tétras des Pyrénées : les apports d'une ancienne enquête menée auprès des chasseurs." *Faune Sauvage* 309 : 32-37.

Moreno-Opo, R., I. Afonso, Jiménez, J. Fernández-Olalla, M., Canut, J., García-Ferré, D., Piqué, J., García, F., Roig, J., Muñoz-Igualada, J., Mariano-González, L., López-Bao, J.V. (2015). "Is It Necessary Managing Carnivores to Reverse the Decline of Endangered Prey Species? Insights from a Removal Experiment of Mesocarnivores to Benefit Demographic Parameters of the Pyrenean Capercaillie." *PLoS ONE* DOI:10.1371/journal.pone.0139837.

Moss, Robert, Nicholas Picozzi, Ron W. Summers, et David Baines (2000). Capercaillie *Tetrao Urogallus* in Scotland - Demography of a Declining Population. *Ibis* 142 (2) : 259-67.

<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2000.tb04865.x>

Nichols & Williams (2006). Monitoring for conservation, *TREE* 21 doi:10.1016/j.tree.2006.08.007

Plummer, M. (2003). JAGS : A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. pp. 20–22.

R Core Team. (2020). *R : A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria. Retrieved from **<https://www.R-project.org/>**

Sachot, Sébastien, Nicolas Perrin, et Cornelis Neet (2006). Viability and Management of an Endangered Capercaillie (Tetrao Urogallus) Metapopulation in the Jura Mountains, Western Switzerland . Biodiversity and Conservation 15 (6): 2017-32.

<https://doi.org/10.1007/s10531-005-0771-y>.

Schaub, Michael, et Fitsum Abadi (2011). Integrated Population Models: A Novel Analysis framework for Deeper Insights into Population Dynamics . Journal of Ornithology 152 (1) : 227-37. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0632-7>.

Watson (1997). Cripple losses from grouse shooting, a brief review, Grouse News 34 : 3-21

7 ANNEXES

7.1 Priors du modèle

Le tableau ci-dessous reprend l'ensemble des priors utilisés lors de l'ajustement du modèle de dynamique des populations présenté. Certains priors sont informatifs et basés sur des données auxiliaires ou à défauts sur des dires d'experts. Sur avis d'expert, l'abondance des mâles de 1 an la première année est contrainte à des valeurs proches de 50% de celle des mâles de deux ans et plus. Ce choix permet des estimations plus précises la première année mais les autres résultats présentés n'y sont pas sensibles.

Table B : Table résumant les distributions à priori des paramètres du modèle intégré

Paramètre	Détails	Prior
Q	Toutes sous-populations	Uniform(0, 1)
F1+.p	Année 1, toutes sous-populations	Uniform(0, 10000)
M1.p	Année 1, toutes sous-populations	Binomial(δ_m , M2+.p)
δ_m		Beta(100, 100)
M2+.p	Année 1, toutes sous-populations	Uniform(0, 10000)
$\delta_{f.detect}$		Beta(100, 25)
p_{cov}	Echelle logit	Normal(0, 1)
μ_j	Echelle log	Normal(0, 1)
sr_j		Beta(275, 225)
s_A	Echelle logit	Uniform(0, 10)

7.2 Ajustement de l'IPM aux indices d'abondance

Les figures suivantes illustrent la qualité de l'ajustement du modèle intégré aux indices de suivi d'abondance issus de l'analyse des données des comptages au chien en été et sur les places de chant au printemps. L'ensemble des ajustements est satisfaisant. Sur la figure 7, on peut voir que la moyenne ajustée par le modèle passe par l'ensemble des boxplots, ce qui est synonyme d'un bon ajustement. Il

faut toutefois noter que l'incertitude de l'indice est plutôt importante et sa variabilité interannuelle est quant à elle plutôt faible. Pour cet indice, le paramètre Q_{IA} a été fixé comme égal à 1 pour toutes les régions. Il informe donc le modèle sur le niveau global de la population.

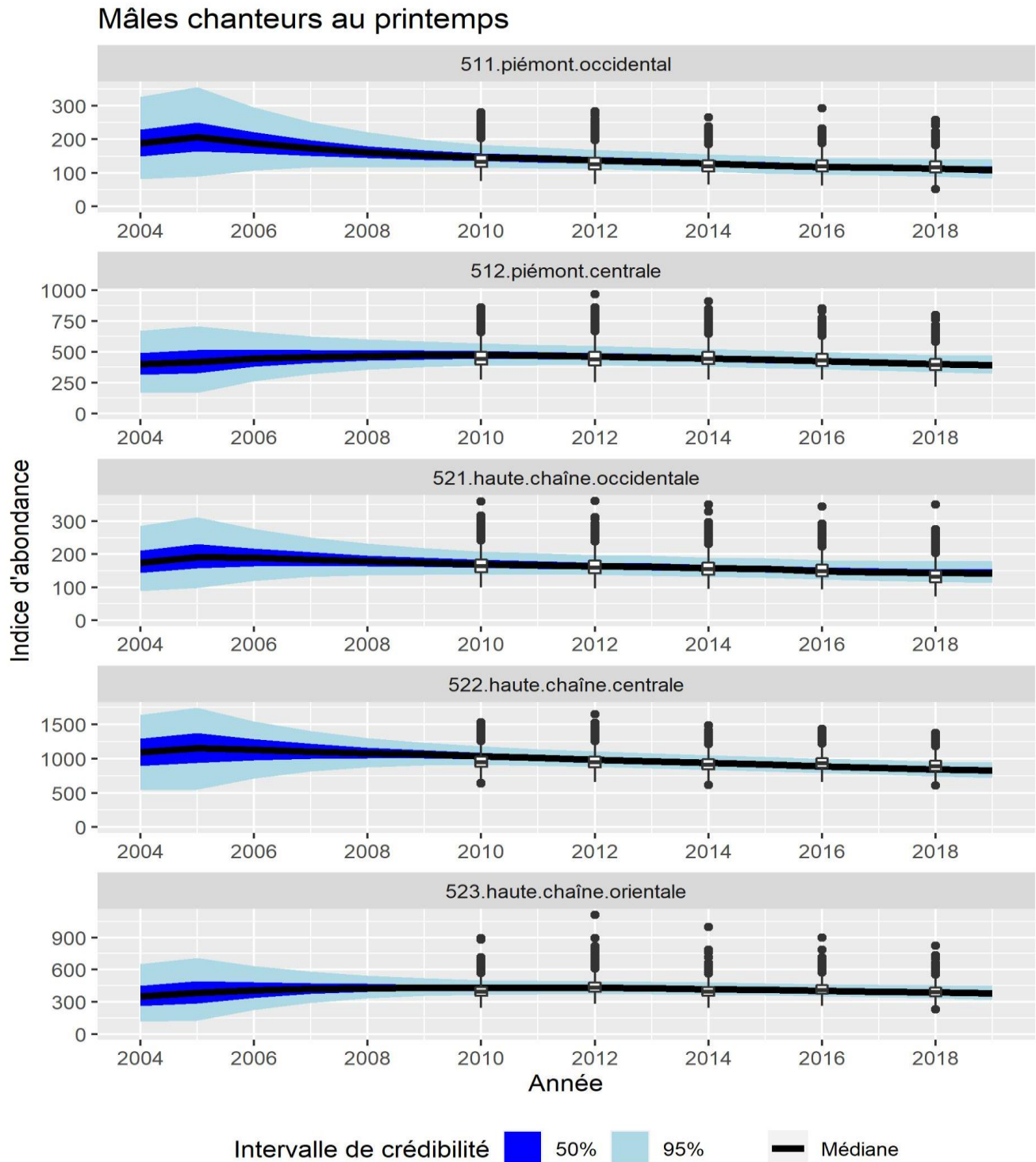


Figure 7 : Boxplot de l'indice d'abondance des mâles issu des comptages sur place de chant et moyennes ajustées par le modèle en bleu.

Pour ce qui est des indices d'abondance issus des comptages au chien, les ajustements apparaissent également corrects (Figures 8 à 11). Des patterns sont décelables au sein des indices. Par exemple, l'ensemble des indices présente une tendance baissière. Tous présentent également des variations interannuelles de type sinusoïdale d'une fréquence de 5 à 6 ans. Des différences peuvent toutefois exister d'une région à l'autre. En ce qui concerne les indices adultes, et plus particulièrement les mâles, la décroissance peut avoir une forme de type convexe (régions 512 et 523), concave (régions 511 et 521) ou plutôt linéaire (région 522).

Mâles adultes en été

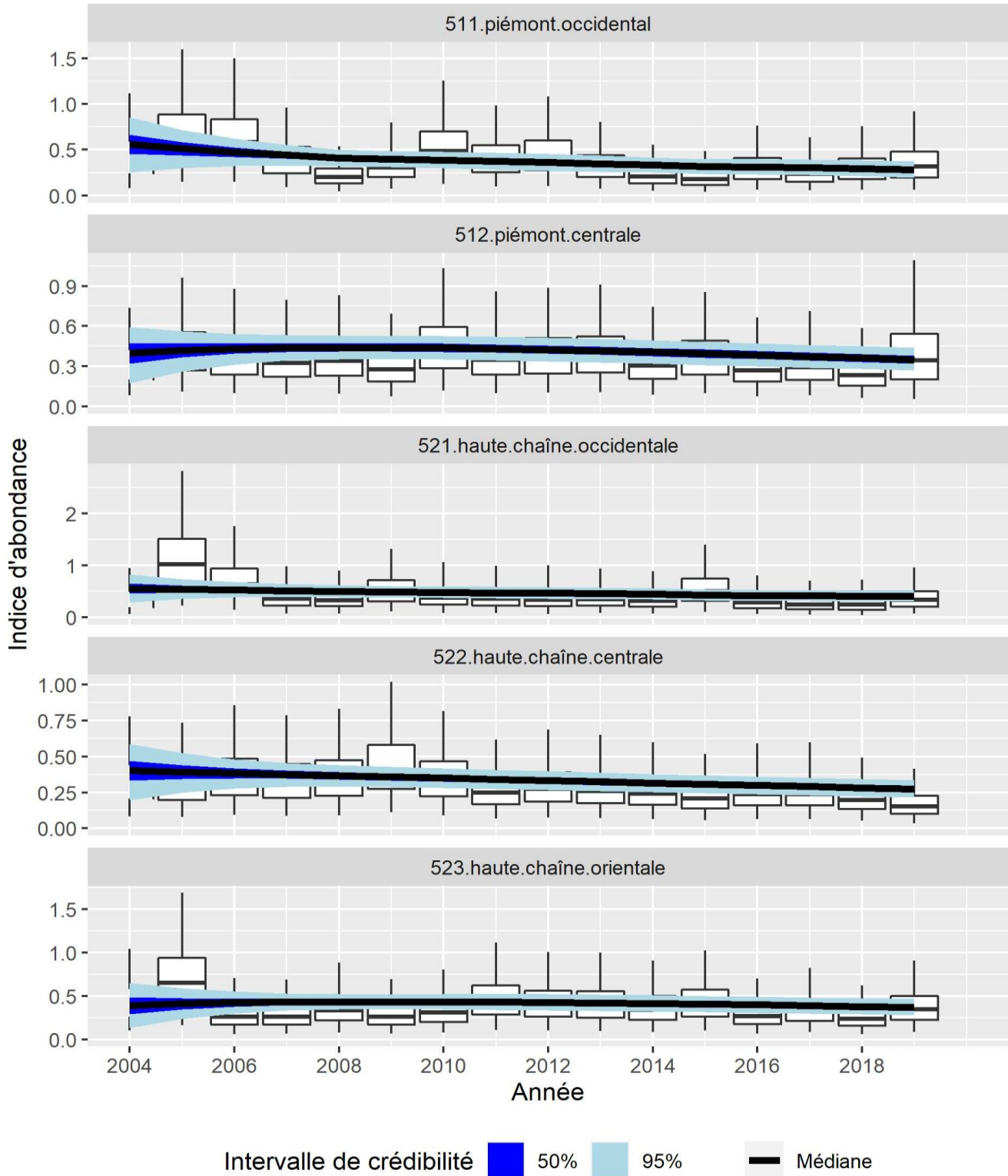


Figure 8 : Boxplot de l'indice d'abondance des mâles issu des comptages au chien et moyennes ajustées par le modèle en bleu.

Juveniles en été

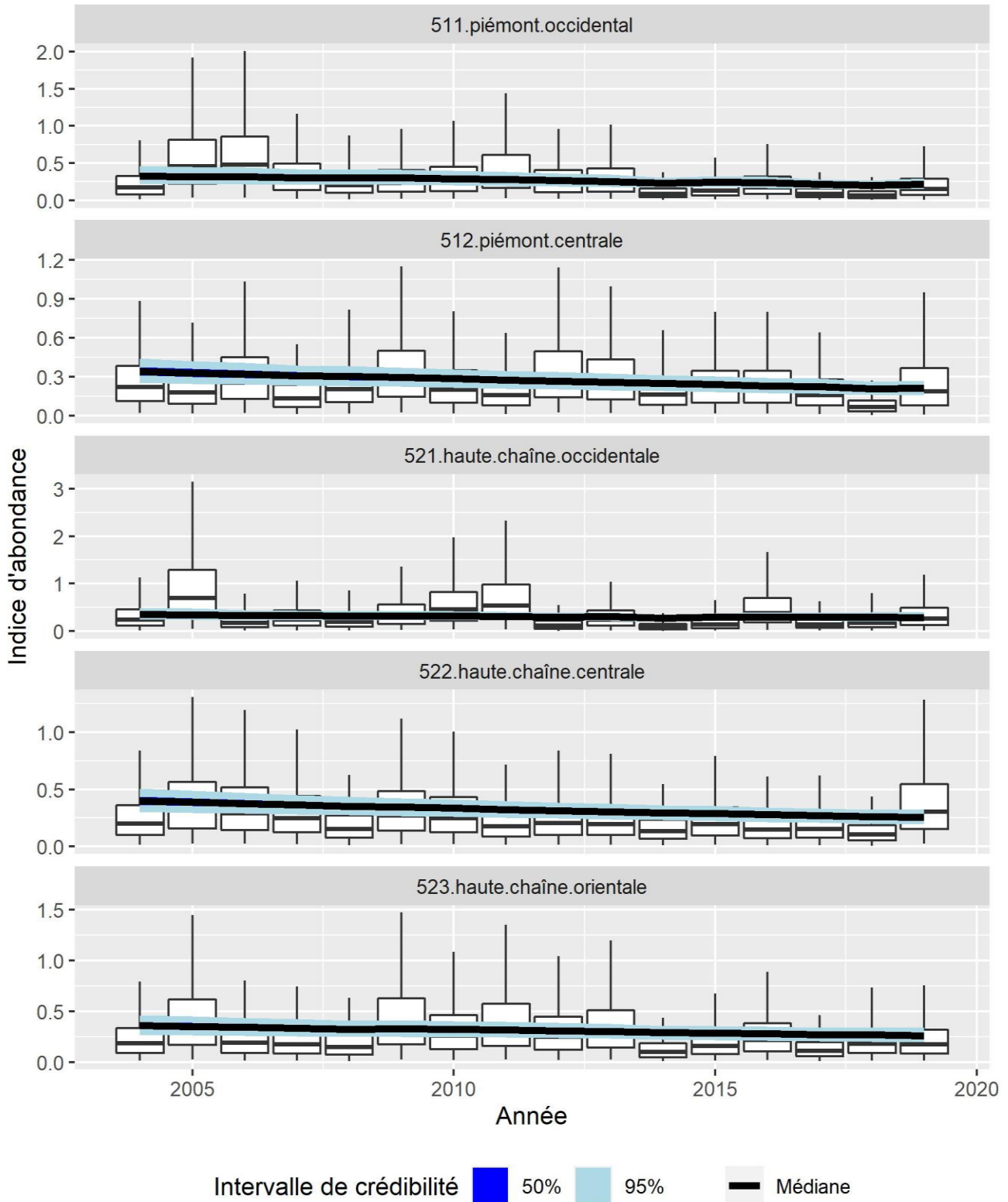


Figure 9: Boxplot de l'indice d'abondance des juvéniles lors des comptages au chien et moyennes ajustées par le modèle en bleu.

Femelles avec jeunes en été

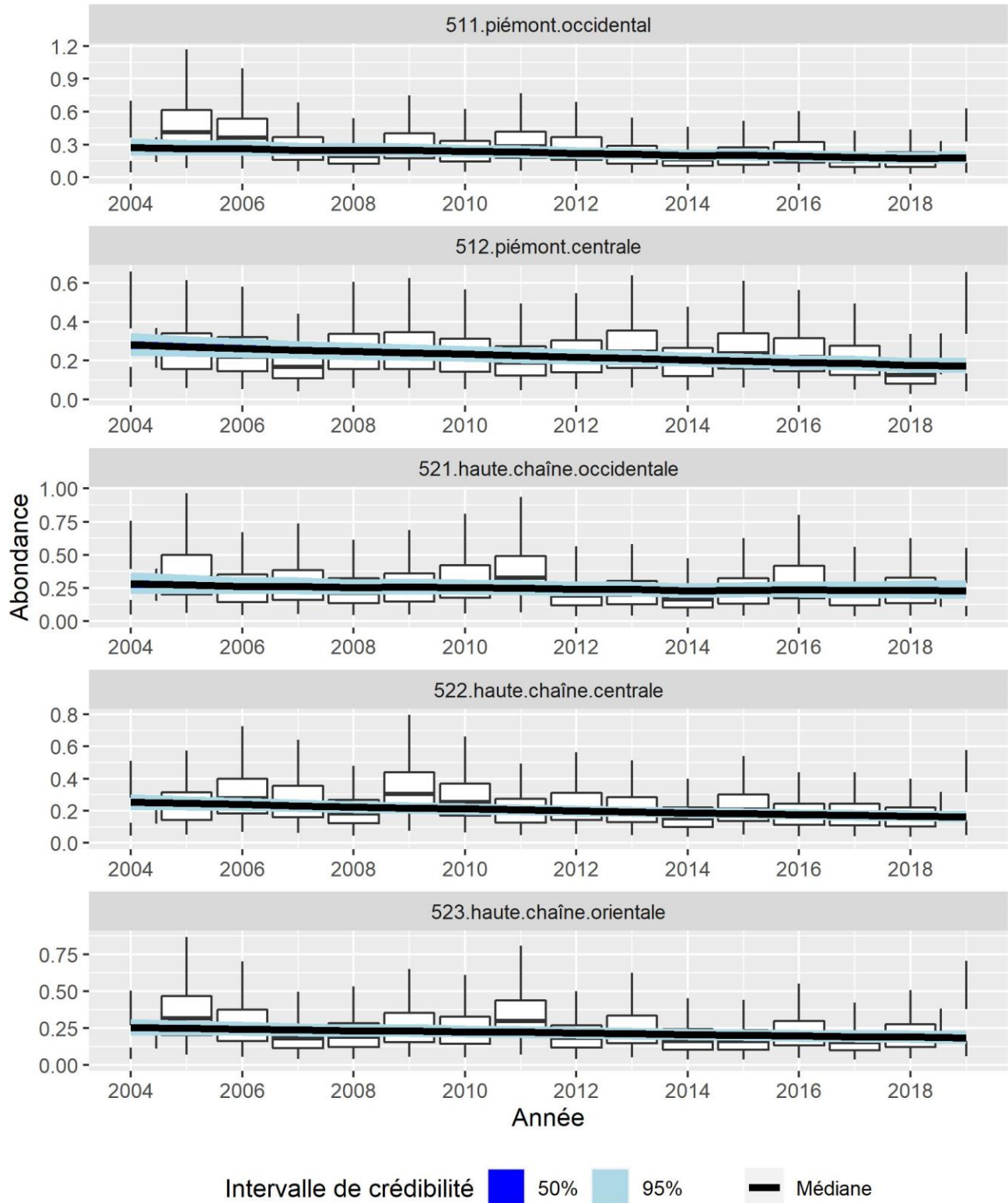


Figure 10 : Boxplot de l'indice d'abondance des femelles avec juvéniles lors des comptages au chien et moyennes estimées par le modèle en bleu.

Femelles sans jeunes en été

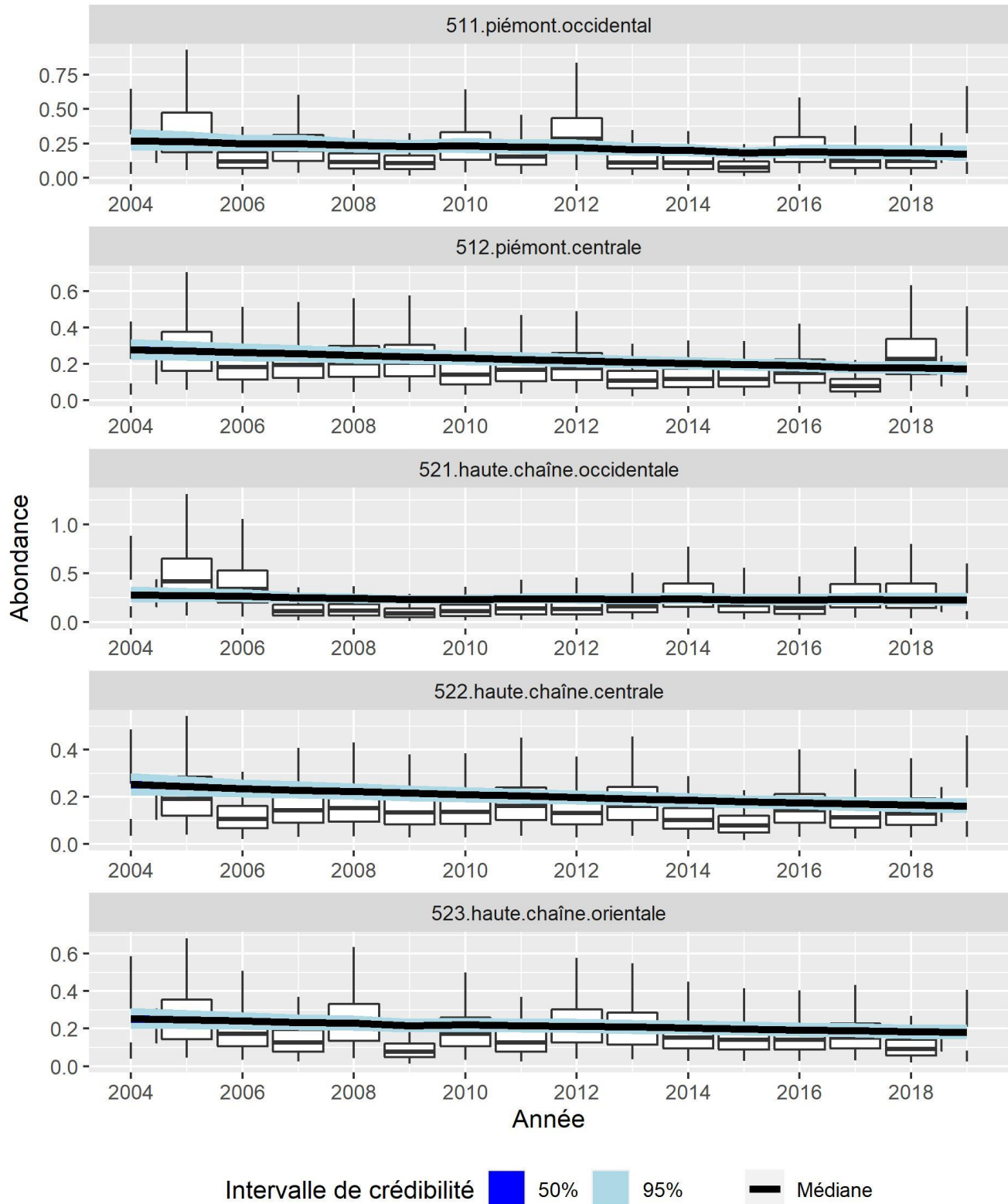


Figure 11 : Boxplot de l'indice d'abondance des femelles sans juvéniles lors des comptages au chien et moyennes ajustées par le modèle en bleu.

7.3 Abondance totale estimée

La figure 12 montre l'abondance annuelle totale de la population estimée par le modèle pour l'ensemble de la période d'étude. Celle-ci apparaît en décroissance constante. Les valeurs médianes à posteriori sont passées de près de 7500 individus en 2000 à un peu plus de 5000 en 2019. Ceci représente une diminution d'un tiers de la taille de la population en 15 ans.

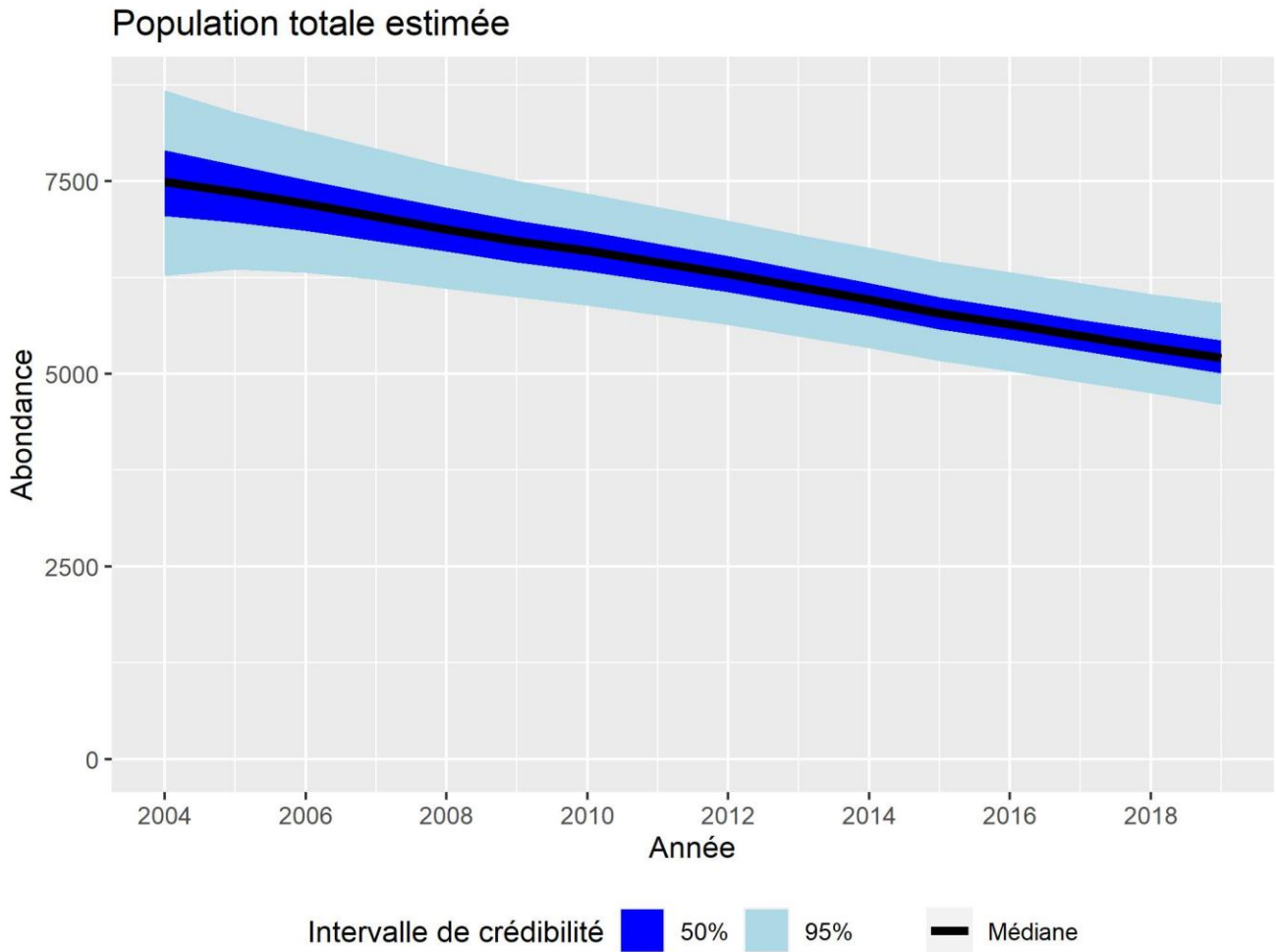


Figure 12 : Evolution de la taille de la population de grand tétras des Pyrénées estimée par le modèle intégré.

7.4 Effet de la densité de mâles sur la fécondité.

Sur 51% des leks de Grand Tétrás dans les Pyrénées un seul mâle est dénombré. Il apparaît plausible qu'un lek qui disparaît mette plusieurs années à réapparaître (Ménoni, com. pers). En conséquence, il est possible que les femelles aient de plus en plus de mal à rencontrer un partenaire avec la baisse de la

densité des mâles. Nous avons effectué une première tentative de modélisation de ce phénomène en modélisant la probabilité pour une femelle d’avoir des juvéniles comme étant dépendante de la densité de mâles. Pour chaque région et année, la relation entre la probabilité d’avoir une couvée et la densité de mâles reproducteurs a été modélisée comme suit :

$$p_{r,a}^{cov} = 1 - e^{-\phi \times M2^+ p_{r,a}/surface_{r,a}}$$

Suite à ajustement du modèle comme décrit en partie principale, on obtient la courbe illustrée par la figure 13. On peut voir que la fécondité des femelles serait susceptible de fortement baisser au fur et à mesure que la population diminue entraînant ainsi la population dans un vortex d’extinction.

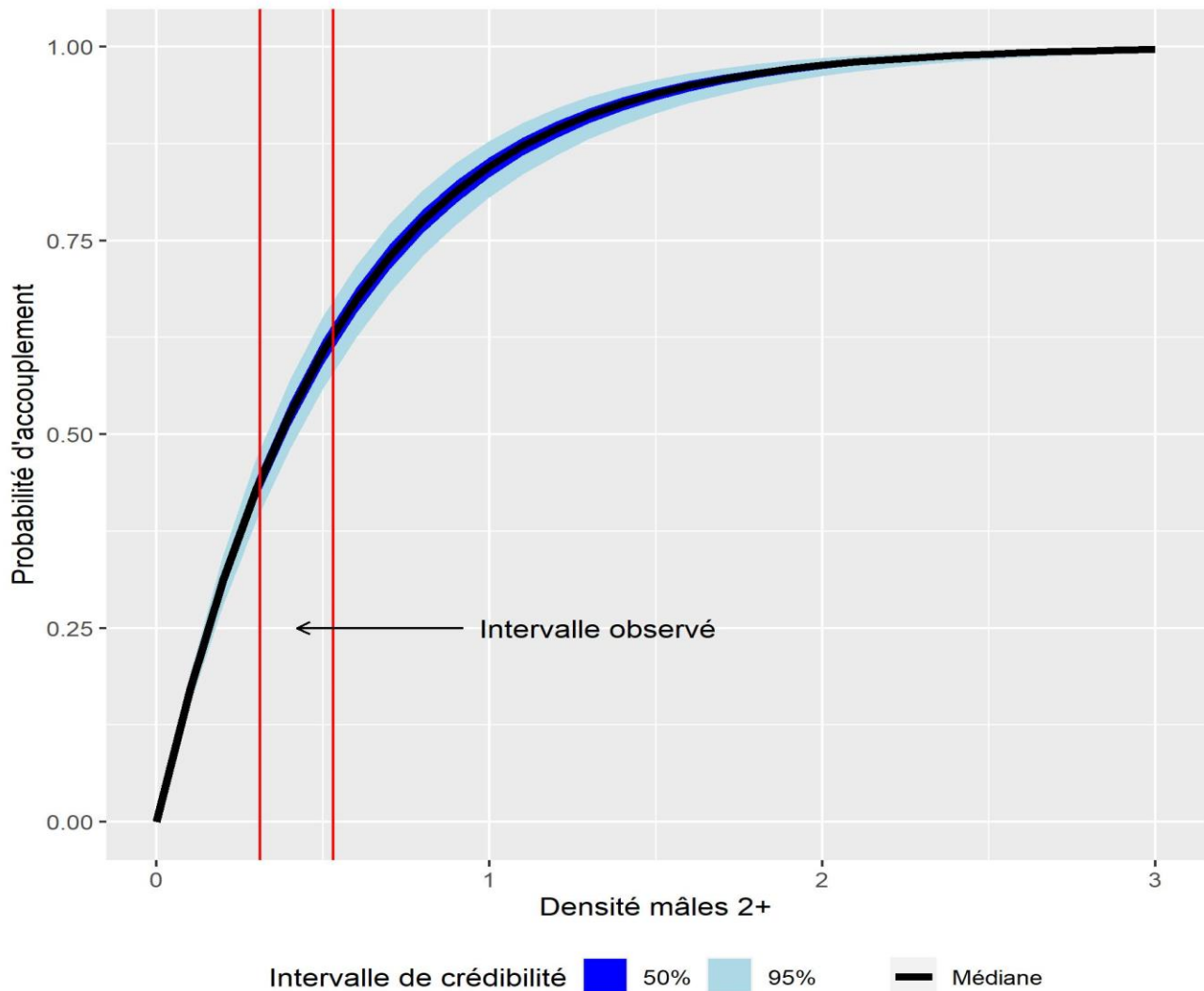


Figure 13 : Lien entre la densité de mâles reproducteurs sur une région et la probabilité des femelles d’avoir une couvée.

En projetant le devenir de la population sur 40 ans, on s'aperçoit qu'elle aurait alors une très forte probabilité de s'éteindre (Figure 14).

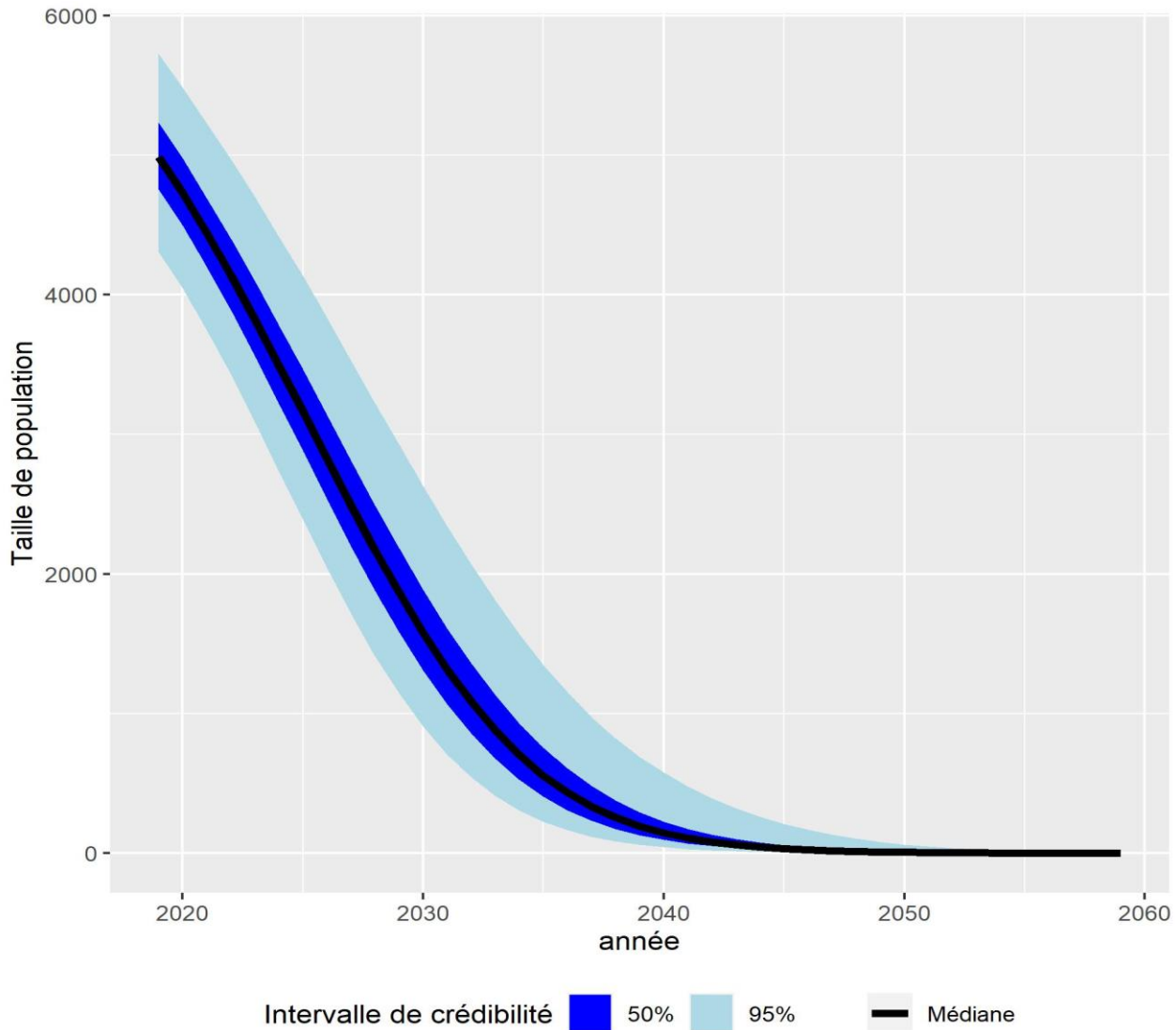


Figure 14 : Evolution future de la population de grand tétras avec le modèle incluant l'effet de la densité de mâle reproducteurs sur la fécondité des femelles.

Toutefois, ce résultat est à nuancer. Par exemple, il n'y pas de distinction entre les femelles d'un an et les autres. On sait que les femelles d'un an ont une probabilité de se reproduire de l'ordre de 40% tandis qu'elle est de 95% chez les autres. Il conviendrait d'ajuster deux courbes qui auront des taux de décroissance différents. De plus, la structure mathématique choisie entraîne des changements très forts à partir de valeurs de densités observées ayant relativement peu de contraste. Il se peut que cela fausse l'intensité de la relation.