

N° d'ordre 110-2005

Année 2005

THESE
présentée
devant l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1
pour l'obtention
du DIPLOME DE DOCTORAT
(arrêté du 25 avril 2002)

présentée et soutenue publiquement le 06/07/2005

par

Thomas de Cornulier

**Composantes de la distribution spatiale d'un prédateur :
effets respectifs de l'habitat, des ressources alimentaires et
des interactions comportementales**
Analyse de processus ponctuels non homogènes

Directeur de thèse :

Vincent Bretagnolle

JURY :

Thierry Boulinier,
Vincent Bretagnolle
Daniel Chessel,
Xavier Lambin,
Nigel G. Yoccoz,

Rapporteur
Directeur de thèse
Examineur
Rapporteur
Rapporteur

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON I

Président de l'Université

Vice-Président du Conseil Scientifique

Vice-Président du Conseil d'Administration

Vice-Présidente du Conseil des Etudes et de la Vie

Universitaire

Secrétaire Général

M. le Professeur D. DEBOUZIE

M. le Professeur J.F. MORNEX

M. le Professeur R. GARRONE

M. le Professeur G. ANNAT

M. J.P. BONHOTAL

SECTEUR SANTE

Composantes

UFR de Médecine Lyon R.T.H. Laënnec

UFR de Médecine Lyon Grange-Blanche

UFR de Médecine Lyon-Nord

UFR de Médecine Lyon-Sud

UFR d'Odontologie

Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques

Institut Techniques de Réadaptation

Département de Formation et Centre de Recherche en
Biologie Humaine

Département de Production et Réalisation Assistance Conseil
en Technologie pour l'Education

Directeur : M. le Professeur D. VITAL-DURAND

Directeur : M. le Professeur X. MARTIN

Directeur : M. le Professeur F. MAUGUIERE

Directeur : M. le Professeur F.N. GILLY

Directeur : M. O. ROBIN

Directeur : M. le Professeur F. LOCHER

Directeur : M. le Professeur L. COLLET

Directeur : M. le Professeur P. FARGE

Directrice : Mme. le Professeur M. HEYDE

SECTEUR SCIENCES

Composantes

UFR de Physique

UFR de Biologie

UFR de Mécanique

UFR de Génie Electrique et des Procédés

UFR Sciences de la Terre

UFR de Mathématiques

UFR d'Informatique

UFR de Chimie Biochimie

UFR STAPS

Observatoire de Lyon

Institut des Sciences et des Techniques de l'Ingénieur de
Lyon

IUT A

IUT B

Institut de Science Financière et d'Assurances

Directeur : M. le Professeur A. HOAREAU

Directeur : M. le Professeur H. PINON

Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID

Directeur : M. le Professeur A. BRIGUET

Directeur : M. le Professeur P. HANTZPERGUE

Directeur : M. le Professeur M. CHAMARIE

Directeur : M. le Professeur M. EGEA

Directeur : M. le Professeur J.P. SCHARFF

Directeur : M. le Professeur R. MASSARELLI

Directeur : M. le Professeur R. BACON

Directeur : M. le Professeur J. LIETO

Directeur : M. le Professeur M. C. COULET

Directeur : M. le Professeur R. LAMARTINE

Directeur : M. le Professeur J.C. AUGROS

Je tiens à remercier...

Patrick Duncan pour m'avoir accueilli dans son laboratoire, et pour avoir accepté avec bienveillance de prendre la direction de ma première année de thèse, Vincent Bretagnolle pour avoir accepté de diriger cette thèse, pour son soutien et la confiance qu'il m'a témoignés depuis 1994. Pour nous avoir fortement encouragés, thésards, à participer à des colloques internationaux. Pour avoir également supporté, en œnologue averti, un étudiant encore et toujours hostile au bon goût français,

Je n'oublie pas les discussions toujours étonnantes et enrichissantes avec D. Chessel, ni son soutien lors de mon DEA,

L'équipe « oiseaux de plaine et d'ailleurs » du CEBC de Chizé pour les moments inoubliables passés ensemble depuis le début de l'aventure en 1994 : Marco, Bea, Carole, François, Gigouille, Racaille, Alex, Loïc... pour le boulot exceptionnel qu'ils ont effectué sur le terrain ou dans la coordination du terrain ; les étudiants/stagiaires/contractuels David P., Rodolphe, Lionel, Thibault, Dudu, Thomas B., Géraldine, Sébastien, David M., Léo, et tant d'autres...

Les coloc' : Grégoire, Lôran, alban, audrey pour leur chouette compagnie ; David Carslake pour les « questions qu'il faut » ; Pablo, Hervé, Charly, Sonia, Samuel, David, Léo, Grégoire, Lôran pour leur intérêt et les discussions que nous avons eues ; l'ensemble du personnel du Centre pour leur amitié et soutien : Jean-Jacques, No & Na, C. Cailleaud, C. Coiffet, André, Martine, Evelyse, Simone... Les étudiants : Steph, David, Diane, Grég et tous les autres,

Les Lyonnais pour leur coopération et leur indulgence malgré mon éloignement : J-P Flandrois, l'administration du 3eme cycle, Misou... A.-F. Petavy pour son hospitalité. N.G. Yoccoz et Franck Sauvage pour le prêt de pièges à micromammifères,

Les contributeurs du logiciel R, et particulièrement Adrian Baddeley, Rolf Turner, Roger Bivand pour leur disponibilité et leur aide dans les analyses spatiales, et pour leur formidable travail dans le développement des analyses spatiales sous R,

Ben Bolker, Beatriz Arroyo, François Mougeot, Rob Holt, Julien Martin pour les discussions stimulantes,

Les personnes qui ont pris de leur temps pour corriger et apporter des commentaires constructifs sur la thèse : Grégoire certain, Olivier Duriez, Marie Duriez, ou sur des articles : Pablo Inchausti,

D. Chessel, N.G. Yoccoz, T. Boulinier, X. Lambin, pour avoir accepté d'être rapporteurs / examinateurs de cette thèse,

La famille Duriez pour leur soutien, mes parents bien sûr et Claire évidemment, qui a supporté avec courage l'épreuve de la fin de thèse à rallonge.

Je garde une pensée pour des chercheurs naturalistes passionnés qu'il m'a été donné de rencontrer en diverses occasions : Roger Ransome, Dries van Nieuwenhuyse, Christian Bavoux, Guy Burneleau, Benoît van Hecke, Sébastien Blache, dont la rigueur et la persévérance n'ont rien à envier à bien des chercheurs professionnels. Leur exemple a été une source de motivation permanente au long de cette thèse.

Table des matières

Chapitre I. Introduction générale.....	6
1 La distribution spatiale des organismes	6
1.1 Hétérogénéité des ressources et variations d'abondance des prédateurs	7
1.2 Ecart à la distribution « libre idéale»	9
2 Analyse et modélisation des distributions spatiales	17
2.1 Aperçu des approches disponibles	17
2.2 Détection des distributions agrégées / régulières	18
2.3 Des processus emboîtés à différentes échelles spatiales	19
2.4 Facteurs confondants.....	19
3 Problématique et structure de la thèse.....	20
 Chapitre II. Matériel	 23
1 Site d'étude.....	23
2 Modèle d'étude.....	25
 Chapitre III. Hétérogénéité de l'environnement et détection des interactions spatiales : agrégation, répulsion	 28
1 Introduction	28
2 Matériel et méthodes	28
2.1 Choix des espèces et zones d'étude.....	28
3 Résultats	31
3.1 Variations de densité des oiseaux.....	31
3.2 Interactions spatiales	34
4 Conclusions	37
 Chapitre IV. Variations spatio-temporelles d'abondance de la proie, le Campagnol des champs <i>Microtus arvalis</i>	 39
1 Introduction	39
2 Protocole d'échantillonnage.....	40
3 Analyse générale des variations d'abondances de campagnols	42
3.1 Méthode.....	42
3.2 Résultats	45
3.3 Conclusion.....	49
4 Structure spatiale et temporelle	51
4.1 Synchronisme spatial des cycles	52
4.2 Dépendance spatiale et temporelle à petite échelle	56
4.3 Variations spatiales à grande échelle	61
4.4 Conclusion.....	68
5 Discussion	69
 Chapitre V. Contribution respective de l'habitat, des proies et des conspécifiques dans le patron de distribution des nids	 72
1 Contexte	72
2 Principe de l'approche.....	73
3 Synthèse des principaux résultats.....	75
4 Discussion	75

Chapitre VI.	Effet des interactions interspécifiques sur la distribution des busards.....	77
1	Contexte	77
2	Principe de l'approche.....	78
3	Synthèse des principaux résultats.....	79
4	Discussion	83
Chapitre VII.	Discussion générale.....	85
1	Le « cas d'école » Busard cendré.....	85
2	L'analyse de processus de points hétérogènes	89
2.1	Lacunés méthodologiques	90
2.2	Perspectives méthodologiques	90
3	Du cas d'école à la généralisation	91
3.1	Apports de l'approche en écologie.....	91
3.2	De la stationnarité de premier ordre à la non stationnarité de second ordre	93
3.3	Contraintes environnementales : quelle contribution à l'agrégation?.....	94
3.4	L'attraction interindividuelle : quelles conséquences pour la sélection de l'habitat ?.....	94
3.5	Perspectives.....	95
Références.....		96
Annexes		113

Chapitre I. Introduction générale

1 *La distribution spatiale des organismes*

La distribution spatiale des organismes est un thème central en écologie. L'hétérogénéité spatiale de l'environnement et par suite de la distribution des espèces, participe aux mécanismes de spéciation (Rosenzweig 1995) et de coexistence au sein des communautés (Tokeshi 1999). Elle est également un élément clé de la dynamique des populations (Tilman & Kareiva 1997), des interactions intra- et inter- spécifiques (Porter & Hawkins 2003) et des comportements individuels (Hutchings, John, & Stewart 2000).

La distribution spatiale est ainsi la résultante de processus simultanés multiples, agissant à des niveaux d'organisation (communauté, espèce, population, individu) et à des échelles spatiales propres (Chamberlain et al. 1999; Maurer & Taper 2002; Resetarits 2005). Pour cette raison, l'« écologie spatiale » est un domaine vaste et hétéroclite de l'écologie, dont il n'émerge pas de théorie générale et synthétique. Selon l'échelle spatiale et le niveau d'organisation, l'étude des distributions fait appel à différentes approches et modèles. Pour ne citer que quelques unes de ces approches, la macroécologie s'applique en particulier à décrire et expliquer les aires de répartition, les *patterns* d'abondance et de richesse spécifique à de très grandes échelles (e.g., continents) (Gaston & Blackburn 2000). La dynamique des populations ou des métapopulations (Tilman & Kareiva 1997), les modèles intégrant la dimension spatiale permettent également d'expliquer les distributions, par exemple dans les systèmes proie-prédateur ou hôte-parasite (Kendall & Fox 1998; Grenfell, Bjornstad, & Kappey 2001; Sherratt 2001). En écologie comportementale, la distribution spatiale est (souvent implicitement) présente, par exemple dans la sélection de l'habitat, les stratégies d'approvisionnement, les systèmes d'appariement et sociaux (Stephens & Krebs 1986; Höglund & Alatalo 1995; Wiens 2000; Pusey 2005).

Plutôt qu'une discipline à part entière, l'écologie spatiale correspond donc à une préoccupation commune aux différents champs de l'écologie concernant les conséquences de l'hétérogénéité spatiale dans les processus écologiques. Une conséquence de ces disparités d'approches est une difficulté à intégrer des processus imbriqués à des échelles spatiales et des niveaux d'organisation différents. Cette difficulté se traduit au niveau conceptuel (interactions complexes) (Lindenmayer et al. 2003), mais également au niveau méthodologique (approches peu unifiées sur le plan statistique et modélisation), comme nous le verrons par la suite.

Une grande majorité des études sur la distribution des organismes s'est focalisée sur la sélection de l'habitat à des échelles spatiales modestes (interface individu/population). La sélection de l'habitat est en effet une donnée de base de l'écologie d'une espèce, essentielle pour tout travail plus approfondi (Palma, Beja, & Rodrigues 1999). C'est également une donnée fondamentale pour des applications en gestion et conservation des espèces, permettant d'effectuer des prédictions sur l'évolution des populations (Teixeira & Arntzen 2002), et de mettre au point des stratégies de conservation, d'ailleurs parfois très coûteuses (Wadsworth et al. 2000; Osborne, Alonso, & Bryant 2001; Gibson et al. 2004; Rushton, Ormerod, & Kerby 2004). Il est donc essentiel d'estimer correctement la sélection de l'habitat et les mécanismes sous-jacents, afin d'obtenir des modèles prédictifs, fiables et généralisables. Or, bien que l'importance du comportement en termes d'utilisation de l'espace et de distribution ait été largement démontrée (Fretwell & Lucas 1970; Reed & Dobson 1993; Lima & Zollner

1996;Sutherland 1996;Gordon 1997;Danchin, Boulinier, & Massot 1998), cette donnée n'est pas prise en compte dans les études classiques de sélection de l'habitat. Nous nous intéresserons particulièrement par la suite au problème de la prise en compte des interactions comportementales dans la mesure de la sélection de l'habitat.

1.1 Hétérogénéité des ressources et variations d'abondance des prédateurs

Le terme 'ressource' est ici employé au sens large : il peut s'agir de toute caractéristique de l'environnement, abiotique ou biotique, qui peut être utilisée par un individu, et dont l'utilisation réduit la disponibilité (Begon, Harper, & Townsend 1996). Ces ressources concernent typiquement des zones d'habitats favorables (par leurs propriétés physiques ou structurelles), les ressources alimentaires, la disponibilité en partenaires sexuels. Dans le cadre de la sélection de l'habitat, on peut encore élargir cette définition à toute variable dont une fonction quelconque peut prédire l'abondance ou la probabilité d'occupation d'une localité par les organismes d'intérêt, définition implicitement donnée par Boyce & McDonald (1999). Elle inclut donc également les conditions environnementales (*sensu* Begon *et al.* (1996)) qui peuvent être sélectionnées (positivement ou négativement). Par exemple, la sécurité vis-à-vis de prédateurs peut être prise en compte par certains oiseaux pour choisir leur site de nidification (Petty *et al.* 2003;Sergio & Newton 2003) ou bien, à grande échelle, les conditions climatiques définissent les limites de l'aire de répartition (Garcia & Arroyo 2001;Redpath *et al.* 2002;Gaston 2003;Seoane *et al.* 2003).

La réponse à l'hétérogénéité de l'environnement croise différents processus : dynamique des (méta-)populations, sélection des habitats dans le paysage, comportements de recherche alimentaire parmi des *patches* de ressources (Johnson *et al.* 2002). Elle implique par conséquent des échelles de temps et d'espace multiples. L'importance de l'aspect multi-échelle de la sélection de l'habitat a été mis en avant dans un grand nombre d'études (Morris 1987;Orians & Wittenberger 1991), si bien que les études empiriques de sélection de l'habitat sont à présent couramment effectuées à plusieurs échelles spatiales successives (Osborne, Alonso, & Bryant 2001;Bailey, Haines-Young, & Watkins 2002;Ferrus *et al.* 2002;Martinez, Serrano, & Zuberogoitia 2003;Martinez & Zuberogoitia 2004).

Parmi toutes les ressources, la disponibilité des ressources alimentaires constitue l'une des contraintes principales pour la distribution des animaux. Les variations spatiales et temporelles de l'abondance des proies ont un effet direct sur leurs prédateurs, et conditionnent leur distribution. Cet effet s'exprime surtout sur la densité et le succès reproducteur pour un prédateur spécialiste, à travers les réponses numérique (Korpimäki & Norrdahl 1989) et « agrégative » (Sutherland 1996). La réponse numérique est la relation entre la densité de prédateurs et la densité de proies dans le temps. Elle est utilisée en dynamique des populations et résulte plutôt de processus populationnels : recrutement, mortalité, émigration, immigration... qui peuvent être dépendants de la densité et/ou des ressources disponibles (Krüger & Lindström 2001). La réponse agrégative est le pendant spatial de la réponse numérique, à cela près qu'elle est plutôt utilisée à travers des approches comportementales, donc au niveau individuel (Sutherland 1996). Elle correspond à la relation entre le nombre de prédateurs et l'abondance (densité) de la ressource dans une localité donnée (« *patch* ») (Sutherland 1996).

La disponibilité des ressources agit également sur la composition du régime alimentaire pour des prédateurs généralistes, à travers la réponse fonctionnelle (Jedrzejewski *et al.* 1994), c'est-à-dire le taux d'acquisition d'une ressource en fonction de sa disponibilité (en général sa densité) (Solomon 1949;Holling 1959;Begon, Harper, & Townsend 1996). Plusieurs études montrent que la réponse fonctionnelle influence la distribution de prédateurs

de manière indirecte, notamment à travers le seuil minimal de densité de ressources permettant le maintien du prédateur, ou son seuil de saturation (taux d'ingestion maximal) (Piersma et al. 1995; Gill, Sutherland, & Norris 2001; Bos, Koppel, & Weissing 2004). La réponse fonctionnelle indique que l'utilisation d'une ressource n'est pas nécessairement proportionnelle à sa disponibilité. Cette relation peut en effet prendre plusieurs formes caractéristiques (types I, II et III) qui correspondent à différents types de prédation (Holling 1959). Le type 1 correspond à une relation linéaire entre le taux d'acquisition et l'abondance de la proie, qui atteint théoriquement un plateau au-delà d'un seuil donné de proie. Dans le type 2, le taux d'acquisition augmente d'abord rapidement avec l'abondance de la proie, mais à une vitesse qui décroît progressivement jusqu'à atteindre un plateau. Enfin, au type 3 correspond une réponse sigmoïdale : la consommation augmente d'abord lentement avec la densité de proies, puis s'accélère fortement jusqu'à atteindre également un plateau. Ces différentes formes de réponse fonctionnelle ont des implications différentes en termes de dynamique des systèmes prédateurs-proies (Begon, Harper, & Townsend 1996), mais ce qui nous intéresse le plus ici est la non-linéarité de la réponse pour les types 2 (prédation de type spécialiste) et 3 (prédation de type généraliste). Or, ces types de réponses fonctionnelles, le type 2 en particulier, apparaissent comme les plus communes dans la réalité (Begon, Harper, & Townsend 1996). Cependant, les réponses fonctionnelles peuvent prendre un grand nombre de formes non linéaires (Austin 2002) et ont été trouvées pour d'autres types de ressources que les proies, telles que la glace chez l'ours polaire (Mauritzen et al. 2003).

L'hétérogénéité de la distribution des ressources peut se traduire par des variations continues ou des patches de qualité inégale (Wiens 2000). La théorie de la sélection densité-dépendante de l'habitat (Fretwell & Lucas 1970) prédit l'utilisation de patches de qualité inégale par des compétiteurs, en fonction de leur compétitivité relative et des choix des autres individus. Le modèle initial et le plus utilisé est celui de la « distribution libre et idéale » (ci-après « IFD ») (Fretwell & Lucas 1970). Il repose sur quatre assumptions majeures : 1) les individus cherchent à maximiser leur valeur reproductive (*fitness*) ; 2) ils ont une connaissance parfaite de leur environnement (notamment la distribution et la qualité des ressources) et ne supportent pas de coûts de déplacement entre les différents patches ; 3) ils sont de compétitivité égale et n'interfèrent pas lors de l'acquisition de la ressource ; 4) le taux d'acquisition des ressources diminue avec la densité d'individus par exploitation. L'IFD propose que les individus s'installent d'abord dans le(s) *patch(es)* à plus forte densité de ressources, de manière à maximiser leur valeur reproductive. Lorsque la densité d'individus augmente sur les meilleurs patches, la qualité des sites diminue et rejoint le niveau des patches de qualité inférieure. Les nouveaux arrivants devraient alors choisir parmi les sites disponibles ceux qui permettent une valeur égale ou supérieure au premier(s) *patch(es)*. La sélection de l'habitat est densité-dépendante car le meilleur *patch* à un instant donné dépend de la densité d'individus déjà présents dans chaque site.

A l'équilibre, tous les individus ont la même valeur reproductive potentielle, quel que soit le *patch* où ils se trouvent. On est en situation d'ESS (Stratégie Evolutivement Stable), où aucun individu ne peut améliorer sa valeur reproductive en changeant de *patch*. La proportion d'individus présents dans un site est alors égale à la proportion de ressources contenues dans ce site, une relation connue sous le nom de règle d'adéquation à l'habitat « *habitat matching rule* » (Pulliam & Caraco 1984; Kennedy & Gray 1993) :

$$n_i/n_j = K_i/K_j \quad (I.1)$$

Où n_i et K_i sont respectivement le nombre d'individus et la quantité de ressources présents dans le *patch* i . Cette règle, basée sur l'IFD, pose deux conditions supplémentaires : 1) la population est limitée par la ressource : l'adéquation aux ressources n'est observable que si l'abondance d'animaux est suffisante pour que tous les patches de ressource soient utilisés;

2) la valeur reproductive d'un individu est directement proportionnelle à la quantité de ressource dont il dispose. L'adéquation à l'habitat a souvent été invoquée pour justifier l'utilisation de relations linéaires entre la densité d'animaux et la qualité des patches (comprise en termes de ressources disponibles), ainsi que pour justifier l'évaluation de la qualité des habitats à partir de la densité d'animaux présents (Maurer 1986).

Du fait de ses assomptions assez restrictives, l'IFD est généralement utilisée à très petite échelle, sur des systèmes de patches très simples où les animaux peuvent avoir une connaissance exhaustive de la qualité des patches. A l'échelle des paysages, cette condition est plus difficilement applicable, et des règles de déplacement prenant en compte les limites de perception des habitats distants ont été suggérées à la place (Lima & Zollner 1996). Deux études théoriques au-moins ont pourtant proposé l'extension de l'IFD à la dynamique des métapopulations (Doncaster 2000; Ranta & Kaitala 2000), s'adressant ainsi à des échelles spatiales et temporelles bien plus grandes que dans la perception classique par l'écologie comportementale (Lima & Zollner 1996). La capacité de ces modèles à expliquer des patrons de distribution observés reste cependant à évaluer.

La règle d'adéquation à l'habitat constitue l'un des résultats principaux de l'IFD, ou du moins le plus utilisé. Cependant, sous l'hypothèse de distribution libre et idéale, la relation ne tient qu'en situation d'équilibre. Autrement dit, elle n'est pas vérifiée tant que la distribution n'est pas stabilisée, par exemple dans une population en cours de colonisation (Rouget & Richardson 2003). Dans ce cas, tous les bons sites ne sont pas occupés, donc la sélection de l'habitat à partir des densités est biaisée (Collingham et al. 2000). Ceci n'est d'ailleurs pas la seule cause d'inadéquation entre la densité de prédateurs et l'abondance des ressources.

L'assomption la plus forte de l'IFD réside dans le fait qu'il n'y a aucune contrainte à la distribution des prédateurs hormis l'hétérogénéité de la ressource, ce qui permet la distribution « libre » et « idéale ». Cette assomption n'est bien entendu pas réaliste, et de nombreuses contraintes affectant l'adéquation aux ressources ont été mises en évidence, telles que :

- une connaissance imparfaite de l'environnement (difficultés à percevoir les patches et/ou estimer leur qualité) (Bernstein, Kacelnik, & Krebs 1988)
 - des coûts de déplacement (Bernstein, Krebs, & Kacelnik 1991)
 - l'interférence entre compétiteurs (Parker & Sutherland 1986)
- pour n'en citer que les principales (Tregenza 1995; Sutherland 1996).

1.2 Ecarts à la distribution « libre idéale »

Les modèles théoriques proposés dans le cadre de la sélection de l'habitat explorent les mécanismes comportementaux qui prédisent la distribution d'individus sur des patches de ressource alimentaire de qualité hétérogène (Fretwell & Lucas 1970; Sutherland 1996). Ces modèles, comme l'IFD et ses dérivés, restent facilement applicables tant que les ressources alimentaires sont en nombre très limité (de préférence une seule). Lorsque plusieurs types de ressources sont consommées, il devient nécessaire d'effectuer des approximations, soit en supposant qu'une seule des ressources est limitante, soit en les regroupant en une seule catégorie. Par exemple, plusieurs espèces d'algues sont consommées par la bernache cravant, et ont été regroupées par Rowcliffe *et al.* dans la 'biomasse algale' (Rowcliffe, Sutherland, & Watkinson 1999), quand bien même leur valeur énergétique ou nutritive risque d'être différente. De fait, les études empiriques basées sur l'hypothèse de distribution libre idéale se placent généralement dans des cas simplifiés (nombre de patches et de ressources réduits) (Harper 1982; Tregenza 1995; Rowcliffe, Sutherland, & Watkinson 1999).

En réalité, le nombre de consommateurs observé sur un *patch* est souvent différent de celui attendu d'après l'abondance d'une ressource donnée. En particulier, les patches les plus

riches tendent à être sous-utilisés, alors que ceux de moins bonne qualité sont sur-utilisés (Kennedy & Gray 1993). La sur- ou sous-utilisation de la ressource peut être expliquée par des processus comportementaux (Sutherland 1996), qui seront développés par la suite (1.2.2). La sous-utilisation peut également être expliquée par la présence d'autres facteurs plus limitants que la ressource en question. Ceci peut être illustré par la loi de von Liebig (1840), selon laquelle l'abondance peut être limitée par plusieurs facteurs (e.g. proies, sites de nidification), mais dont un seul, à un instant et à un endroit donnés, est limitant (Figure I-1) (Hiddink 2005).

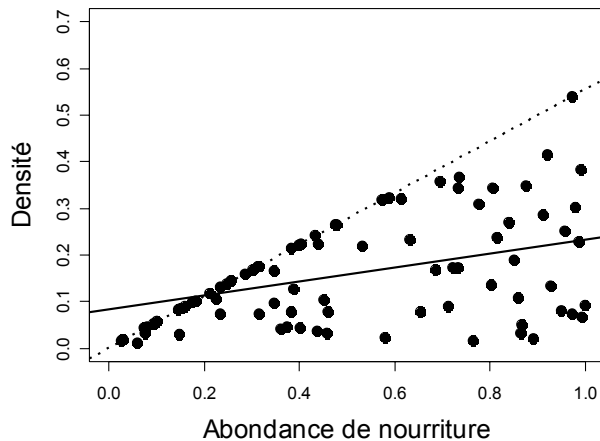


Figure I-1

L'abondance de nourriture est un facteur limitant de la densité de consommateurs. Chaque point correspond à une population dans une localité donnée. La ligne en pointillés indique l'effet de la nourriture (densité limite permise pour une quantité de nourriture donnée). Les points situés en dessous de cette ligne correspondent à des sites où la nourriture n'est pas le facteur limitant. La ligne continue indique l'effet de la nourriture estimé par régression linéaire lorsque les autres facteurs ne sont pas pris en compte (Hiddink 2005).

La densité de la population est bornée par la nourriture disponible (Figure I-1), mais la limite n'est pas nécessairement atteinte du fait de la présence locale d'autres contraintes. L'estimation de l'effet de la nourriture sur la densité est sous-estimé par une régression simple, la relation est de type polygonale plutôt que linéaire (Hiddink 2005). Ce type d'effet peut être obtenu aussi bien à partir de contraintes environnementale que comportementales. Il risque tout particulièrement d'apparaître lorsqu'on cherche à expliquer la densité de consommateurs à partir de la seule disponibilité de la ressource principale, et que les contraintes existantes à l'utilisation de cette ressource sont ignorées.

1.2.1 Contraintes environnementales

L'utilisation simultanée de plusieurs ressources a été étudiée dans le cadre des stratégies optimales d'approvisionnement (Stephens & Krebs 1986), pour expliquer les choix de consommateurs. Cette approche est principalement destinée à expliquer la sélection de l'habitat lors de trajets alimentaires, le choix des proies ou le temps de résidence dans un *patch* de nourriture. Elle ne semble pas avoir été utilisée dans les modèles de sélection densité-dépendante de l'habitat (Sutherland 1996). Ceux-ci restent au contraire volontairement simples et généraux, et ne prédisent pas la distribution de consommateurs pour des combinaisons de ressources plus complexes. Cependant, dans la réalité, la sélection des

ressources est un processus multidimensionnel. La relation entre l'abondance d'une espèce et la disponibilité d'une ressource est donc contrainte par d'autres variables, d'habitat par exemple. C'est le cas notamment chez des rapaces se nourrissant de rongeurs : chez le busard Saint Martin *Circus cyaneus*, à densité de proies donnée, la disponibilité est inversement proportionnelle à la hauteur de végétation, alors qu'elle est surtout contrainte par la disponibilité en postes d'affût (perchoirs) pour la buse à queue rousse *Buteo jamaicensis* dans la même zone (Preston 1990). Il en va de même pour l'huitrier pie *Haematopus ostralegus* se nourrissant de moules *Mytilus edulis* (Goss-Custard, Caldow, & Clarke 1992) ou de coques *Cerastoderma edule* (Johnstone & Norris 2000). Dans ces études, les substrats vaseux qui hébergent les plus fortes densités de mollusques sont évités par les oiseaux car leur structure les rend moins rentables à exploiter. Par conséquent, la réponse agrégative des oiseaux ne correspond pas à la densité de coques (Figure I-2), et la relation observée (polygonale) est très comparable à celle, théorique, de la Figure I-1. Les exemples de contraintes environnementales pour l'exploitation de la nourriture, comme la distance au dortoir (Goss-Custard, Caldow, & Clarke 1992), la présence de prédateurs, ou d'une source de dérangement (Amano et al. 2004), pourraient être multipliés à volonté.

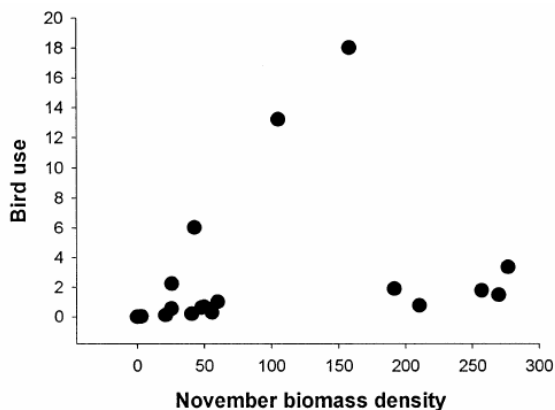


Figure I-2

Relation entre la biomasse de coques et l'utilisation du site par l'Huitrier pie (nombre de minutes-oiseau par heure et par cycle de marée). [Fig. 3 de Johnstone & Norris (Johnstone & Norris 2000)]. Comparer avec la Figure I-1.

Une forme particulière d'hétérogénéité des ressources est le morcellement des habitats en patches plus ou moins discrets. Cette hétérogénéité peut être quantitative (e.g. variation de la densité de ressources entre patches) ou compositionnelle (variation du type de ressource), et constitue en soi une forme de contrainte (Wiens 2000). De nombreuses études ont été consacrées aux effets de la fragmentation des habitats sur la distribution des organismes, dans le cadre de l'écologie du paysage et de la biologie de la conservation. Les effets de la fragmentation comportent d'une part des effets sur la qualité des patches d'habitat, et d'autre part des effets sur la capacité des organismes à les utiliser, les deux n'étant pas nécessairement indépendants. La réponse à la fragmentation dépend notamment du rapport entre l'échelle de l'hétérogénéité (taille des patches, distance entre patches) et les capacités de déplacement des organismes.

Lorsque la distance entre patches est élevée au regard de la mobilité, les patches d'habitats favorables devraient être plus difficiles à atteindre et/ou à percevoir (Lima & Zollner 1996; Wiens 2000). Ceci résulte classiquement en une diminution de la proportion d'individus dispersant vers (ou à partir de) un habitat isolé (Diffendorfer, Gaines, & Holt

1995), et dans l'augmentation des distances à parcourir, et probablement des coûts associés (énergétique, risque de prédation...) (Johannesen, Andreassen, & Ims 2000; Turcotte & Desrochers 2005). Par conséquent, les habitats favorables peuvent être vus comme des îles plus ou moins isolées.

L'application de la théorie des îles et de la théorie des métapopulations à la fragmentation de l'habitat a connu un certain succès (Andrén 1994; Hames et al. 2001; Cook et al. 2002), en considérant les patches d'habitat favorable (les « îles »), dans un environnement d'habitats défavorables, nommé « matrice paysagère » (l'« océan »). Dans ce cas, la connectivité (habitats servant de corridors de déplacement) est souvent prise en compte, au lieu de la simple distance linéaire entre fragments (Lindenmayer et al. 2003). L'isolement par la distance, ou par des barrières au déplacement, comme un habitat défavorable ou une rivière, est souvent capable de prédire la probabilité d'utilisation d'un fragment d'habitat (Moilanen & Hanski 1998; Sekercioglu et al. 2002), à condition que l'espèce étudiée ne soit pas également présente dans la matrice (Cook et al. 2002), et que l'espèce soit sensible à la taille des patches (Andrén 1994).

Cette hypothèse s'avère souvent vérifiée empiriquement, puisque la probabilité d'extinction est généralement plus élevée dans les petits fragments (taille de population plus faible) (Boulinier et al. 1998; Gaston 2003). Andrén (Andrén 1994) trouve que dans un paysage fragmenté, l'abondance d'une espèce est proportionnelle à la quantité d'habitat favorable restant lorsque la proportion de cet habitat demeure supérieure à 30%. En deçà de cette limite, de nombreuses espèces deviennent sensibles à la taille des patches et à leur isolation. L'effet de la taille des patches peut s'expliquer par plusieurs processus. Pour des fragments extrêmement réduits, un animal sera dans l'impossibilité de se maintenir dans un habitat qui ne contient pas son minimum vital de ressources (Andrén 1994). Dans des cas moins extrêmes, la densité peut être simplement moins élevée qu'attendu d'après la surface d'habitat disponible, ce qui est fréquent, notamment pour des espèces forestières sensibles aux effets de bordure (Watson, Whittaker, & Dawson 2004). Cet effet est classiquement associé à un taux de prédation plus élevé en bordure de forêt (Batarey & Baldi 2004), bien que cette hypothèse soit très controversée (Lahti 2001). Un effet de la compétition pour les sites de nidification avec les oiseaux des habitats adjacents a été démontré edge nest {Huhta & Jokimaki 2001 1592 /id}, mais d'autres études suggèrent que l'effet de la fragmentation serait plus généralement dû à des ressources alimentaires plus limitées dans les plus petits patches (Burke & Nol 1998; Zarette, Doyle, & Trémont 2000). En outre, la réduction des habitats par fragmentation aura des effets comparativement différents selon que les espèces sont généralistes (réduction de la taille de population proportionnelle à la diminution de l'habitat), spécialistes des bordures d'habitat (moins affectées) ou spécialistes de l'intérieur (plus affectées) (Bender, Contreras, & Fahrig 1998).

En conclusion, il semble donc qu'un niveau de fragmentation élevé aboutira généralement à une taille de population inférieure à celle attendue de par la simple quantité d'habitat disponible, à une richesse spécifique réduite et à une variabilité accrue par des processus d'extinction - renouvellement (Boulinier et al. 1998). Il existe toutefois des contre-exemples, certaines études suggérant par exemple des densités d'oiseaux chanteurs localement plus élevées dans les fragments que dans l'habitat originel continu, par attraction envers les conspécifiques (Lindenmayer et al. 2003).

De tels processus, d'ordre comportemental, forment la seconde grande cause d'écarts entre la distribution des ressources et des consommateurs.

1.2.2 Interactions comportementales lors de l'acquisition de la ressource

L'IFD dans sa forme originale est rarement observée dans la nature, du fait de ses assomptions probablement peu réalistes (Kennedy & Gray 1993; Tregenza 1995). En fait, elle est plutôt utilisée comme modèle nul servant de référence à laquelle comparer les distributions observées (Fretwell 1972; Sutherland 1996). De nombreux aménagements du modèle ont été successivement proposés pour prendre en compte des comportements plus réalistes, comme l'interférence entre compétiteurs.

L'interférence est le déclin dans l'utilisation des ressources dû à la présence ou au comportement d'autres compétiteurs. Elle peut s'exprimer par exemple à travers des conflits entre compétiteurs : relations de dominance, combats ou kleptoparasitisme (vol de proies), à travers une gêne mutuelle, ou à travers le dérangement des proies par les autres individus (Sutherland & Koene 1982; Triplet, Stillman, & Goss-Custard 1999). Elle tend à augmenter avec la densité de compétiteurs (Sutherland & Koene 1982), et lorsque les proies sont peu abondantes (kleptoparasitisme) (Triplet, Stillman, & Goss-Custard 1999). Selon un modèle d'IFD avec interférence (Parker & Sutherland 1986), les prédateurs se répartissent de plus en plus uniformément entre les patches lorsque l'interférence augmente (Sutherland 1996), ce qui est observé chez le chevalier gambette *Tringa totanus* par Goss-Custard (Goss-Custard 1970). Si l'on ajoute au modèle des différences de compétitivité entre animaux, l'écart par rapport à l'IFD est encore accentué. Dans ce cas, on observe une « troncation des phénotypes » : les meilleurs compétiteurs occupent les patches de plus forte densité de proies, et les individus sub-dominants réalisent leur meilleur profit dans les patches de qualité inférieure (Parker & Sutherland 1986; Sutherland 1996). Ceci a été observé par exemple pour des grues cendrées *Grus grus* hivernant en Espagne (Bautista, Alonso, & Alonso 1995).

Une autre violation forte des assomptions de l'IFD est la monopolisation des ressources par la défense d'un territoire, qui prévient l'utilisation « libre » de la ressource. La distribution idéale despotique (« IDD ») (Fretwell 1972) propose que les premiers arrivants établissent leur territoire dans les meilleurs patches. Les patches de qualité inférieure ne commencent à être utilisés que lorsque les meilleurs sont entièrement occupés. Les gains pour chaque individu sont donc différents entre patches.

Dans le cadre de la sélection de l'habitat, ces deux processus (l'interférence ou la territorialité) ont une même conséquence lorsque la ressource est limitante : la sous-utilisation des meilleurs habitats et la sur-utilisation des moins bons, par rapport aux ressources qui y sont disponibles. Lorsque la taille de la population augmente, le nombre d'animaux dans les meilleurs patches n'augmente pas ou peu, et une proportion croissante de la population se reporte sur les moins bons sites. Cet effet est connu sous le nom d'« effet tampon » (*Buffer effect*) (Sutherland 1996), et a été démontré à de nombreuses reprises dans la nature (Brown 1969; Ferrer & Donazar 1996; Gill et al. 2001; Jackson, Kershaw, & Gaston 2004).

1.2.3 Interactions spatialement explicites

L'interférence entre compétiteurs module la répartition des individus entre plusieurs patches hétérogènes, sans nécessairement passer par une règle d'espacement entre animaux. L'inévitable structuration des patches dans l'espace rend l'effet de l'interférence implicitement spatial. Des comportements comme la territorialité ou l'agrégation ont en revanche une action explicite sur la distribution relative des individus, en maintenant activement des distances préférentielles entre individus.

Ceci a été nommé en anglais « *dispersion* » (ou « *spacing pattern* »), par opposition à « *dispersal* ». Les deux se traduisent en français par « dispersion ». Pour éviter les confusions, nous retiendrons ici les termes

- « **espacement** » pour la régulation des distances interindividuelles (regroupant d'une part l'« **inhibition** » des voisins, syn. de « **répulsion** » ou de « **régularité** », et d'autre part l'« **agrégation** », syn. d'« **attraction** »),
- et « **dispersion** » pour les déplacements, actifs ou passifs qui écartent l'individu de son lieu de naissance ou de reproduction précédente par exemple,
- les termes « **surdispersion** » et « **sousdispersion** » seront réservés à la description de lois de distribution statistiques, dans un contexte non spatial.

La compétition / territorialité

Les principes généraux des effets de la territorialité sont relativement bien formalisés dans le cadre de la sélection densité-dépendante de l'habitat, à travers l'IDD (§ 1.2.2). En revanche, l'IDD ne dit rien des mécanismes de régulation de la taille des territoires, ni des conditions mêmes de la territorialité. Davies et Houston (1984) mentionnent trois facteurs importants influençant la rentabilité d'un territoire : 1) l'intensité de la compétition entre individus : un territoire est plus avantageux lorsque la compétition est importante, c'est-à-dire lorsque la densité est élevée et les ressources peu abondantes (Tregenza 1995). Les territoires tendent à se réduire (voire à disparaître) lorsque la qualité du *patch* est élevée (Myers, Connors, & Pitelka 1979; Catterall, Wyatt, & Henderson 1982; Village 1987; Andren 1990), mais également lorsque la taille de population augmente, par « compression » (augmentation de la pression exercée par les intrus) (Tregenza 1995). D'autres études ont également montré l'influence de l'agressivité ou du parasitisme sur la taille du domaine défendu (Mougeot et al. 2003; Fox & Hudson 2001). 2) la qualité et la distribution spatiale de la ressource, et 3) ses variations temporelles : le maintien d'un territoire nécessite aussi que les ressources soient « économiquement défendables », c'est-à-dire que le coût de la défense soit inférieur au bénéfice (Davies & Houston 1984). C'est à ce titre que la distribution spatiale et temporelle des ressources joue un rôle important. Les ressources groupées et prévisibles dans le temps sont plus faciles à défendre ; Lorsque les patches de ressources s'éloignent, les trajets et le temps nécessaires à la défense augmentent considérablement, générant des coûts plus élevés. Chez le kookaburra *Alcyon sp.*, la taille du territoire augmente avec la distance inter patches, probablement pour intégrer plusieurs fragments d'habitat favorable (Lindenmayer et al. 2001). On peut supposer qu'à un certain niveau de fragmentation, l'exploitation des patches n'est plus « économiquement » viable. A l'extrême, si les ressources sont imprévisibles dans le temps et l'espace, le modèle géométrique de Horn (1968) prédit que la stratégie la plus économique pour exploiter les ressources est l'absence de territorialité, voire même l'agrégation des compétiteurs dans un lieu central, si l'habitat a une extension limitée.

La territorialité influence la distribution des individus à travers deux processus différents et échelle-dépendants, mais avec des conséquences similaires :

- A petite échelle (voisinage de l'individu), l'exclusion (ou l'inhibition) des compétiteurs par le tenant du territoire maintient une certaine distance entre individus. La variation d'intensité de l'inhibition en fonction de la distance peut prendre diverses formes. La distribution des individus est donc régulière au sein d'un *patch*.
- A plus grande échelle, la territorialité limite la densité sur les meilleurs patches, et, sous l'hypothèse de l'IDD, force les individus excédentaires à établir un territoire dans les patches de qualité moindre, ou bien à rester sans territoire (« floaters ») (Sutherland 1996). Par conséquent, elle tend vers une distribution de la population plus uniforme entre patches qu'attendu d'après l'hétérogénéité des ressources.

Enfin, quelques études apportent une vue plus nuancée de la territorialité que celle proposée par l'IDD, notamment. En particulier, on connaît plusieurs exemples d'espèces dont les territoires tendent à être agrégés (Gordon 1997; Muller et al. 1997; Stamps 1988). Cette attraction est attribuée par les auteurs à une recherche active de la proximité des conspécifiques, c'est-à-dire qui ne peut être expliquée sur la base de la sélection de l'habitat. Cette hypothèse a été vérifiée expérimentalement par son application en biologie de la conservation : des études montrent que la recolonisation de fragments d'habitats favorables mais inutilisés a été possible en attirant des espèces territoriales à l'aide de leurres (Danchin & Wagner 1997; Ward & Schlossberg 2004). Ceci souligne le fait que, comme dans le cas de l'IFD, des contraintes comportementales peuvent aboutir à la sous-utilisation d'habitats favorables. En outre, ces études suggèrent que les comportements territoriaux ne se résument pas simplement à maximiser les distances entre individus afin de limiter la compétition pour les ressources alimentaires, et que la présence de congénères est parfois un facteur important.

L'attraction envers les conspécifiques

Certains animaux vivent en groupes plus ou moins denses, depuis des agrégats lâches (Sergio & Penteriani 2005) jusqu'aux groupes denses comme les troupes de grands mammifères, les bancs de poissons ou les colonies d'oiseaux marins (Krause & Ruxton 2002; Pusey 2005). Danchin et Wagner (1997) définissent l'attraction envers les conspécifiques comme une agrégation « vraie » ou « additive », c'est-à-dire au-delà des variations de densité prédites par la qualité du milieu (e.g. par l'IFD). Les principaux processus communément invoqués pour expliquer la formation de groupes sont (Pulliam & Caraco 1984; Danchin & Wagner 1997; Pusey 2005) :

La protection contre les prédateurs : le nombre d'attaques par individu diminue avec la taille du groupe, par effet de dilution, par effet de confusion (diminution de l'efficacité du prédateur), par la meilleure détection du prédateur (vigilance), ou encore par la défense collective contre le prédateur. Ce processus prédit une agrégation additive.

Une efficacité accrue pour l'exploitation des ressources alimentaires. Chez certaines espèces, la formation de groupes permet la capture de proies difficiles à obtenir sans coopération, comme chez le Lycaon *Lycaon pictus* (Dobson & Poole 1998). Plusieurs hypothèses ont également été formulées pour la formation de groupes tels que les colonies d'oiseaux, en relation avec la distribution des ressources alimentaires. L'hypothèse de l'« accentuation locale » (*local enhancement*) propose que des individus ont un avantage à s'alimenter en groupes s'ils peuvent profiter des proies localisées par leurs voisins. Plusieurs études supportent cette hypothèse (Buckley 1996; Arengo & Baldassarre 2002). La condition requise par cette hypothèse est que les patches de nourriture soient suffisamment riches et éphémères pour que la compétition entre membres du groupe n'intervienne pas (Buckley 1997). La même condition prévaut à l'hypothèse du « centre d'information » (ICH, *Information Center Hypothesis*): une colonie ou un dortoir collectif peuvent servir de centre d'information où les individus ayant trouvé de la nourriture reviennent. A leur nouveau départ, ils peuvent être suivis par les individus moins chanceux et leur permettre d'accéder à la nourriture. Sous certaines conditions assez restrictives, l'ICH n'implique pas nécessairement la sélection de groupe (Richner & Heeb 1995; Pusey 2005). Richner et Heeb (1995) passent en revue les nombreuses conditions nécessaires, les études ayant testé l'ICH ainsi que les modèles alternatifs. Bien que des comportements d'animaux malchanceux ayant suivi des individus chanceux ont été observés conformément à l'ICH, Richner et Heeb montrent que l'ICH a peu de chances d'expliquer la formation des colonies.

La sélection sexuelle. Chez les espèces polygames, les leks sont des agrégations de mâles que les femelles visitent pour copuler avec le mâle de leur choix. Trois modèles

principaux ont été proposés pour expliquer la formation des leks : i) le *Female preference model* (Bradbury 1981), où l'agrégation des mâles est générée par la préférence des femelles pour les plus grands groupes de mâles, qui offrent un plus grand choix de géniteurs potentiels ; ii) le *Hotshot model* (Beehler & Foster 1988), dans lequel les mâles les moins attractifs auprès des femelles s'agrègent autour des meilleurs mâles (les « hotshots ») pour bénéficier des femelles qu'ils attirent ; iii) le *Hotspot model* (Beehler & Foster 1988), où les femelles s'établissent dans les patches de ressources, puis les mâles s'agrègent autour des femelles pour parader. Chez les espèces monogames, la possibilité pour les mâles comme pour les femelles d'améliorer leur potentiel reproducteur grâce à des copulations hors-couple est susceptible de provoquer une agrégation des individus par des mécanismes identiques aux leks (Wagner 1997). C'est l'un des processus proposés pour expliquer la formation des colonies d'oiseaux ou encore l'agrégation des espèces territoriales (Wagner 1997; Tarof et al. 2004). Il prédit une agrégation additive des mâles pour les modèles « female preference » et « hotshot », et ne prédit rien à cet égard pour le modèle « hotspot » (les modes de sélection des patches d'habitat pour les femelles et patches de femelles pour les mâles peuvent être IFD ou non).

L'utilisation des conspécifiques pour la sélection de l'habitat. La sélection de l'habitat doit se baser sur des critères fiables pour estimer la qualité des habitats. L'information sur la qualité d'un habitat n'est pas toujours facile à obtenir pour un individu en prospection, par exemple parce qu'elle est cryptique (proies, parasites, prédateurs, ...), multivariée, ou parce que la qualité est variable dans le temps. L'idée générale est que la présence de conspécifiques fournit un bon indicateur de la qualité d'un site, si celle-ci est suffisamment stable ou autocorrélée (prévisible à courte échéance) dans le temps (Doligez et al. 2003). En particulier, les critères utilisables sont la présence de conspécifiques dans un passé proche (Brown, Stutchbury, & Walsh 1990), la densité de l'année précédente (Doligez et al. 2004) ou actuelle, ou encore le succès reproducteur de l'année précédente *public information hypothesis* (Boulinier & Danchin 1997; Danchin & Wagner 1997; Pärt & Doligez 2003; Sergio & Penteriani 2005). L'utilisation des conspécifiques comme information prédit une agrégation additive, avec un recrutement sur des sites traditionnels, et des sites favorables inutilisés par manque d'information sur leur qualité (Danchin & Wagner 1997).

L'agrégation induite par l'habitat cette hypothèse n'est pas très populaire pour expliquer l'existence de groupes très denses comme les colonies, car elle nécessite une distribution spatiale tout aussi extrême des ressources limitantes (Danchin & Wagner 1997). Cependant, quelques exemples suggèrent qu'elle intervient parfois (Pusey 2005). En outre, une agrégation résultant purement de l'hétérogénéité des ressources sort du cadre de l'attraction envers les conspécifiques car elle n'implique pas d'agrégation additive. Elle reste néanmoins une hypothèse alternative difficile à écarter dans la plupart des études corrélatives, notamment celles sur la sélection de l'habitat basée sur les conspécifiques.

L'attraction envers les conspécifiques a une importance considérable dans les patrons de distribution des animaux, à des échelles hiérarchiques et variables. La formation de groupes d'animaux à une échelle donnée implique, par construction, une dépression de la densité à plus grande échelle, autour des groupes. Chez les oiseaux côtiers, les colonies ont été trouvées régulièrement espacées le long des côtes, et la taille de colonie inversement proportionnelle au nombre d'oiseaux nichant dans le rayon de prospection de l'espèce (Furness & Birkhead 1984; Gibbs et al. 1987; Forero et al. 2002). La limitation de la taille des colonies a été attribuée à la compétition pour les ressources alimentaires (Gibbs et al. 1987; Griffin & Thomas 2000; Lewis et al. 2001; Forero et al. 2002; Ainley et al. 2003). Associée à une préférence pour les colonies de grande taille, la compétition intraspécifique explique également l'espacement régulier des colonies. Il en résulte des patrons de

distribution particuliers, avec un passage de l'attraction à l'inhibition lorsque l'échelle spatiale augmente.

L'attraction envers les conspécifiques détermine pour une grande part les choix de dispersion de certaines espèces (Serrano et al. 2001; Cale 2003; Serrano et al. 2004). Elle impose des contraintes fortes à la colonisation d'habitats favorables inoccupés (Smith & Peacock 1990; Andren 1990; Reed & Dobson 1993). Par exemple, les hyrax *Procavia johnstoni* qui vivent sur des îlots rocheux dispersent difficilement vers d'autres îlots s'il n'y perçoivent pas la présence de congénères (Reed & Dobson 1993).

Plus généralement, les espèces bénéficiant de la présence de conspécifiques sont particulièrement sujettes à l'effet « Allee » (Allee et al. 1949; Sutherland 1996). L'effet Allee traduit un phénomène de densité-dépendance inverse chez certaines espèces, tel qu'à trop faible densité, le taux de survie et la productivité des animaux diminue, par la perte des bénéfiques associés à la vie en groupes (Stephens & Sutherland 1999; Courchamp, Clutton-Brock, & Grenfell 1999). Par conséquent, pour des populations faibles, en déclin, dans des habitats à capacité d'accueil limitée ou en bordure de distribution par exemple, l'effet Allee prédit une augmentation du risque d'extinction (Reed & Dobson 1993), et une taille de population plus faible qu'attendue.

2 Analyse et modélisation des distributions spatiales

Les modèles mécanistes de distribution spatiale (Sutherland 1996) présentent l'intérêt de reposer sur des principes généraux. Ils requièrent cependant une connaissance approfondie du système, ainsi que des données comportementales phénoménologiques (Doncaster 1999), afin d'être paramétrés et de donner des prédictions correctes. Dans les études appliquées sur la distribution spatiale d'une espèce, une telle connaissance n'est généralement pas disponible, au contraire des données d'utilisation du sol, production primaire, élévation, climat qui sont accessibles à grande échelle, notamment par imagerie satellitaire (Osborne, Alonso, & Bryant 2001; Rushton, Ormerod, & Kerby 2004; Seoane, Bustamante, & Diaz-Delgado 2003). La modélisation des distributions à l'aide de variables environnementales proximales est ainsi devenue l'alternative la plus utilisée et économique pour les études appliquées (Boyce & McDonald 1999; Jaberg & Guisan 2001; Rushton, Ormerod, & Kerby 2004). Cependant, ces modèles présentent surtout une validité locale, et ignorent le plus souvent la dépendance et les interactions spatiales.

La dépendance spatiale peut avoir plusieurs origines : elle peut être due par exemple à des interactions spatiales (Ripley 1981; Reich, Joy, & Reynolds 2004), à l'influence du nombre d'individus dans les patches voisins (Sutherland 1996), ou à la dispersion à partir d'une population source (Knapp et al. 2003; Rouget & Richardson 2003). Du fait de cette diversité des processus de dépendance, leur analyse fait appel à des méthodes différentes.

2.1 Aperçu des approches disponibles

De nombreuses méthodes d'analyse des distributions spatiales ont été proposées en écologie (Dale et al. 2002; Perry et al. 2002), ainsi que des approches multivariées (Thioulouse, Chessel, & Champely 1995; Borcard et al. 2004). Nous n'exposerons ici que les méthodes les plus couramment utilisées.

Les études sur la distribution spatiale d'organismes en fonction de la distribution des ressources (notamment dans le cadre de la sélection de l'habitat dans des optiques de conservation) traitent principalement des données de présence/absence ou d'abondance à l'aide de modèles linéaires généralisés (GLM) ou de modèles additifs généralisés (GAM) (Guisan, Edwards, & Hastie 2002), mais aussi à l'aide d'analyses discriminantes, de réseaux de neurones (Manel, Dias, & Ormerod 1999; Moisen & Frescino 2002). Ces modèles prédisent soit la probabilité de présence (régression logistique), soit l'abondance d'individus en

fonction des ressources disponibles localement (régression de Poisson) (Boyce & McDonald 1999).

Cependant, les organismes vivants présentent fréquemment des distributions agrégées ou régulières [e.g. le caractère colonial ne concerne que 13% environ des espèces d'oiseaux (Lack 1968; Siegel-Causey & Kharitonov 1990)], qui sont incompatibles avec les hypothèses d'homogénéité des variances et d'indépendance spatiale des données requises par les modèles précédents. L'emploi d'autres lois de distribution statistiques (e.g. négative binomiale, quasi-Poisson, ...) permet de prendre en compte la surdispersion des erreurs (Venables & Ripley 2002), et peut parfois remédier à l'hétérogénéité de la variance. La distribution de parasites dans une population d'hôtes suit typiquement une distribution agrégée : pour la plupart des individus, le niveau de parasitisme est faible, mais quelques individus sont massivement infestés. Des lois de distribution telles que la négative binomiale sont couramment utilisées pour modéliser de telles distributions (nombre de parasites par hôte) (Wilson et al. 2002). Mais cette approche ne prend pas en compte la dépendance spatiale des données.

Une solution pour pallier à ce manque, proposée dans plusieurs études, consiste à utiliser des modèles autorégressifs spatialisés (Wu & Huffer 1997; Huffer & Wu 1998; Augustin, Muggleston, & Buckland 1996; Knapp et al. 2003; He, Zhou, & Zhu 2003; Brownstein, Holford, & Fish 2003). Déjà bien connus dans les analyses de séries temporelles, ces modèles consistent en des GLM dans lesquels la variable à expliquer est modélisée en fonction de sa valeur dans un voisinage donné (Cressie 1993; Augustin, Muggleston, & Buckland 1996).

Une prise en compte explicite de la dépendance spatiale est également possible à travers la géostatistique (Villard & Maurer 1996). La géostatistique consiste à modéliser les dépendances spatiales, par exemple à l'aide de corrélogrammes, qui mesurent l'autocorrélation d'une variable continue en fonction de la distance qui sépare les observations. Ces corrélogrammes peuvent ensuite servir à estimer la valeur de la variable dans l'espace à partir de localités échantillonnées (Goovaerts 1997). Cependant, les géostatistiques ordinaires se prêtent assez mal aux problématiques écologiques, et notamment la sélection de l'habitat, car elles présentent des difficultés pour modéliser des distributions non gaussiennes avec de nombreuses covariables environnementales. L'intégration de ces méthodes dans les modèles mixtes généralisés (GLMM) (Venables & Ripley 2002; Diggle, Ribeiro, & Christensen 2003) a permis de combiner la grande souplesse des GLM à l'estimation de la dépendance spatiale. Dans ces approches, les fonctions d'ajustement des corrélogrammes classiquement utilisées en géostatistiques (modèles exponentiel, gaussien, sphérique, ...) sont particulièrement adaptées pour décrire des dépendances spatiales relativement continues et diffuses en fonction de l'échelle (distance). Bien qu'encore peu répandues en écologie, ces approches sont utiles pour le traitement des variables quantitatives autocorrélées, et sont disponibles dans plusieurs logiciels de statistiques.

2.2 Détection des distributions agrégées / régulières

De nombreuses études à vocation plus comportementale se sont intéressées spécifiquement à l'influence des comportements d'agrégation et d'inhibition (e.g. la territorialité) sur la distribution spatiale d'organismes, mais au contraire des études de sélection de l'habitat, le plus souvent sans référence directe à l'hétérogénéité des ressources (Brown 1975; Brown & Bomberger Brown 2000; Hogstad 1995). Elles étudient des semis de points (objets ponctuels cartographiés) : individus, nids, ou objets assimilables à des points (centroïdes de colonies, de territoires...) et font essentiellement appel aux méthodes d'analyses de processus de points (Ripley 1981). En écologie animale, la statistique dominante est celle des distances aux plus proches voisins (NND pour *Nearest Neighbor Distance*) (Clark & Evans 1954), encore communément utilisée pour tester l'agrégation ou

l'inhibition dans les semis de points (Newton et al. 1977; Campbell 1995; Moody et al. 1997; Sergio & Bogliani 1999; Kraus, Künkele, & Trillmich 2003; Bueser et al. 2003).

2.3 Des processus emboîtés à différentes échelles spatiales

Les interactions spatiales entre organismes varient en fonction de l'échelle considérée. Par exemple, les colonies d'oiseaux marins sont généralement surdispersées, du fait de la compétition entre colonies pour les ressources alimentaires sur les zones de chasse (Furness & Birkhead 1984; Lewis et al. 2001). A l'inverse, il a été montré à plusieurs reprises que les territoires chez des oiseaux ou des lézards territoriaux peuvent former des agrégats (Stamps 1988; Muller et al. 1997). Il y a donc successivement inhibition à petite échelle (proches voisins) puis attraction au-delà. Le défaut majeur des NND est que cette statistique ne prend en compte que la distance au plus proche voisin, et ne présente donc qu'un résumé très incomplet des informations disponibles. En particulier, elle ne prend pas en compte les interactions au-delà des plus proches voisins, ce qui la rend inutilisable pour détecter des structures emboîtées pourtant communes. Nombre de statistiques ont depuis lors été proposées pour pallier à ce manque, dont la plus communément utilisée est la fonction K de Ripley (Ripley 1981; Cressie 1993). Cette statistique a suscité beaucoup d'intérêt en écologie végétale en particulier (Barot, Gignoux, & Menaut 1999; Freeman & Ford 2002; Mateu, Uso, & Montes 1998; Perry et al. 2002), mais paradoxalement assez peu en écologie animale malgré les exemples donnés très tôt par Ripley (1981) sur l'analyse de la distribution de nids d'Aigle royal *Aquila chrysaetos* et de Faucon pèlerin *Falco peregrinus*.

2.4 Facteurs confondants

L'hétérogénéité de l'environnement influence la dynamique et la distribution des êtres vivants à travers de nombreux processus (Hutchings, John, & Stewart 2000). La réponse des organismes à la qualité de l'environnement génère des variations d'abondance, c'est-à-dire localement des lacunes ou des agrégats plus ou moins marqués. Ce type de structure est parfois une conséquence du comportement, par exemple de la sélection de l'habitat (Manly et al. 2002), mais elle ne fait pas intervenir les comportements actifs d'attraction ou d'inhibition qui nous intéressent ici. Or, les agrégats liés à l'habitat ne sont pas distinguables directement de ceux liés à des interactions spatiales, à partir de la seule observation d'un semis de points (Pielou 1960).

La deuxième grande lacune des analyses de processus ponctuels en écologie est donc la non prise en considération des variations d'abondance dues à l'hétérogénéité du milieu. Pour estimer les interactions spatiales (structures de 2ème ordre), il est nécessaire d'estimer également les variations systématiques d'abondance (1er ordre) liées à des facteurs externes, des variables environnementales en général (Pélissier & Goreaud 2001). La réciproque est d'ailleurs vraie : la mesure de la relation entre l'abondance d'un organisme et une variable environnementale nécessite de prendre en compte la dépendance spatiale des données quand elle existe (Boyce & McDonald 1999; Keitt et al. 2002). Les statistiques classiques pour décrire la structure spatiale de processus de points, y-compris la fonction K , posent l'hypothèse de la stationnarité de premier ordre, c'est-à-dire que l'intensité (ou l'espérance de la densité) du processus est invariable sur le domaine spatial étudié. Cette hypothèse est commode, puisqu'elle permet d'attribuer tout écart à une distribution aléatoire à des interactions spatiales. Elle n'est cependant pratiquement jamais vérifiée en écologie.

Deux types d'approches pour analyser des processus de points hétérogènes sont conseillées dans la revue récente de Wiegand et Moloney (2004). Les deux méthodes reposent à un moment donné sur l'idée d'identifier l'hétérogénéité spatiale de premier ordre à partir du semis de points (par exemple en lissant les variations de densité des points à l'aide de

fonctions kernels). Cette approche paraît insatisfaisante car elle suppose qu'il est possible de distinguer les variations de premier ordre (dues à l'hétérogénéité de l'environnement) et de second ordre (dues à l'interaction entre individus) d'après la simple observation du semis de points, et que les variations de densité observées ne traduisent que des structures de premier ordre. Lorsque l'environnement est hétérogène à petite échelle, les structures spatiales de premier ordre sont confondues avec les structures de second ordre recherchées. Dans ces conditions, la méthode proposée donne des résultats fortement biaisés, et n'est donc pas applicable pour des environnements hétérogènes à petite échelle. Les approches utilisées jusqu'à présent ne sont donc pas suffisamment fiables et générales pour répondre à la diversité des situations rencontrées en écologie.

3 Problématique et structure de la thèse

Nous avons montré ci dessus que la distribution spatiale des consommateurs est le résultat de processus divers et multi-échelles, incluant notamment la réponse « agrégative » aux ressources alimentaires disponibles, mais également une réponse aux contraintes environnementales (§1.2.1), ainsi qu'une composante comportementale et sociale (§1.2.2). Ces contraintes ont pour effet commun de provoquer des écarts entre la densité d'animaux observés et l'abondance locale des ressources dont ils dépendent, la plupart du temps dans le sens d'une sous-exploitation des habitats de meilleure qualité, et une surexploitation des plus pauvres.

Sauf cas particulier, il est en principe impossible à partir de la simple observation d'un patron de distribution, de distinguer les composantes environnementales et comportementales de la distribution. En effet, tout agrégat n'est détectable que par une variation locale de densité d'individus, qu'il résulte d'une réponse à l'hétérogénéité de l'environnement (utilisation des ressources) ou d'une attraction entre individus. Il est relativement aisé de distinguer ces deux composantes, attraction ou sélection de l'habitat, si l'une d'elle est parfaitement connue. Or, comme nous l'avons montré plus tôt, l'utilisation des ressources et les interactions interindividuelles interagissent largement. Hormis dans des cas exceptionnellement simples de sélection des ressources ou d'interactions spatiales (e.g. colonialité stricte ou espacement parfaitement régulier), il est par conséquent impossible d'estimer les deux composantes indépendamment.

Très peu d'études se sont jusqu'à présent attachées à analyser la contribution respective de l'environnement (habitat, ressources alimentaires) et des interactions sociales (spatiales) dans la distribution des individus. Cette lacune commence à être comblée dans les études de distribution spatiale à grande échelle, où l'arrivée des modèles autorégressifs et les modèles mixtes spatialisés permet de traiter l'autocorrélation spatiale pour des données d'abondance ou de présence/absence (Augustin, Muggleston, & Buckland 1996; Wu & Huffer 1997; Osborne, Alonso, & Bryant 2001; Knapp et al. 2003; Tognelli & Kelt 2004). En revanche, la prise en compte de l'hétérogénéité de l'environnement fait toujours défaut dans les études sur les interactions spatiales entre individus basées sur des processus de points. En écologie, les solutions proposées jusqu'à présent pour tester la présence d'interactions dans des cas particuliers d'hétérogénéité spatiale (Pélissier & Goreaud 2001; Wiegand & Moloney 2004) sont difficilement généralisables à l'ensemble des types d'hétérogénéité spatiale rencontrés dans la nature, et ne permettent pas de prédire la distribution des individus.

Partant de ce constat, nous proposons une approche générale cherchant à combler ces lacunes, c'est-à-dire qui permette de tester, modéliser et simuler les interactions spatiales entre individus, en présence de contraintes environnementales. Nous avons pour cela appliqué des méthodes récemment proposées pour l'analyse de processus de points non homogènes (Baddeley, Moller, & Waagepetersen 2000; Baddeley & Turner 2000), afin d'évaluer leur utilité en écologie.

Cette thèse se propose d'analyser les principales composantes de la distribution spatiale d'un prédateur, en particulier l'influence de l'habitat et des ressources alimentaires, ainsi que des interactions interindividuelles, en cherchant à déterminer comment ces effets structurent la distribution, et à quelle échelle spatiale.

Pour aborder ces problèmes complexes, il est utile de se placer dans un système relativement simple et dont on dispose de très bonnes connaissances *a priori*. Nous avons choisi le modèle du Busard cendré *Circus pygargus* dans les plaines agricoles de l'Ouest de la France. Cette espèce représente un modèle idéal pour cette étude, car :

- Le busard cendré est un rapace diurne qui niche au sol dans des milieux ouverts (e.g. champs de céréales). Il est facile à observer, ce qui permet la localisation systématique des nids,
- Il s'agit d'une espèce semi-coloniale avec un gradient allant d'individus solitaires à coloniaux (Arroyo 1995; Arroyo, Garcia, & Bretagnolle 2002), qui présente donc des interactions spatiales non triviales,
- C'est un prédateur spécialiste, dont la proie principale, le campagnol des champs *Microtus arvalis* est aisément quantifiable par des méthodes de piégeage,
- Des études antérieures fournissent de bonnes connaissances sur la biologie de cette espèce, notamment dans l'Ouest de la France. Elles concernent en particulier la dynamique de la population (Butet & Leroux 1993; Salamolard et al. 2000; Butet & Leroux 2001), le régime alimentaire (Salamolard et al. 2000; Millon et al. 2002), les réponses numérique et fonctionnelle aux variations d'abondance des proies (Salamolard et al. 2000), mais également les répercussions de ces fluctuations sur les traits d'histoire de vie,
- Les habitats des milieux agricoles intensifs sont très simples, constitués de parcelles de monocultures géométriques, et sont donc parmi les plus faciles à cartographier, classifier et quantifier.
- Des données sur la distribution des busards, des rongeurs et des habitats sont collectées depuis 1995 (1994 sur une zone restreinte) dans le cadre du programme dont fait partie cette étude.

Les mécanismes responsables des agrégats observés chez le busard cendré ne sont pas clairement identifiés. La proximité des nids améliore les défenses antiprédateurs chez cette espèce. En particulier, elle favorise la détection et augmente les taux d'attaques sur les prédateurs, par le recrutement des voisins et la coopération de plusieurs individus (Arroyo, Mougeot, & Bretagnolle 2001). Cependant, les bénéfices antiprédateurs peuvent être un sous-produit des agrégats, et n'en constituent pas nécessairement la cause. Les connaissances disponibles sur la distribution spatiale des busards cendrés proviennent d'études basées sur la méthode de la distance aux plus proches voisins. Cependant, cette approche classiquement utilisée en écologie animale ne permet pas d'estimer dans quelle mesure les variations de densité locale des oiseaux résultent d'attraction entre individus, ou simplement de contraintes environnementales, telles que la distribution des proies ou les contraintes d'habitat.

Dans la zone étudiée, la proie principale des busards (le campagnol des champs) subit des fluctuations interannuelles cycliques, alternant des phases de pullulation et de quasi-disparition. Le busard cendré montre une forte réponse numérique à ces variations (Butet & Leroux 1993; Salamolard et al. 2000). Cette réponse s'accompagne également de variations importantes de l'investissement et du succès reproducteurs (Butet & Leroux 1993; Salamolard et al. 2000; Butet & Leroux 2001; Arroyo, Cornulier, & Bretagnolle 2002). Si elle peut présenter des bénéfices, par exemple vis-à-vis des prédateurs, ou de l'utilisation de la ressource, la nidification en agrégats comporte également des coûts, comme la compétition

pour les ressources alimentaires ou l'augmentation des interactions agonistiques. Sous l'hypothèse d'une compétition intraspécifique, on peut prédire que la tendance à l'agrégation des prédateurs devrait disparaître lorsque la densité de proies est très faible. Nous avons donc étudié les variations de la sélection de l'habitat et de l'attraction interindividuelle en relation avec la disponibilité des proies.

Par ailleurs, dans une partie de son aire de distribution, le busard cendré vit en sympatrie avec le busard Saint Martin. Ces deux espèces sont morphologiquement et écologiquement jumelles. Comme le busard cendré, le Saint Martin niche dans les milieux ouverts tels que les champs de céréales, et sa proie principale est également le campagnol des champs. Les deux espèces sont connues pour interagir (Garcia & Arroyo 2002), et le chevauchement important des régimes alimentaires (Millon et al. 2002) suggère qu'elles entrent en compétition. La structure spatiale des populations est théoriquement un élément clé de la coexistence d'espèces en compétition, mais très peu d'éléments sont disponibles à ce sujet pour des vertébrés. La ségrégation spatiale peut s'exprimer notamment au travers d'une sélection différentielle de l'habitat (Arlettaz 1999), ou par la mise en place d'une territorialité interspécifique (Wiens 1989). Nous avons donc cherché à estimer la sélection de l'habitat pour chacune des deux espèces, et testé la présence d'interactions spatiales interspécifiques.

Après avoir présenté le **modèle** et la **zone d'étude (Chapitre II)**, le Chapitre III présente une méthode générale et multi-échelle pour **tester la présence d'interactions spatiales dans un environnement hétérogène**. Le patron de distribution des busards est contrasté à celui d'une espèce territoriale de la zone d'étude, la chouette chevêche *Athene noctua*, afin d'explorer systématiquement l'influence de l'hétérogénéité de l'environnement à petite et à grande échelle, en fonction du type de système social. Cette analyse met en évidence l'importance capitale de prendre en compte l'hétérogénéité de l'environnement à petite échelle dans les analyses d'interactions spatiales, alors que seules les variations à grande échelle étaient jusqu'à présent considérées.

Suite à cette phase exploratoire basée sur un jeu de variables environnementales réduit, il a paru nécessaire d'adopter une approche plus réaliste de la sélection de l'habitat, en intégrant notamment la disponibilité des proies et un jeu plus complet de variables d'habitat. Afin d'analyser la disponibilité des ressources pour le prédateur, le Chapitre IV analyse d'abord en détail les **variations spatiales et temporelles de l'abondance de la proie**, le campagnol des champs. Puis, le **Chapitre V** présente l'analyse principale de la thèse. A une approche classique de la sélection de l'habitat par sélection de modèles linéaires généralisés, est associée l'estimation des interactions spatiales afin d'estimer simultanément les **effets de la proie, du paysage et des interactions sociales sur le patron de distribution** du busard cendré. Ces modèles permettent également d'analyser les variations temporelles de la sélection de l'habitat et des interactions sociales.

Les approches présentées dans les chapitres précédent supposent que la distribution du busard cendré résulte des interactions entre un prédateur, sa proie et le paysage. Le **Chapitre VIII** cherche à mettre en évidence la présence d'**interactions interspécifiques** (attraction, répulsion) entre le busard cendré et son espèce jumelle, le busard Saint Martin. Nous proposons ici d'utiliser la méthode présentée au Chapitre VI pour mettre en évidence des interactions interspécifiques en prenant en considération les contraintes d'habitat et de système social propres à chaque espèce.

En conclusion, le Chapitre VII résume les progrès apportés à la connaissance d'un modèle d'étude, le busard cendré. Dans une seconde partie, les limitations et perspectives de ce type d'approche en écologie sont discutés, d'un point de vue méthodologique puis biologique.

Chapitre II. Matériel

1 Site d'étude

L'intégralité de ce travail est issu des données collectées sur une zone de plaine céréalière intensive du Sud des Deux-Sèvres (79) depuis 1994, et qui se poursuit actuellement. La surface de cette zone d'étude s'est progressivement agrandie, passant de 20 000 Ha en 1995 pour se stabiliser à 35 000 Ha depuis 1997. Cette zone est composée de trois grandes sous-parties (Figure II-1) séparées par des bandes de bocage, que le Busard cendré et les autres espèces de plaine fréquentent peu. L'étendue de la zone d'étude est circonscrite entre la forêt de Chizé au Sud, la zone péri-urbaine de Niort au Nord-Ouest ($46^{\circ} 10' N$, $0^{\circ} 20' W$), et d'autres bandes bocagères. D'autres étendues de plaine également favorables aux Busards sont par endroits reliés au site d'étude, mais nos observations montrent qu'elles ne sont pas ou peu utilisées par les Busards qui nichent sur notre secteur d'étude, qui peut donc être considéré comme une entité spatiale circonscrite et entière pour cette espèce.

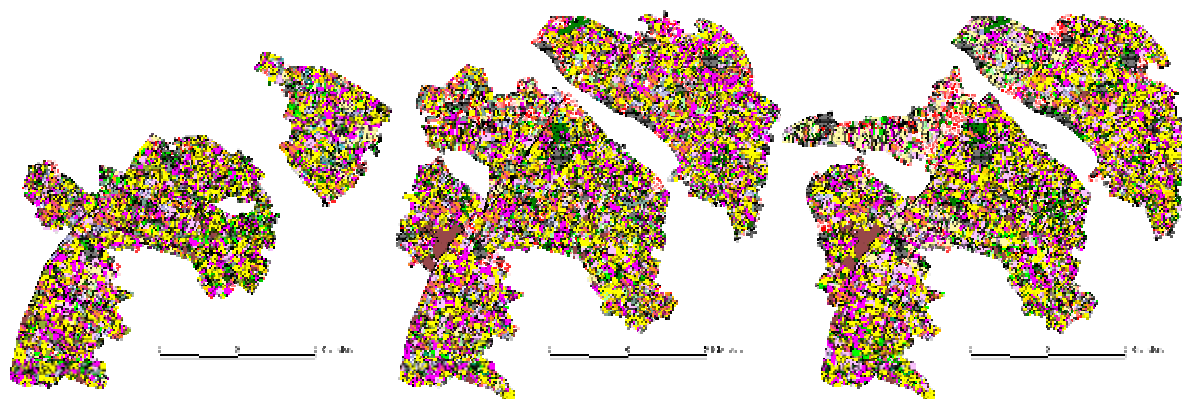


Figure II-1

Extensions successives de la zone d'étude. De gauche à droite : 1995, 1996, 1998. Les polygones représentent les parcelles agricoles, bois et villages.

Notre zone d'étude, située sur un plateau calcaire drainant, présente un paysage assez homogène : suite à d'importants remembrements et à l'intensification des pratiques culturales, il se compose à près de 95% de cultures, pour l'essentiel céréalières. Le linéaire de haies s'est considérablement réduit et fragmenté, se limitant aujourd'hui essentiellement aux périphéries des villages. Les villages sont régulièrement distribués, on trouve également sur l'ensemble du site quelques bosquets ou bois de petite taille (4 Ha en moyenne).

La zone d'étude comporte près de 11000 parcelles agricoles (en 1999). Afin de réaliser un suivi de l'évolution de l'assolement au cours des années, le parcellaire a été saisi et géoréférencé sous SIG (Système d'Information Géographique) en 1996 (coordonnées Lambert II, unité de distance : le mètre), initialement établi d'après des photos aériennes et des scènes satellites, puis corrigé par des observations de terrain (Salamolard 1998). Les parcelles agricoles, servant de base à la localisation des nids de busards, de leur zone de chasse, et de toute information collectée sur le terrain, ont été saisies individuellement et précisément dans le SIG (Figure II-1). Les zones boisées et bâties ont quant à elles été saisies par blocs, et différenciées du péri-bâti (jardins, vergers...) (Figure II-2).

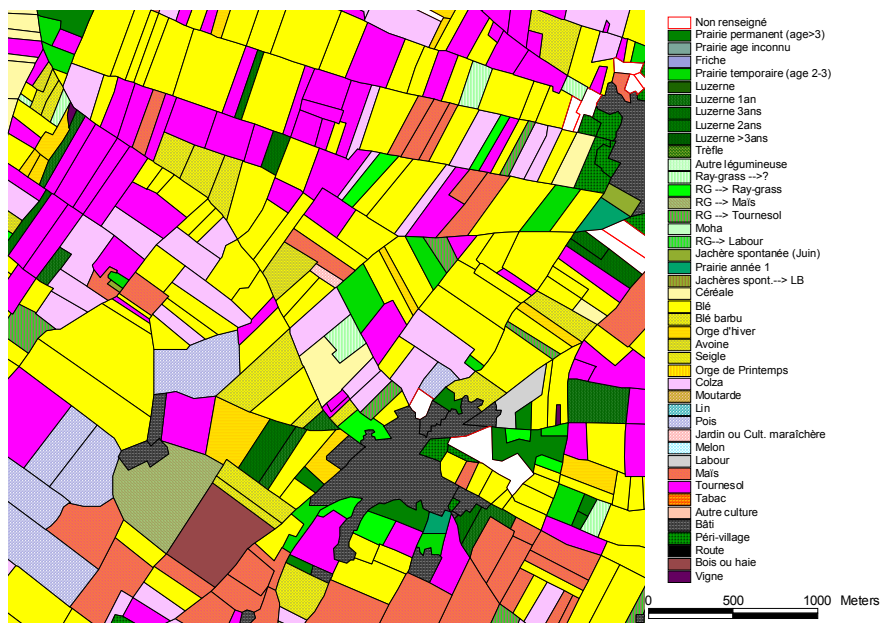


Figure II-2

Extrait de parcellaire agricole et occupation du sol correspondante en 1998.

Tableau II-1 Regroupement des types de cultures en catégories simplifiées

<i>Catégories initiales de cultures</i>	<i>Catégories génériques</i>	<i>Code utilisé</i>
Blé, Blé à barbes, Orge, Avoine, Seigle	Céréales	C
Labour, Maïs, Tournesol, Tabac	Cultures tardives à sol nu	Lb
Jachère, Friche, Prairie pâturée, Prairie de fauche, Luzerne, Trèfle	Cultures pérennes	P
Ray-grass, Moha	Prairies intensives	Rg
Colza, Moutarde	Cultures à fort recouvrement	Co
Pois	Pois	Po
Lin	Lin	Lin

L'assolement de l'ensemble de la zone d'étude est répertorié de manière exhaustive deux fois par an, afin de connaître la culture de chaque parcelle agricole. Ces deux passages se révèlent indispensables car il arrive fréquemment que deux cultures se succèdent sur la même parcelle au cours de la période d'étude (Avril à Août). De plus, certaines cultures comme le Maïs et le Tournesol ne sont identifiables que tardivement, et sont regroupées sous le label 'labour' lors du premier passage en Mai, pour ensuite être distinguées l'une de l'autre lors de l'assolement de Juillet. Au total, 44 catégories ont été utilisées pour renseigner l'occupation des sols, dont 39 pour les milieux agricoles. 5 autres catégories concernent les milieux peu ou pas utilisés par les busards : zones bâties, péri-bâti, autoroutes, boisements, et la dernière est la catégorie « non renseigné » (Figure II-2).

Afin de simplifier l'utilisation de ces données, nous avons procédé au regroupement des catégories de milieux agricoles en 7 catégories génériques (Tableau II-1). Ces regroupements ont été effectués sur les critères de la pratique culturale (variétés de céréales...) et de la phénologie de la végétation (vitesse de croissance des plantes), car ces

paramètres semblent importants au niveau de la dynamique des populations de rongeurs (Stenseth, 1987), mais aussi en fonction de l'accessibilité des proies pour les busards (faible pour le colza, élevée pour les cultures pérennes...).

2 Modèle d'étude

Le Busard cendré est un rapace diurne (Ordre des Accipitriiformes) de taille moyenne : 43 à 47cm de long, avec une envergure de 105 à 120cm (Arroyo, Garcia, & Bretagnolle 2004), qui présente plusieurs caractéristiques faisant de lui un modèle particulièrement intéressant à étudier parmi les rapaces diurnes. En effet, contrairement à la plupart des espèces de rapaces, cette espèce se reproduit en milieu ouvert (plaines céréalières intensives ou marais en France), à des densités relativement élevées (14 à 104 couples nicheurs par an sur notre zone d'étude, contre 0 à 47 couples de Busard saint martin *Circus cyaneus* par exemple), et qui de plus niche à même le sol, ce qui présente l'avantage de pouvoir suivre la reproduction de manière très précise.

Cette espèce est décrite comme étant non territoriale (Salamolard 1997;Salamolard 1998), car ses zones de chasse se chevauchent largement, mais est considérée comme semi-coloniale (Arroyo 1995;Arroyo, Garcia, & Bretagnolle 2004) car les oiseaux peuvent nicher isolément, ou en colonies plus ou moins lâches : Leroux & Bretagnolle (Leroux & Bretagnolle 1996) définissent arbitrairement comme colonie les nids séparés par moins de 500m.

Contrairement au Busard saint martin, qui est sédentaire sur la zone d'étude, le Busard cendré revient de son hivernage africain entre début Avril et Juin, la majorité des oiseaux étant présente sur les sites de reproduction vers la fin du mois de Mai. Dans notre zone, la ponte s'étale sur une période de trois mois, avec 95% des œufs pondus entre la fin Avril et la mi-Juin (date médiane de ponte : 12 Mai ; extrêmes : 11 Avril – 2 Juillet). La période de ponte est plus étalée lors des années de forte abondance de campagnols, et démarre plus tardivement les autres années (Arroyo, Garcia, & Bretagnolle 2004).

L'aire de distribution du Busard cendré est centrée sur l'Europe, et ses effectifs paraissent en diminution dans la plupart des pays européens et des départements français, malgré une relative stabilité des effectifs des deux plus grandes populations d'Europe (Espagne et France) depuis les années 80 (Krogulec & Leroux 1994;Arroyo 1995;Thiollay & Bretagnolle 2004). Ce rapace est ainsi classé dans la liste des espèces 'A surveiller' au niveau européen (Tucker & Heath 1994), et intégré au livre rouge des espèces menacées en France (Rocamora & Berthelot 1999). En Europe de l'Ouest, la disparition des zones humides herbacées, milieu originel de nidification du Busard cendré, constituerait une des principales causes de déclin de l'espèce (Arroyo 1995), accentuée par le fait que les habitats de substitution utilisés à présent pour la reproduction sont des cultures herbacées (prairies de fauche, céréales) (Clarke 1996;Krogulec & Leroux 1994) dont l'intensification récente constitue une menace importante pour l'espèce, avec une mortalité des poussins atteignant 80% dans certains sites.

Chaque année depuis 1994, les nids de busards sont systématiquement et intensivement recherchés sur toute la zone d'étude par des observateurs à temps plein sillonnant tous les chemins du site de manière répétitive, ou par des observations stationnaires de longue durée, afin de repérer et de suivre tout individu transportant une proie. Chaque nid a été localisé précisément dans la parcelle (puis reporté dans le SIG) en observant les passages de proies entre le mâle et la femelle qui couve et en suivant un alignement fait à la jumelle ou en en recoupant plusieurs. Cette recherche s'effectue de la fin Avril jusqu'à la fin Juillet, ce qui permet de localiser également les nids les plus tardifs ou difficiles à détecter. Chacun des nids a ensuite été visité à plusieurs reprises au cours de la saison de reproduction, pour noter le nombre d'œufs, les dates de ponte, puis relever les données de biométrie des poussins

jusqu'à l'envol (Arroyo, Leroux, & Bretagnolle 1998). Ce repérage précis des nids a également permis de protéger les nichées lors des travaux agricoles.



Figure II-3 Carte des nids de busard cendré, années 1995 – 2003.

Les nids sont représentés par des cercles. Les polygones représentent les contours de la zone d'étude utilisés pour les analyses.

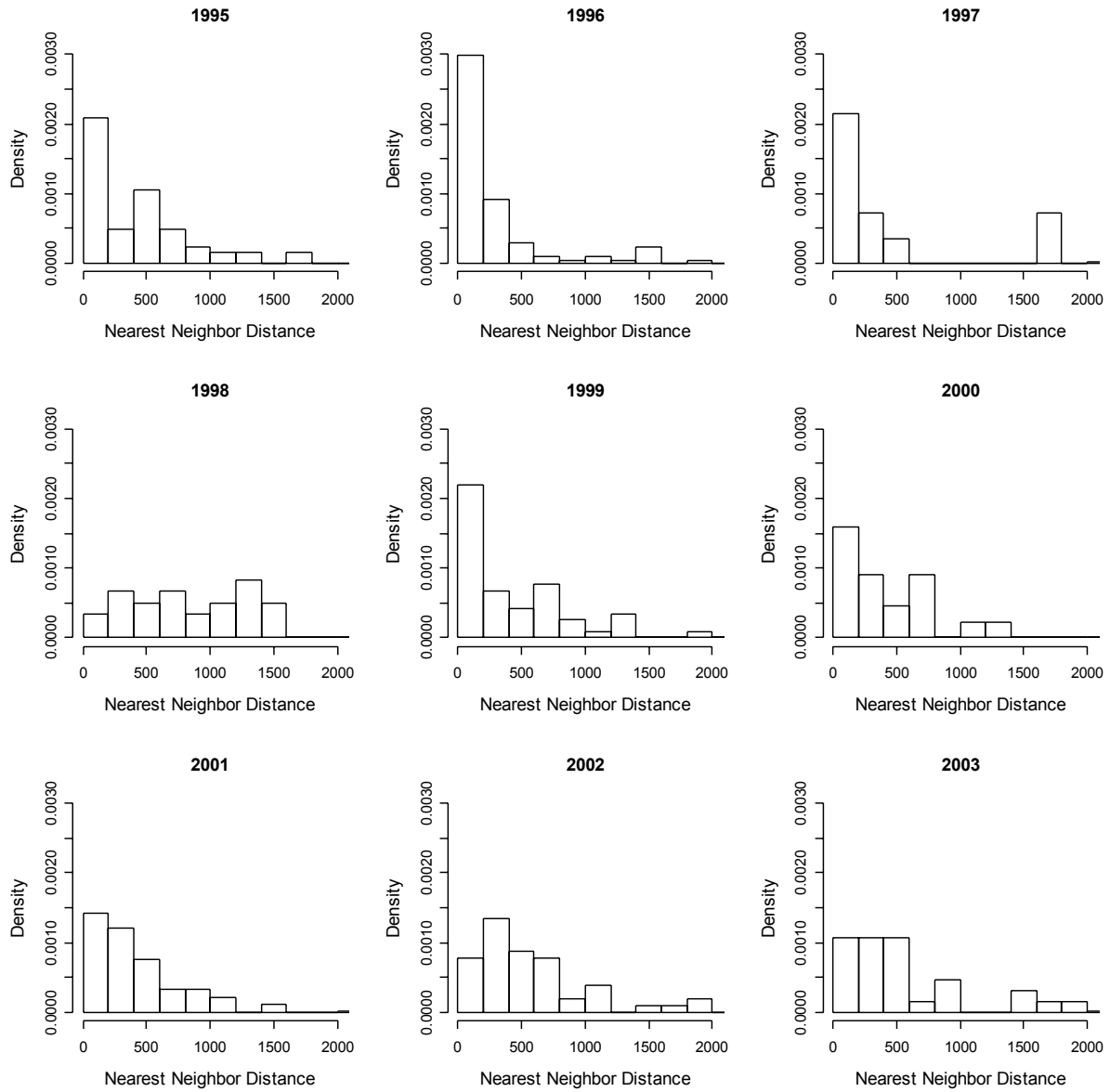


Figure II-4 Histogrammes des distances au plus proche voisin (NND) pour les busards cendrés, années 1995 – 2003.

L'axe des abscisses a été tronqué à 2000 m.

Chapitre III. Hétérogénéité de l'environnement et détection des interactions spatiales : agrégation, répulsion

Ce chapitre reprend l'article 1 (Annexe 1) "Assessing the influence of environmental heterogeneity on patterns of nest spacing: a case study with two raptors".

Thomas Cornulier, Vincent Bretagnolle.

Accepté avec quelques modifications dans *Ecography*.

Ce chapitre donne des détails sur les analyses qui ne sont pas inclus dans l'article faute d'espace. En particulier, l'estimation des effets de la distance aux zones bâties sur la densité d'oiseaux est présentée, ainsi que les figures de résultats complètes (une seule des deux années de données est présentée dans l'article).

1 Introduction

La nécessité de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale dans les analyses de processus ponctuels est bien connue et démontrée, notamment en écologie (Pélissier & Goreaud 2001; Wiegand & Moloney 2004). Cependant, comme nous l'avons démontré en introduction (Chapitre I.2.4), les méthodes proposées pour la prendre en compte sont très limitées et difficilement généralisables, voire peu fiables pour l'inférence des processus d'interaction. De plus, elles reposent implicitement sur l'assomption questionnable que l'hétérogénéité spatiale se traduit par des variations d'abondance à grande échelle, qui sont donc distinguables des structures d'interaction entre individus ayant lieu localement.

L'objectif de ce chapitre est double. Dans un premier temps, il s'agit de montrer qu'il est généralement possible de prendre en compte l'hétérogénéité de l'environnement dans les études d'interaction dans les processus de points en écologie, et que cette prise en compte ne se limite pas nécessairement à des cas simples. Nous illustrons cette affirmation par l'application d'une méthode intégrée et très générale, adaptée aux processus de points hétérogènes. Enfin, la perception des interactions spatiales est dépendante de l'hypothèse nulle posée sur l'existence d'hétérogénéité spatiale liée à des facteurs environnementaux. Nous cherchons par conséquent à montrer comment l'hétérogénéité spatiale à différentes échelles affecte notre perception des interactions spatiales, pour différents types de structure (e.g. inhibition, attraction). Pour cela, nous nous plaçons dans les cas idéaux d'une espèce territoriale (inhibition) et d'une espèce coloniale (attraction), dont les densités locales sont soumises à la fois à des variations à petite et à grande échelle. Nous explorons successivement chaque combinaison de système social (territorial ou colonial), et d'hétérogénéité spatiale (petite échelle, large échelle et combinaison des deux), afin de montrer les influences respectives de ces facteurs pour les types d'interactions les plus représentatifs. Enfin, nous comparons l'effet de la prise en compte de l'hétérogénéité spatiale sur la détection des patrons d'interaction.

2 Matériel et méthodes

2.1 Choix des espèces et zones d'étude

Le busard cendré est connu pour former des agrégats lâches, et fournit un modèle tout à fait indiqué pour représenter des interactions d'attraction. De plus, une étude préliminaire

avait montré un effet négatif des villages sur la densité de busards, indiquant un effet de l'hétérogénéité du paysage à petite échelle (Cornulier 2001, DEA, non publié). A l'opposé, une espèce présentant des interactions répulsives envers ses conspécifiques était nécessaire, qui soit également susceptible de présenter des variations d'abondance en réponse à l'hétérogénéité de l'environnement.

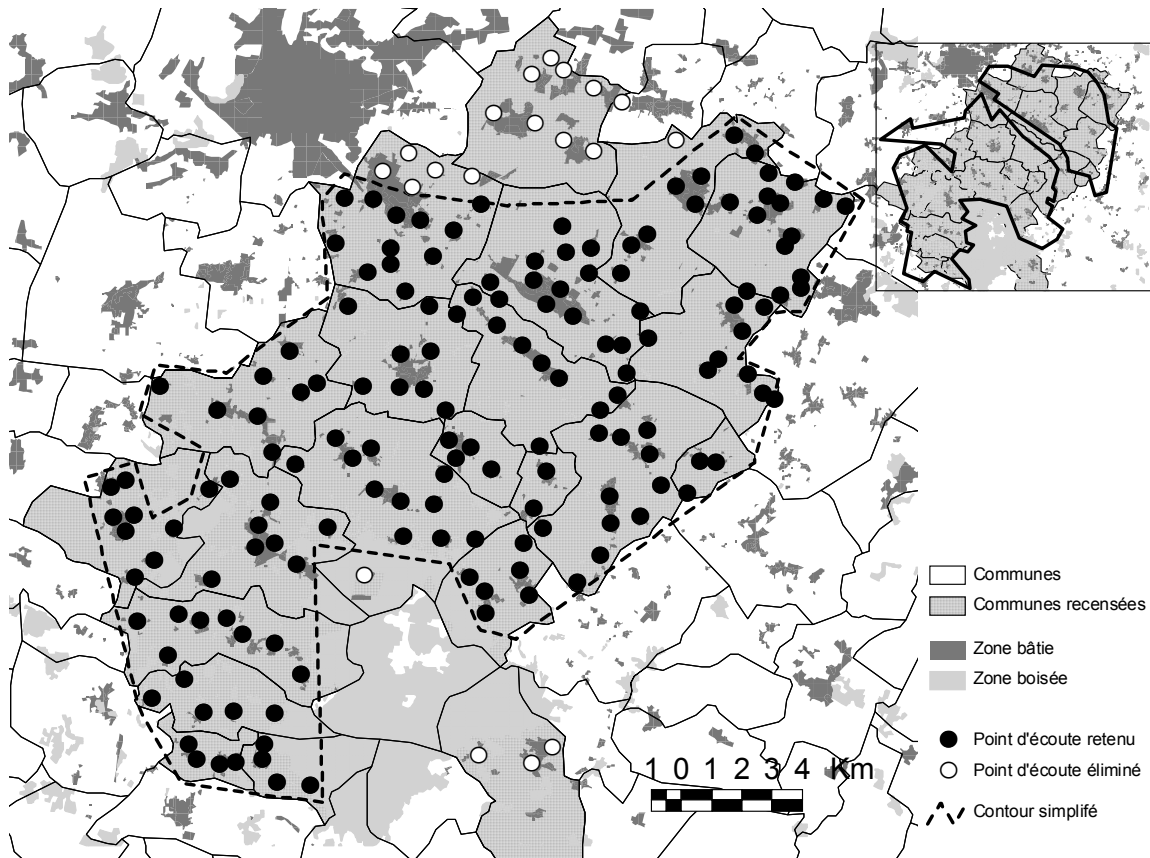


Figure III-1

Carte de la zone d'étude pour l'enquête « nocturnes » en 2001 et 2002. Les lignes continues représentent les communes, la trame grise représente les communes recensées lors de l'enquête (338 km²). Les points d'écoute retenus pour les analyses sont figurés par des cercles pleins, les cercles évidés représentent les points atypiques éliminés. La ligne pointillée représente le contour simplifié de la zone d'étude utilisé pour les analyses (305 km²). Encart : superposition de la zone d'étude pour l'enquête « nocturnes » (trame) et de la zone d'étude « busards » (contour noir).

La Chouette chevêche (*Athene noctua*, Fam. *Strigidae*) est un petit rapace nocturne (22 cm, 160g), sédentaire, territorial et monogame (Génot 1992;Exo 1992;Génot & van Nieuwenhuysse 2002). Dans notre secteur d'étude, elle fait l'objet de recensements annuels, et est connue pour avoir une distribution fortement influencée par les villages, son habitat de prédilection (Bretagnolle et al. 2001). Elle paraît donc un modèle adéquat pour contraster au cas du busard cendré.

L'activité de chant démarre fin février, et les accouplements ont lieu en mars-avril. Les pontes ont lieu de début avril à mi-mai, des pontes de remplacement pouvant être effectuées en juin (Exo 1992;Baudvin, Genot, & Muller 1991). C'est donc à ces périodes clé qu'ont lieu les recensements de Chouettes chevêches sur la zone d'étude. Le recensement s'appuie sur un réseau de 174 points d'écoute (Bretagnolle et al. 2001) avec repasse (Bretagnolle et al.

2001; Zuberogoitia & Campos 1998). Les points d'écoute sont identiques d'année en année. Ils sont placés de manière à couvrir l'ensemble des zones bâties de la zone d'étude, les autres habitats n'étant pas occupés par la chevêche dans cette zone (Bretagnolle et al. 2001). Chaque point est visité deux fois par an (en mars et en mai), afin de maximiser la probabilité de détection des oiseaux. Le contour de la zone d'étude est légèrement différent de celle utilisée pour les busards, cette enquête ayant lieu pour des raisons logistiques sur une base administrative, communale (Figure III-1).

La zone couverte est d'une superficie de 338 km². Cependant, nous avons décidé d'exclure certains points atypiques de l'analyse, soit parce qu'ils sont isolés (frange Sud), soit parce qu'ils appartiennent à des zones systématiquement délaissées par la chevêche, vraisemblablement à cause d'un habitat défavorable (paysages bocagers et de fonds de vallée dans la frange Nord). La zone finale retenue pour l'analyse est ainsi portée à 305 km², et comporte 155 points d'écoute (Figure III-1). A chaque point d'écoute et chaque passage (mars ou mai), l'observateur reporte sur fond de carte IGN la localisation des chanteurs et le type de réponse. L'unité statistique retenue pour l'analyse est la localisation d'un territoire de chevêche, estimée par la localisation du chanteur. La présence d'un couple ou d'un nid n'a pas été vérifiée sur le terrain. On considérera pour la présente analyse que les erreurs de localisation et le nombre de chanteurs non détectés sont négligeables (voir l'Annexe 1 pour la justification et la discussion des conséquences possibles).

2.1.1 Principe de l'approche

L'approche générale consiste à calculer la fonction K de Ripley (1981) sur des semis de points, afin de tester la présence d'interactions (attraction ou répulsion) entre points. Si λ est l'intensité (estimée par la densité) du processus de points, alors $\lambda K(r)$ est le nombre de voisins attendu dans un rayon r de tout point du processus. La valeur attendue de $K(r)$ sous l'hypothèse d'une distribution aléatoire (pas d'interactions) est πr^2 . Les valeurs de $K(r)$ supérieures à πr^2 indiquent une tendance à l'agrégation, les valeurs inférieures une tendance à la régularité. Cette fonction n'est valide que sous l'hypothèse de stationnarité de premier ordre, c'est-à-dire si l'intensité du processus est homogène dans l'espace (il n'y a pas de variation systématique de la densité des points).

Nous avons comparé les résultats obtenus par la fonction de Ripley standard avec ceux obtenus en prenant en compte l'hétérogénéité de l'environnement à petite ou à grande échelle. Dans un premier temps, l'hétérogénéité des abondances est modélisée en fonction des variables environnementales choisies (Figure III-2, étape I). Nous suivons pour cela la procédure proposée par Berman et Turner (1992) et Baddeley et Turner (2000) pour modéliser des processus de points à l'aide de GLM log-linéaires Poissonniens. A partir de ces modèles, l'intensité du processus est prédite sur l'ensemble de la zone d'étude en fonction des covariables choisies (Figure III-2, étape II). Cette surface prédite représente notre hypothèse nulle d'hétérogénéité spatiale, pour un jeu de covariables donné. Enfin (Figure III-2, étape III), nous utilisons la fonction K_{inhom} , (1.1) une extension de la fonction K de Ripley (Baddeley, Moller, & Waagepetersen 2000) qui prend en compte l'intensité locale du processus à l'emplacement de chaque point selon l'hypothèse nulle.

$$\hat{K}_{inhom}(t) = \frac{1}{|W|} \sum_{y_i \in Y \cap W} \sum_{y_j \in Y \cap W \setminus \{y_i\}} \frac{w_{y_i, y_j} 1(\|y_i - y_j\| \leq t)}{\lambda(y_i) \lambda(y_j)} \quad (1.1)$$

avec t la distance, $|W|$ l'aire de la zone d'étude, Y est le processus de points, w_{y_i, y_j} est un facteur de correction des effets de bordure (Ripley 1981; Baddeley, Moller, & Waagepetersen 2000), et $\lambda(y_i)$ et $\lambda(y_j)$ les intensités estimées aux points y_i et y_j du semis de points (voir Baddeley, Moller, & Waagepetersen 2000 pour plus de détails).

En pratique, toutes les figures présentées seront basées sur la fonction $L_{inhom}(r)-r = (K_{inhom}(r)/\pi)^{1/2}-r$, une transformée de la fonction K qui est plus simple à interpréter car centrée sur 0 et non πr^2 .

L'effet de l'hétérogénéité de l'environnement a été modélisé à petite échelle à travers la distance au plus proche village. Afin de donner plus de souplesse au modèle, nous avons transformé la variable distance en introduisant un seuil de distance au-delà duquel le village n'a plus d'effet sur la densité (cas du busard), ou en deçà duquel l'effet de la distance est constant (cas de la chouette). L'estimation de ce seuil dans chaque cas a été obtenue par la construction de profils de vraisemblance des modèles en fonction des différentes valeurs de seuil. Enfin, pour simplifier la démarche, les variations à grande échelle ont été modélisées à travers des surfaces de tendance polynomiales de degré réduit (limité arbitrairement à deux).

Afin d'estimer la robustesse des résultats, les analyses ont été répétées sur deux années prises arbitrairement, sans tirage aléatoire mais également sans examen préliminaire des données.

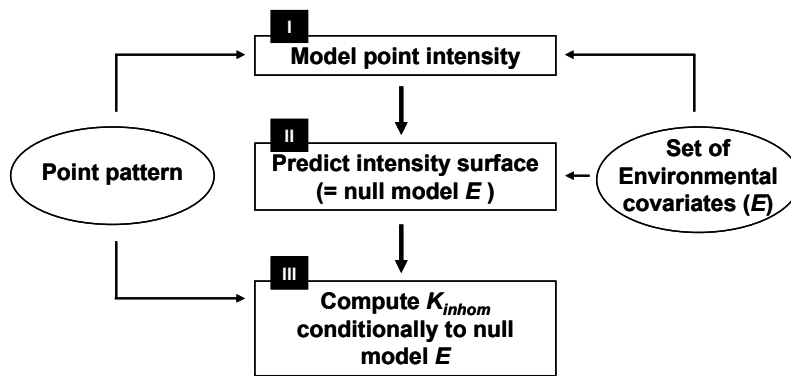


Figure III-2

Diagramme de l'approche utilisée pour l'analyse. Les ellipses contiennent les données disponibles; les rectangles indiquent les trois étapes clé de l'analyse. Pour chaque jeu de données (Busard / Chevêche) et chaque jeu de variables environnementales (E), les étapes I à III sont répétées. Dans notre analyse, nous explorons successivement les hypothèses nulles $E1$) stationnarité ; $E2$) hétérogénéité à grande échelle (surface de tendance) ; $E3$) hétérogénéité à petite échelle (effet village) ; $E4$) hétérogénéité à petite et à grande échelle (surface de tendance plus effet village).

3 Résultats

3.1 Variations de densité des oiseaux

Les deux espèces, busard cendré et chouette chevêche, présentent des variations d'abondance significatives à grande et à petite échelle, comme en témoignent l'effet de la distance aux villages et les surfaces de tendances. Peu de chevêches ont été entendues à distance des villages (Figure III-3) et toujours à moins de 450 m (excepté un individu à 750 m). La probabilité de rencontrer une chevêche décroît rapidement avec la distance, sans effet seuil (Tableau III-1 ; Figure III-4). A l'opposé, les busards cendrés montrent une aversion pour les villages qui décroît rapidement avec la distance, et n'est plus sensible au-delà de 600 à 750 m (Tableau III-1 ; Figure III-5).

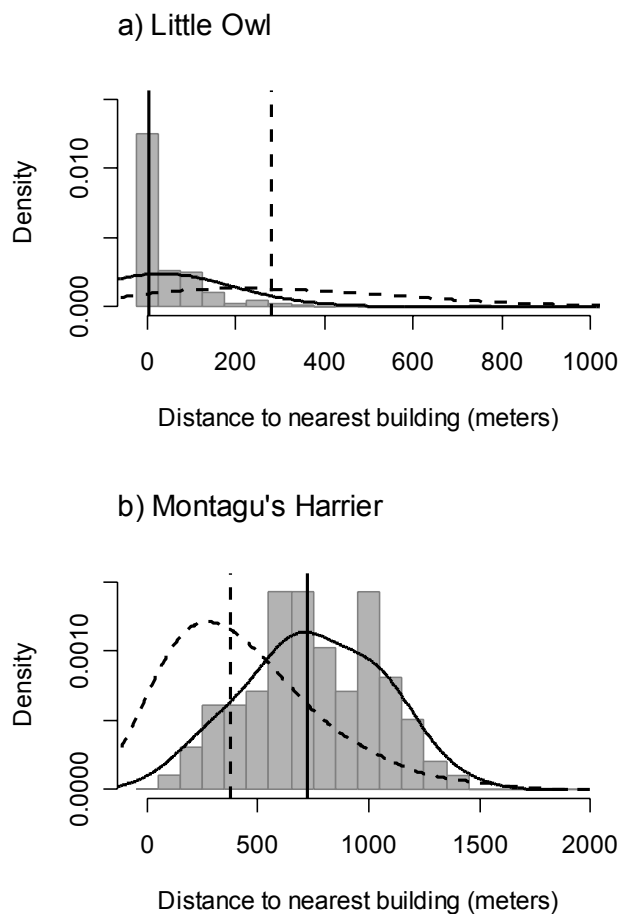


Figure III-3

Distribution des territoires de chouette Chevêche (a) et des nids de Busard cendré (b) par rapport aux zones bâties. En gris sont représentées les fréquences (densité de probabilité) des distances aux plus proches bordures de zones bâties. Les données de 2001 et 2002 sont cumulées. Pour la chevêche, une distance égale à zéro a été assignée pour les points situés à l'intérieur d'une zone bâtie. Les lignes noires verticales représentent la médiane de la distribution pour les oiseaux (continu) et pour 20 000 points tirés aléatoirement sur la zone d'étude (tirets). Les courbes représentent un lissage de ces distributions (oiseaux en continu et points aléatoires en tirets) par un kernel avec fonction gaussienne et une largeur de bande de 150m. Les distributions des distances aux villages pour les points aléatoires diffèrent entre espèces car les points situés dans des milieux strictement évités par chaque espèce ont été exclus (dans les zones boisées pour les deux espèces, ainsi qu'à l'intérieur des villages pour le busard)

Tableau III-1

Sélection des modèles de variations spatiales d'abondance pour la chouette Chevêche et le Busard cendré. La comparaison se base sur l'AIC (Akaike Information Criterium). La valeur de probabilité associée au test LRT (Likelihood Ratio Test – test du rapport de vraisemblance) est également donnée. La paire de modèles comparés par LRT est précisée entre parenthèses, en se référant au numéro du modèle (#). « Trend N » signifie qu'un polynôme de degré N a été utilisé sur les coordonnées géographiques pour modéliser les tendances à grande échelle. « Distance » se rapporte à la distance par rapport à la plus proche zone bâtie, et « Distance X » indique une transformée de la variable distance en appliquant une limite supérieure de X m. Tous les modèles comportent un intercept (« Constant »), omis pour la lisibilité du tableau.

Data set	(#)	Model	AIC	p-value	
Little owl (Chevêche) 2001	(1)	Constant	2617.2	-	
	(2)	Trend1	2613.8	0.024	(2 vs. 1)
	(3)	Trend2	2610.9	0.032	(3 vs. 2)
	(4)	Distance	2453.7	<0.0001	(4 vs. 1)
	(5)	Trend2 + Distance	2439.8	<0.0001	(5 vs. 4)
Little owl (Chevêche) 2002	(1)	Constant	2586.9	-	
	(2)	Trend1	2586.3	0.098	(2 vs. 1)
	(3)	Trend2	2586.0	0.054	(3 vs. 1)
	(4)	Distance	2412.5	<0.0001	(4 vs. 1)
	(5)	Trend2 + Distance	2404.1	0.0025	(5 vs. 4)
Montagu's Harrier (Busard cendré) 2001	(1)	Constant	1548.1	-	
	(2)	Trend1	1544.8	0.026	(2 vs. 1)
	(3)	Trend2	1540.3	0.015	(3 vs. 2)
	(4)	Distance	1499.4	<0.0001	(4 vs. 1)
	(5)	Distance720	1477.4	<0.0001	(5 vs. 4)
	(6)	Trend2 + Distance720	1476.0	0.045	(6 vs. 5)
Montagu's Harrier (Busard cendré) 2002	(1)	Constant	1737.0	-	
	(2)	Trend1	1729.8	0.0036	(2 vs. 1)
	(3)	Trend2	1726.4	0.024	(3 vs. 2)
	(4)	Distance	1710.2	<0.0001	(4 vs. 1)
	(5)	Distance640	1703.7	0.0035	(5 vs. 4)
	(6)	Trend2 + Distance640	1694.9	0.0021	(6 vs. 5)

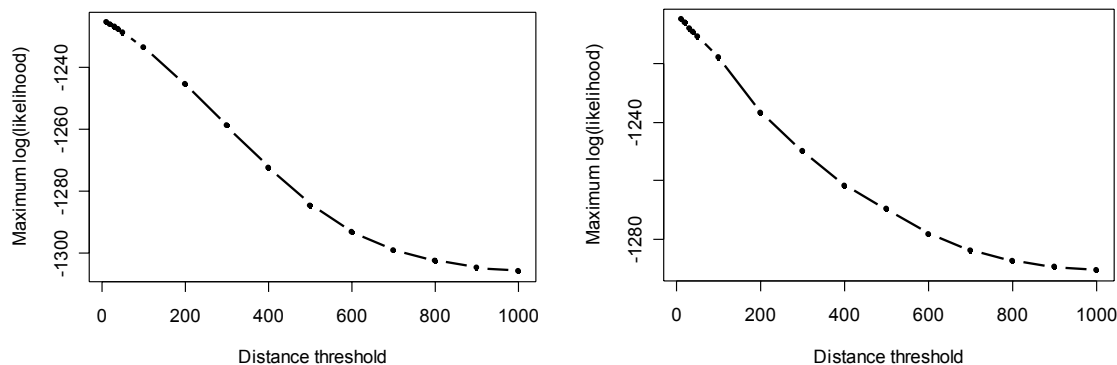


Figure III-4

Profils de maximum de vraisemblance pour les modèles de distance aux zones bâties (Chouette Chevêche). A gauche : année 2001, à droite : 2002. Le maximum de vraisemblance du modèle (« Maximum log(likelihood) ») est représenté en fonction du seuil de distance utilisé pour transformer la variable « Distance » originale. Ici, l'effet de la distance aux villages était supposé constant jusqu'à la valeur seuil, puis log-linéaire au-delà (voir Méthodes, § 2.2.2). Le meilleur modèle est obtenu pour les deux années à une valeur seuil de 0 m, équivalente à la variable « Distance » non transformée.

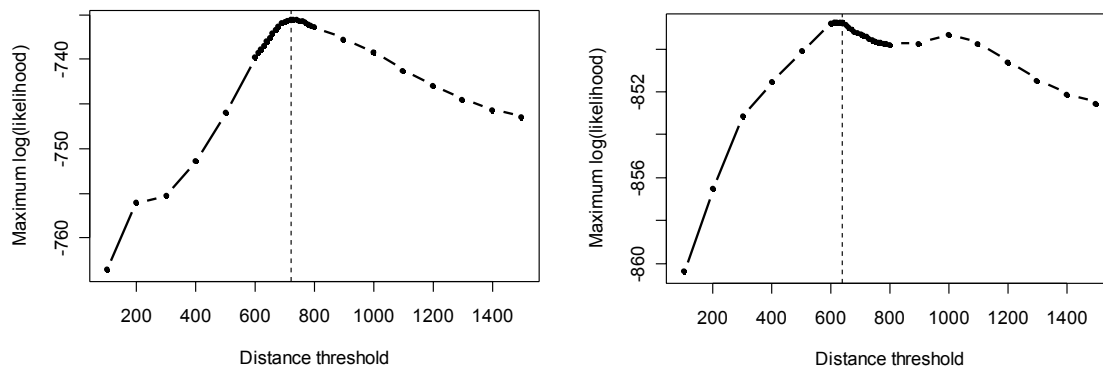


Figure III-5

Profils de maximum de vraisemblance pour les modèles de distance aux zones bâties (Busard cendré). A gauche : année 2001, à droite : 2002. Le maximum de vraisemblance du modèle (“Maximum log(likelihood)”) est représenté en fonction du seuil de distance utilisé pour transformer la variable “Distance” originale. Ici, l’effet de la distance aux villages était supposé log-linéaire jusqu’à la valeur seuil, puis constant au-delà (voir Méthodes, § 2.2.2). Le trait tireté indique la valeur du seuil donnant le meilleur modèle (2001 : 720 m ; 2002 : 640 m).

3.2 Interactions spatiales

La fonction L_{inhom} a été calculée pour chaque hypothèse nulle proposée : E1) pas d’effet de l’environnement ; E2) tendance à grande échelle seule ; E3) effet village seul ; E4) effet combiné de la tendance et des villages. Les résultats sont remarquablement comparables entre les deux années étudiées (résumés dans le Tableau III-2), malgré une distribution des oiseaux assez différente localement.

Dans le cas de la chevêche, la prise en compte des variations d’abondance à grande échelle réduit légèrement l’interaction estimée à grande échelle, sans conséquence sur les résultats car celle-ci reste non significative (Figure III-6). En revanche, l’agrégation initialement constatée vers 500 m (350 – 750 m) disparaît lorsqu’on prend en compte les variations d’abondance dues à la présence des villages. Enfin, l’inhibition à l’échelle des territoires (c. 150 m) est peu affectée (la distance d’évitement s’allonge quelque peu en 2002 sous les hypothèses E3 et E4).

Dans le cas des busards, l’agrégation à grande échelle initialement constatée tend à diminuer (voire devient non significative) lorsque les tendances à grande échelle sont considérées (Figure III-7). En revanche, les interactions d’attraction détectées à petite et moyenne échelle sont peu affectées par le choix de l’hypothèse nulle.

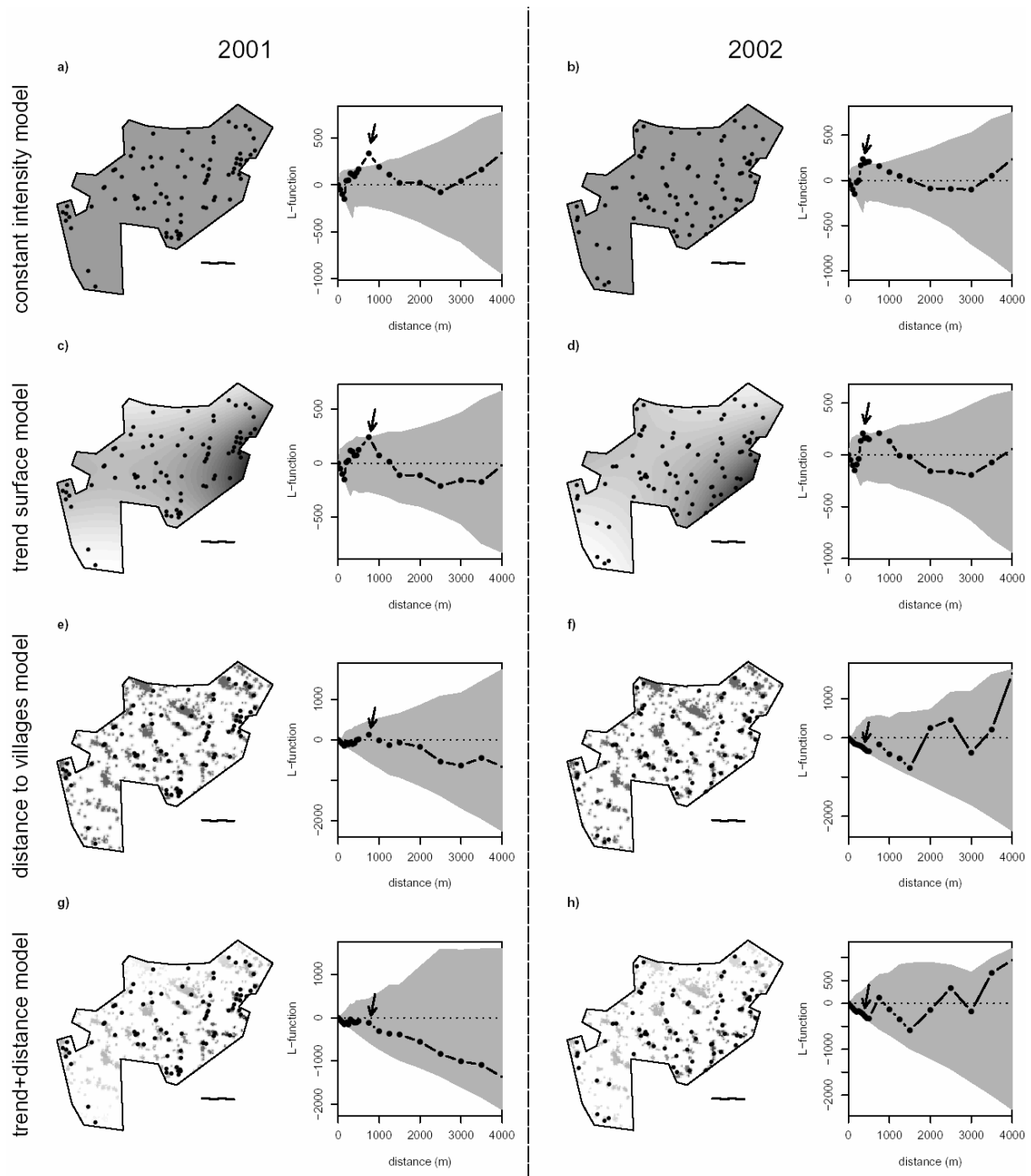


Figure III-6

Carte des localisations de territoires de Chouette Chevêche (points noirs) et fonctions L_{inhom} (« L-fonction ») correspondantes (à droite en vis-à-vis). Double colonne de gauche : année 2001 ; double colonne de droite : année 2002. Les niveaux de gris sur les cartes représentent l'intensité du processus de points prédite selon le modèle choisi (échelle de couleurs relative). L'échelle en bas à droite de chaque carte représente 4 km. La fonction L_{inhom} est figurée par une ligne épaisse, chaque valeur estimée étant distinguée par un point. La zone grisée uniforme représente l'intervalle de confiance à 95% autour des simulations de points aléatoires conditionnellement à chaque modèle nul. Les modèles nuls présentés sont identiques ceux de la Figure III-2: **a) et b)** modèle *E1*, intensité constante (stationnarité) ; **c) et d)** modèle *E2*, hétérogénéité à grande échelle (surface de tendance) ; **e) et f)** modèle *E3*, hétérogénéité à petite échelle (effet village) ; **g) et h)** modèle *E4*, hétérogénéité à petite et à grande échelle (surface de tendance plus effet village). Les flèches indiquent les principaux changements intervenant dans la fonction en passant d'un modèle nul à l'autre.

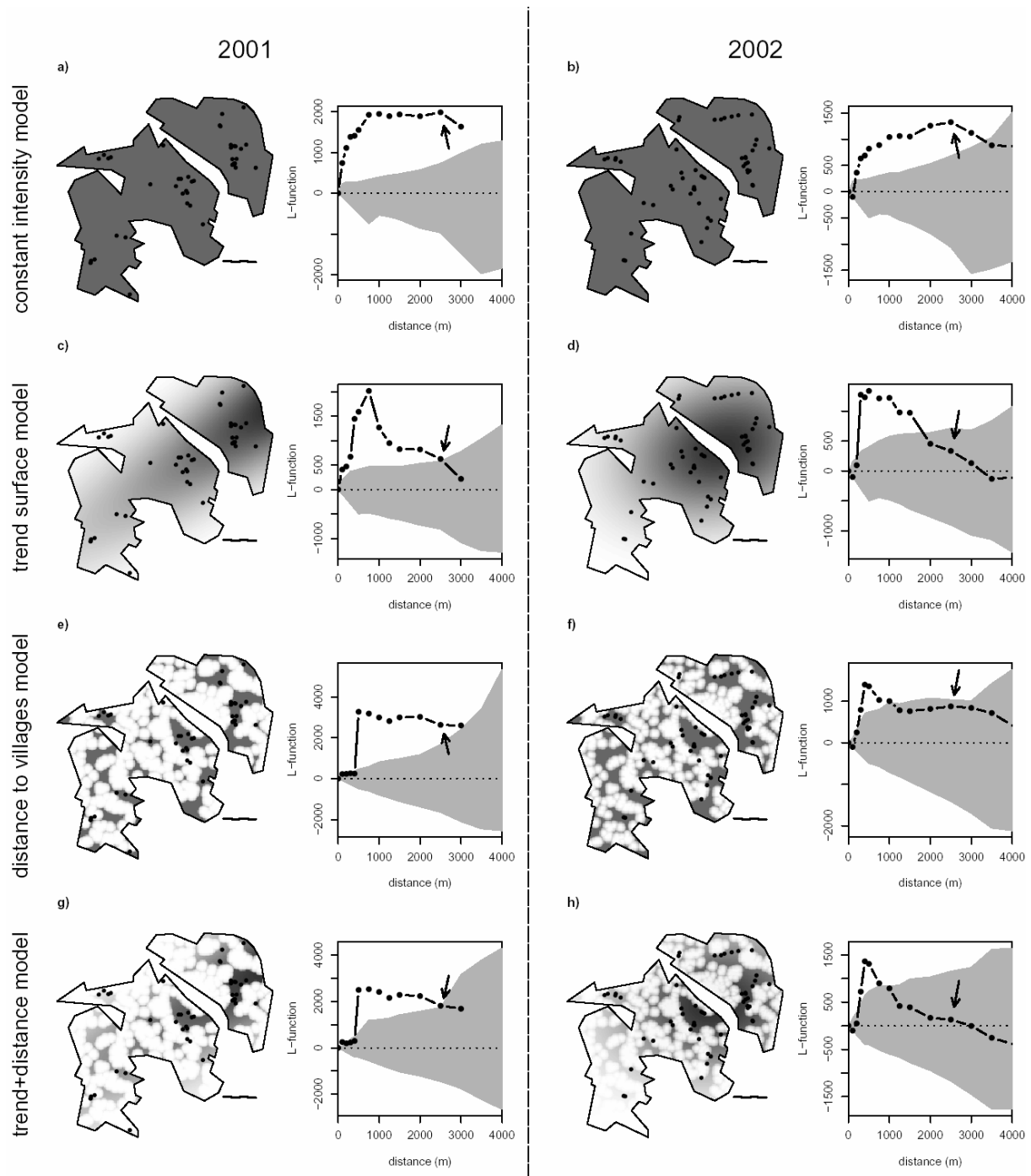


Figure III-7

Carte des localisations des nids de Busard cendré (points noirs) et fonctions Linhom (« L-fonction ») correspondantes (à droite en vis-à-vis). Double colonne de gauche : année 2001 ; double colonne de droite : année 2002. Les niveaux de gris sur les cartes représentent l'intensité du processus de points prédite selon le modèle choisi (échelle de couleurs relative). L'échelle en bas à droite de chaque carte représente 4 km. La fonction L_{inhom} est figurée par une ligne épaisse, chaque valeur estimée étant distinguée par un point. La zone grisée uniforme représente l'intervalle de confiance à 95% autour des simulations de points aléatoires conditionnellement à chaque modèle nul. Les modèles nuls présentés sont identiques ceux de la Figure III-2: a) et b) modèle *E1*, intensité constante (stationnarité) ; c) et d) modèle *E2*, hétérogénéité à grande échelle (surface de tendance) ; e) et f) modèle *E3*, hétérogénéité à petite échelle (effet village) ; g) et h) modèle *E4*, hétérogénéité à petite et à grande échelle (surface de tendance plus effet village). Les flèches indiquent les principaux changements intervenant dans la fonction en passant d'un modèle nul à l'autre.

Tableau III-2

Synthèse de l'influence du modèle nul d'hétérogénéité spatiale sur le type d'interaction détecté, en fonction de l'échelle spatiale et du système social. "Small scale" se réfère à des échelles de l'ordre de c. 0-400 m; "Medium" à c. 400-1000 m; "Large" à 1500 m et plus. "I" indique "Inhibition" (régularité de l'espacement), "R" à "Random" (pas différent d'une distribution aléatoire), "A" à "Agrégé" et "A+" à "fortement Agrégé". Ces symboles, séparés par "/" indiquent une succession de plusieurs types d'interactions à l'échelle considérée. Les caractères gras signalent une différence par rapport au patron trouvé sous l'hypothèse de stationnarité (*E1*, « Constant », surligné en gris pâle).

SPECIES	NULL MODEL	2001			2002		
		Small scale	Medium scale	Large scale	Small scale	Medium scale	Large scale
Little owl (Chevêche)	<i>(E₁)</i> Constant	I	A	R	I	A	R
	<i>(E₂)</i> Broad Trend	I	A	R	I	A	R
	<i>(E₃)</i> Distance to villages	I	R	R	I	R	R
	<i>(E₄)</i> Trend + Distance	I	R	R	I	R	R
Montagu's Harrier (Busard cendré)	<i>(E₁)</i> Constant	A	A+	A+	I/R	A+	A+
	<i>(E₂)</i> Broad Trend	A	A+	A/R	I/R	A+	R
	<i>(E₃)</i> Distance to villages	A	A+	A+	I/R	A+	R
	<i>(E₄)</i> Trend + Distance	A	A+	A/R	I/R	A+	R

4 Conclusions

Le busard cendré et la chouette chevêche affichent des variations d'abondance à large échelle traduites par des surfaces de tendances significatives. Les deux espèces sont également affectées par des variations de densité à petite échelle qui peuvent être attribuées (respectivement) à l'évitement ou à l'attraction pour les zones bâties. Dans le cas de la chevêche, si l'attraction envers les villages est aisément expliquée par les habitats favorables qu'elle y trouve, la tendance à grande échelle est en revanche plus difficile à expliquer. Il conviendrait afin d'en déterminer les causes d'évaluer l'effet d'autres paramètres d'habitat potentiellement influents, tels que la présence de prédateurs, de prairies ou le degré d'urbanisation. Ainsi, l'âge (architectural) des zones bâties pourrait être important, le bâti récent ne fournissant que peu de cavités de nidification par rapport au traditionnel, de même que la disponibilité en zones d'alimentation aux abords du bâti, les lotissements modernes étant là encore moins riches que les villages anciens (activités agricoles, élevages, jardins, vergers...). Enfin, la présence d'infrastructures routières développées, source de mortalité chez la chevêche (obs. pers.), est également susceptible d'expliquer des densités localement plus faibles. Concernant le Busard cendré, une analyse et une discussion plus détaillées de l'effet des facteurs environnementaux sur la distribution sont présentées au Chapitre V.

L'ignorance des variations d'abondance à grande échelle produit logiquement une surestimation de l'agrégation à grande échelle, mais qui peut aussi avoir des conséquences à petite échelle (Figure III-6 a-d). Les effets de l'hétérogénéité à petite échelle sont cependant moins systématiques. Il est donc délicat de généraliser à partir de ces quelques cas, mais une conséquence de ces résultats est que l'hétérogénéité spatiale a potentiellement un effet quelle que soit l'échelle considérée et le type d'interaction. Par conséquent, l'analyse des interactions spatiales ne peut qu'être améliorée par la prise en compte de l'hétérogénéité. Cependant, elle est également limitée par la capacité du biologiste à décrire les causes de variation d'abondance. De manière absolue, il n'est pas possible de prouver que le patron d'interaction observé n'est pas le résultat d'une variable externe inconnue (Keitt et al. 2002). En pratique, il semble toutefois acceptable de procéder à ces analyses lorsqu'une bonne connaissance du système étudié est disponible. On rejoint en cela les conclusions de nombreuses études en écologie spatiale, selon lesquelles les résultats des analyses sont

fortement conditionnels aux connaissances préalables du système (Real & McElhany 1996; Jolles et al. 2002).

Chapitre IV. Variations spatio-temporelles d'abondance de la proie, le Campagnol des champs *Microtus arvalis*

1 Introduction

Dans l'Ouest de la France, le busard cendré est un prédateur spécialiste du campagnol des champs *Microtus arvalis*, dont l'abondance est soumise à d'importantes fluctuations interannuelles (Butet & Leroux 1993). Ces fluctuations génèrent une forte réponse numérique du busard cendré, sans délai temporel (Salamolard et al. 2000), et suggèrent la possibilité d'une réponse aux variations spatiales des campagnols. Dans le cadre de cette thèse, l'analyse de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des campagnols est donc une étape indispensable pour estimer l'effet des proies sur la distribution des prédateurs spécialistes comme les busards.

Un des aspects les mieux étudiés de l'écologie des rongeurs est leur dynamique des populations, qui présente une variabilité considérable entre espèces (Ostfeld 1988; Kendall, Prendergast, & Bjornstad 1998; Ranta et al. 1997) ou entre populations (Hansson, Jedrzejewska, & Jedrzejewski 2000; Klemola et al. 2002; Stenseth, Bjornstad, & Saitoh 1996; Turchin & Hanski 1997), avec des dynamiques pouvant être saisonnières (Oksanen et al. 1999; Hansson, Jedrzejewska, & Jedrzejewski 2000), chaotiques (Turchin & Ellner 2000), stables ou cycliques (Stenseth, Bjornstad, & Saitoh 1996). Les mécanismes à l'origine des cycles pluriannuels observés, générés par des processus densité-dépendants avec retard (*delayed density-dependence*) sont encore actuellement l'objet d'un nombre considérable de recherches. Trois hypothèses principales semblent émerger : les effets maternels, les effets de la nourriture ou ceux des prédateurs spécialistes sont chacun capables de générer de tels cycles (Turchin & Hanski 2001; Inchausti & Ginzburg 1998), la dernière étant préférée pour les cycles scandinaves. Pour pouvoir générer des oscillations périodiques, ces prédateurs doivent répondre numériquement aux abondances de rongeurs avec un temps de retard. Ce type de prédation existe principalement chez les prédateurs spécialistes sédentaires, tels que la belette *Mustela nivalis* ou l'hermine *Mustela erminea*, alors que des prédateurs généralistes sédentaires ou spécialistes nomades auraient un effet stabilisant sur la dynamique (Lambin, Petty, & Mackinnon 2000; Turchin & Hanski 2001; Klemola et al. 2002).

Une autre caractéristique de la dynamique des populations de rongeurs est leur propension à fluctuer de manière synchrone sur de grandes distances (Bjornstad, Stenseth, & Saitoh 1999). Cette propriété [partagée avec d'autres taxa (Cattadori et al. 1999; Ims, Yoccoz, & Hagen 2004; Koenig 1999)] devient pratiquement règle dans les dynamiques cycliques, aussi bien dans les modèles théoriques (Bjornstad 2000; Bjornstad, Ims, & Lambin 1999; Kendall et al. 2000) que dans la nature (Steen, Ims, & Sonerud 1996; Ims & Steen 1990). La relation entre cyclicité et synchronisme est forte mais n'est pas particulièrement claire (Bjornstad 2000). L'idée ancienne selon laquelle les processus responsables des deux phénomènes étaient identiques a été démentie par Moran (Moran 1953). Celui-ci a montré que des populations ayant une structure de densité-dépendance commune peuvent être synchronisées par des événements densité-indépendants autocorrélés à large échelle, comme les fluctuations climatiques (Hudson & Cattadori 1999; Benton, Lapsley, & Beckerman 2001; Koenig 2002). Outre l'effet Moran, deux facteurs principaux, la dispersion et les prédateurs nomades (*Regional Synchrony Hypothesis*) ont été proposés pour expliquer le synchronisme à des échelles plus modestes, de quelques dizaines de km (Ydenberg

1987;Steen 1995;Steen, Ims, & Sonerud 1996;Bjornstad, Stenseth, & Saitoh 1999;Ims & Andreassen 2000).

Contrairement à la dynamique des populations, la distribution spatiale des rongeurs est assez mal connue. La plupart des études menées à ce sujet font référence au synchronisme à grande échelle, toujours dans le cadre de la dynamique des population, ou bien à l'analyse des *patterns* de mouvement entre patches d'habitats plus ou moins fragmentés, dans une perspective de dynamique des (méta)populations ou de conservation (Diffendorfer, Gaines, & Holt 1995;Mangel 2000). Les informations concernant la distribution spatiale des abondances à des échelles pertinentes pour les prédateurs sont donc rares, ou concernent des milieux relativement stables.

Une étude récente (Bretagnolle *et al.* in prep.) indique que de réels cycles de populations de campagnols existent également dans les systèmes agricoles intensifs. Une étude sur le campagnol des champs *Microtus arvalis* montre cependant que les pratiques agricoles ont un effet considérable sur les populations (Jacob 2003). En particulier, le labour détruit la quasi-totalité de la population, et, ainsi que d'autres pratiques comme la fauche, tend à limiter la dispersion. Dans certains systèmes peu intensifs, l'effet des pratiques agricoles n'est pas mentionné (Huitu, Norrdahl, & Korpimaki 2004), mais il est difficile de savoir d'après l'article s'il était faible ou juste ignoré dans l'étude. Dans les systèmes agricoles où la surface labourée annuellement dépasse les 90%, l'impact de ces pratiques sur la cyclicité le synchronisme et la distribution spatiale des populations est mal connu. Un modèle récent de Hanski (2001) comporte un effet saisonnier sur la dynamique qui paraît expliquer une part d'irrégularité dans les cycles. Cependant, aucune étude théorique, à notre connaissance, ne prédit l'effet d'évènements de mortalité catastrophiques, saisonniers, et vraisemblablement densité-indépendants comme les pratiques agricoles, sur la cyclicité. D'autre part, l'hétérogénéité des habitats tend à limiter la dispersion (Petty et al. 2000), de même que les pratiques agricoles comme la fauche ou le labour (Jacob 2003), et sont susceptibles d'affecter le synchronisme.

Des études suggèrent que la proportion de milieux permanents (prairies) a un effet sur le type de dynamique de plusieurs espèces, dont *Microtus arvalis* (Raoul et al. 2001), même si la relation est peut-être indirecte dans ce système, à travers les communautés de prédateurs des différents milieux. Butet et Leroux (2001) constatent par ailleurs une corrélation négative entre l'amplitude des cycles de *Microtus arvalis* dans les marais de l'Ouest de la France et l'intensification de l'agriculture (conversion de prairies naturelles en céréales). En milieu agricole intensif, les patches d'habitats peu perturbés, tels que les cultures fourragères à rotation pluriannuelle pourraient avoir un effet important (e.g. refuge) dans la dynamique générale, et devraient donc structurer la distribution des campagnols.

Les pratiques agricoles et la mosaïque des milieux fournissent un cadre quasi-expérimental pour étudier la dynamique des populations de campagnols. Mais les difficultés à formuler des prédictions précises en appellent dans un premier temps à une meilleure connaissance descriptive du fonctionnement du système, notamment des variations d'abondance des campagnols. L'analyse de la distribution des campagnols, originellement dans le but d'évaluer les abondances de proies disponibles pour les busards, nous donne l'opportunité de décrire plus en détail la structure et les dépendances spatiales ou temporelles de ces populations, et de les confronter aux connaissances actuelles sur la dynamique des populations de rongeurs.

2 Protocole d'échantillonnage

Plusieurs espèces de Rongeurs et Insectivores sont présentes sur la zone d'étude, principalement le Campagnol des champs *Microtus arvalis*, le Mulot sylvestre *Apodemus*

sylvaticus et la Musaraigne musette *Crocidura russula* (Salamolard et al. 2000). Un plan d'échantillonnage bi-annuel a été mis en place depuis 1994 pour suivre les fluctuations d'abondances du Campagnol des champs, proie principale du Busard cendré. La première session de piégeage a lieu chaque année fin avril, période de formation des couples chez les busards et de choix du site de nidification, et la seconde session à la fin juin / début juillet, ce qui correspond à la fin de l'élevage des poussins.

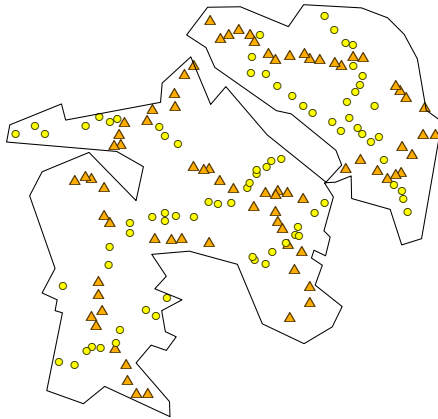


Figure IV-1

Exemple de répartition de l'effort d'échantillonnage : sessions de piégeage de 1999. Les cercles représentent les lignes de pièges d'Avril ; les triangles celles de Juin.

Afin d'obtenir un échantillonnage représentatif des différents types de cultures rencontrés dans la zone d'étude et des variations dans l'espace, tout en étant rapidement conductible sur une grande étendue, il a été choisi d'effectuer un échantillonnage systématique stratifié par secteur (la zone d'étude a été arbitrairement subdivisée en secteurs de taille comparable : 6 en 1995, 8 par la suite). Dans chaque secteur, deux diagonales plus ou moins perpendiculaires ont été définies, étant contraintes par la position des routes. Pour la session de piégeage d'avril, une diagonale est tirée au hasard sur chacun des 6 à 8 secteurs (pour la session suivante, la seconde diagonale est utilisée) (Figure IV-1). Sur cette diagonale, 10 parcelles (12 jusqu'en 1997) de piégeage sont régulièrement réparties selon la disponibilité des cultures, en garantissant une proportion de 50 % de cultures annuelles (céréales, tournesol, pois, colza) et 50 % de cultures fourragères (prairie, luzerne, ray-grass) (Figure IV-2). Chaque parcelle est piégée pendant 24h, l'ensemble des piégeages d'une session se répartissant sur environ une semaine.

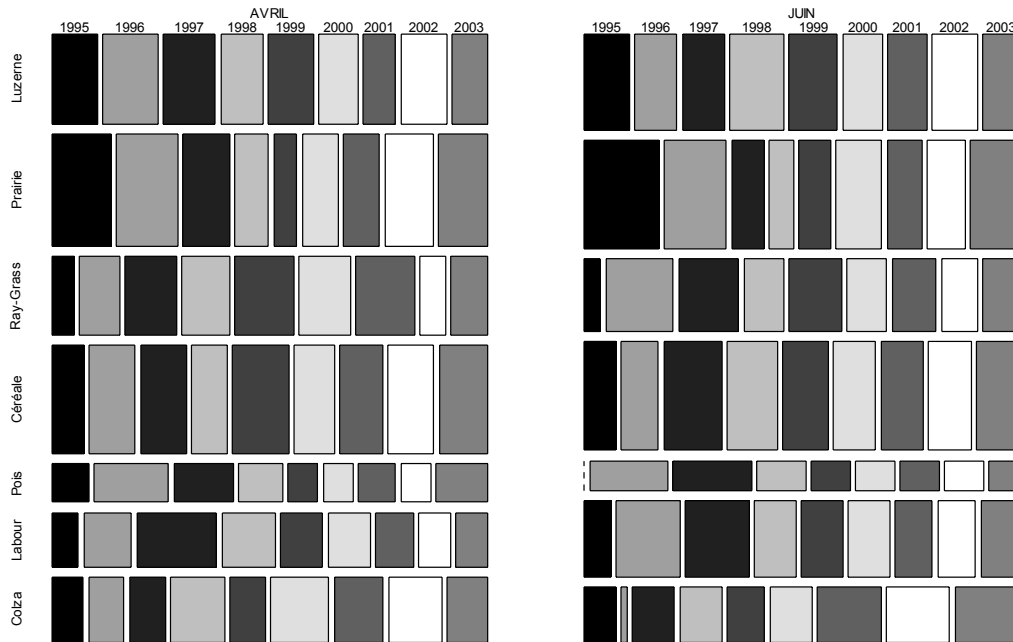


Figure IV-2

Graphe mosaïque des données de piégeage de micromammifères. La surface de chaque zone est proportionnelle au nombre de données dans chaque catégorie. Chaque année est signalée par un niveau de gris différent.

La technique adoptée pour évaluer l'abondance des campagnols est celle mise au point et standardisée par Spitz (Spitz et al. 1974) dans les polders céréaliers de la Baie de l'Aiguillon (c.60 km de notre site d'étude). Le dispositif de base consiste en une ligne de 51 pièges à trappe (une seule capture possible) disposés tous les 2 mètres dans une même parcelle (la ligne mesure 100 m au total), à partir du bord de la parcelle. Sont notés les pièges trouvés vides mais fermés (notés "VF"), ou les pièges non opérationnels car mal posés, dérangés ou détruits par accident pendant les 24h de piégeage. Chaque ligne de pièges est positionnée sur le SIG dans la parcelle correspondante.

3 Analyse générale des variations d'abondances de campagnols

3.1 Méthode

Les variations d'abondance de campagnols sont analysées à l'aide de modèles linéaires généralisés (GLMs). Notre unité d'analyse est la ligne de piège, correspondant à une seule parcelle donnée. L'abondance est estimée directement par le taux de capture par piège (modèle logistique) ou par ligne de piège (e.g. modèle Poissonien, negative binomial...). Nous supposons que cet estimateur est linéaire (proportionnel à la densité réelle), bien que cette assumption n'a pas pu être validée sur le terrain. Parmi les 51 pièges que comporte théoriquement une ligne, tous ne sont pas nécessairement opérationnels (Figure IV-3a, b). Les

pièges hors service car mal posés ou défectueux sont notés et retirés de l'analyse. De même, certains pièges sont trouvés fermés mais vides lors de la relève, sans savoir depuis combien de temps ils sont inopérants. Par expérience de terrain, ceci correspond en général à des pièges mal posés ou ultrasensibles, déclenchés intempestivement, e.g. par le vent ou la pluie. Nous les avons considérés comme indisponibles sur toute la durée du piégeage. A l'inverse, les pièges occupés par d'autres espèces que *M. arvalis* ont été considérés comme à demi disponibles, en supposant que la probabilité de capture était constante sur la durée du piégeage. Le modèle de piège utilisé (une seule capture possible par piège), nous place dans le cas typique d'une distribution binomiale à n tirages, où n est le nombre de pièges par ligne. Il semble donc pertinent d'utiliser une régression logistique, avec une variable réponse sous la forme d'une matrice à deux colonnes comprenant le nombre de succès (colonne 1) et le nombre d'échecs (colonne 2, soit « nombre de pièges opérationnels » moins « nombre de captures de *Microtus arvalis* » ; dans certaines implémentations logicielles, la colonne 2 contient le nombre d'essais). De plus, cette approche permet de prendre en compte le nombre de pièges non opérationnels le cas échéant, bien que celui-ci soit généralement faible (Figure IV-3).

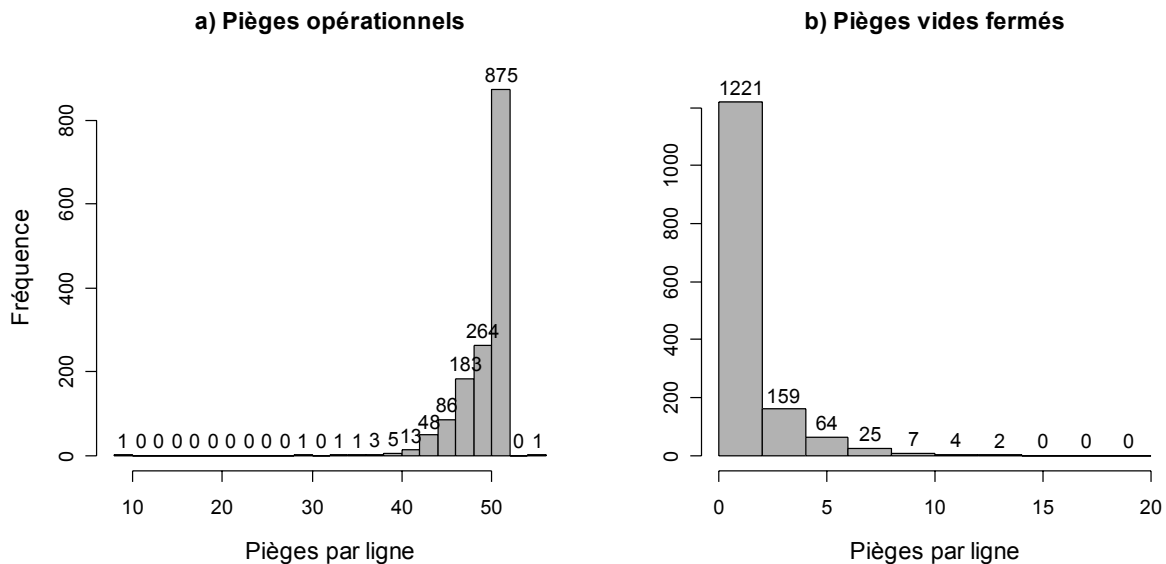


Figure IV-3

Histogrammes du nombre de pièges opérationnels par ligne de pièges (a) et du nombre de pièges non opérationnels car fermés mais vides (b). Une ligne comporte théoriquement 51 pièges.

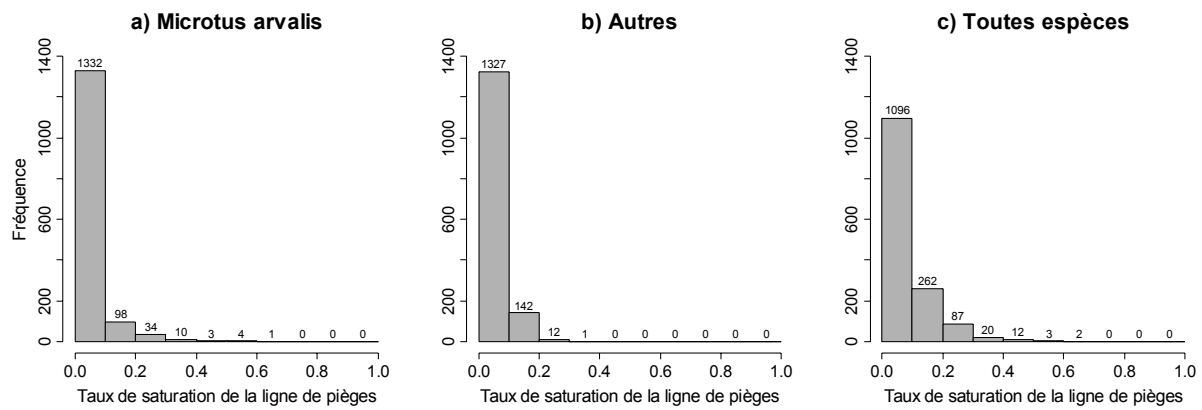


Figure IV-4

Histogrammes du taux de saturation des lignes de pièges, par a) *Microtus arvalis*; b) espèces autres que *Microtus arvalis*; c) toutes espèces confondues. Le taux de saturation est calculé à partir du nombre de captures rapporté au nombre de pièges opérationnels, sans ajustement pour le nombre de pièges neutralisés par une catégorie autre que celle considérée.

Une assomption forte du modèle logistique est que la variance est binomiale, soit $np(1-p)$, avec n = nombre de tirages et p = probabilité de succès. En pratique, on observe fréquemment une sur-dispersion des erreurs par rapport à la variance binomiale nominale, notamment dans le cas de populations agrégées (McCullagh & Nelder 1989). Cette assomption est relâchée en utilisant un modèle quasi-binomial, où l'éventuelle sur- ou sous-dispersion des erreurs est estimée et prise en compte dans les tests (Venables & Ripley 2002). Cependant, les probabilités de capture par piège réalisées sont extrêmement faibles, avec une moyenne annuelle allant de 0.004 à 0.099. Or, les modèles logistiques peuvent souffrir de problèmes lorsque les probabilités prédites sont extrêmement proches de 0 ou de 1 (Venables & Ripley 2002). En particulier, l'erreur standard des coefficients est alors sous-estimée et la probabilité associée biaisée. Il peut donc être plus satisfaisant de modéliser le nombre de captures par ligne de pièges plutôt que la probabilité de capture. Ce type d'approche comporte également des inconvénients, notamment, le fait que le nombre (fini) de pièges disponibles n'est pas considéré. En pratique, ce dernier point ne devrait pas être un problème majeur puisqu'une ligne de piège n'a jamais été saturée effectivement (Figure IV-4). En fait, dans ces conditions (probabilité de capture faible et nombre de pièges élevé), la loi binomiale tend vers une loi de Poisson. Dans le cas de distributions agrégées, la loi de Poisson, comme la binomiale, n'est pas adaptée. Une loi négative-binomiale permet de s'affranchir de ce problème (Crawley 2003). La formulation mécaniste de la négative binomiale est cependant moins conforme aux données que la loi binomiale (classiquement : nombre d'échecs x nécessaire avant d'obtenir un nombre n prédéterminé de succès). Chacune des approches envisagées (estimation des probabilités de capture vs. nombres de captures) comporte donc certains inconvénients. Ne connaissant pas *a priori* le meilleur modèle pour nos données, les deux approches ont été testées et comparées. Dans le modèle négative binomial, le problème des pièges non opérationnels a été traité en incluant le $\log(\ll \text{nombre de pièges disponibles} \gg)$ divisé par 51, le nombre théorique de pièges par ligne) en offset (variable dont le coefficient est contraint à 1) dans le modèle (Crawley 2003).

Les variables prises en compte pour expliquer les variations d'abondance des campagnols sont résumées dans le Tableau IV-1. Elles comprennent principalement des variables temporelles (année, mois), et d'habitat : type de culture, diversité des habitats, distance aux parcelles à rotation pluriannuelle (2-3 ans) ou permanentes (4 ans et plus). Les variables quantitatives ont été centrées et réduites afin d'obtenir des coefficients standardisés,

permettant de comparer la taille respective des effets. La sélection du meilleur modèle a été réalisée manuellement par une procédure pas à pas (stepwise forward). Les variables significatives ont été ajoutées séquentiellement, par ordre d'importance, en se basant sur l'AIC (Akaike Information Criterium) des modèles. Une différence d'AIC entre deux modèles successifs supérieure ou égale à 2 a été retenue comme critère de sélection (Burnham & Anderson 1998). Pour les modèles quasi-binomiaux, l'AIC n'étant pas défini (Venables & Ripley 2002), la sélection a été réalisée à partir de l'analyse de déviance de chaque modèle.

Tableau IV-1

Variables explicatives de l'abondance de campagnols.

Variable	Signification	Type
year	année (9 niveaux : 1995 à 2003)	facteur
yrtype2	année (2 niveaux: Low= crash + croissance; High= pic)	facteur
yrtype3	année (3 niveaux: Crash, Croissance, Pic)	facteur
session	session (2 niveaux: Avril, Juin)	facteur
crop	type de culture (7 niveaux)	facteur
mowed	fauche (parcelle juste fauchée ou non)	logique
pasture	pâturage (parcelle pâturée ou non)	logique
ht	hauteur de végétation	numérique
dnP	distance à la plus proche parcelle de Prairie	numérique
dnLz	distance à la plus proche parcelle de Luzerne	numérique
dnTmp	distance à la plus proche parcelle à rotation pluriannuelle	numérique
dnPrm	distance à la plus proche parcelle de culture permanente	numérique
dnPTmp	distance à la plus proche Prairie pluriannuelle	numérique
dnPPrm	distance à la plus proche Prairie permanente	numérique
dnCo	distance à la plus proche parcelle de Colza	numérique
dnWood	distance à la plus proche parcelle de Bois	numérique
dnVil	distance à la plus proche parcelle de Bâti	numérique
prop.per500	proportion de cultures pérennes dans un rayon de 500m	numérique
prop.per1000	proportion de cultures pérennes dans un rayon de 1000m	numérique
parcel.nb500	nombre de parcelles dans un rayon de 500m	numérique
parcel.nb1000	nombre de parcelles dans un rayon de 1000m	numérique

3.2 Résultats

Les modèles quasi-binomial et negative-binomial donnent des résultats similaires pour les effets principaux. En revanche, le modèle quasi-binomial intègre un plus grand nombre de variables significatives, y compris de nombreuses interactions de deuxième ordre entre variables (Tableau IV-2), dont certaines douteuses d'un point de vue biologique. Il s'agit notamment des interactions type de culture * distance au plus proche village, hauteur de végétation * distance au plus proche village ou bois, distance au plus proche bois * distance à la plus proche Luzerne... Enfin, l'examen des résidus du modèle indique une forte surdispersion, qui se traduit également au niveau du paramètre de dispersion estimé à 2.2 (la valeur attendue en l'absence de sur- ou sous-dispersion est 1). Il est possible que la surdispersion des résidus soit trop importante ou mal résumée par ce paramètre, et donne ce modèle de validité suspecte et probablement surparamétré.

Tableau IV-2

Analyse de déviance du modèle quasi-binomial final. Crop : Type de culture ; height : hauteur de végétation ; session : Avril vs. Juin ; D. nearest Wood / Village / Lz : Distance au plus proche bois / village / parcelle de Luzerne. «A * B» signifie interaction entre A et B ; « Df » : degrés de liberté.

Term	Df	Deviance	Residual DF	Residual Dev.	F	Pr(>F)
Null model			1424	6385.2		
year	8	2266.9	1416	4118.3	1.32E+02	2.20E-16
crop	6	443.6	1410	3674.7	3.44E+01	2.20E-16
session	1	131.1	1409	3543.6	6.10E+01	1.18E-14
height	1	222.6	1408	3321	1.03E+02	2.20E-16
dnVil	1	31.4	1407	3289.6	1.46E+01	0.0001395
dnLz	1	27.7	1406	3261.9	1.29E+01	0.000345
dnWood	1	33.9	1405	3228	1.58E+01	7.57E-05
dnPPrm	1	16.6	1404	3211.4	7.73E+00	0.0055026
pasture	1	12.7	1403	3198.7	5.91E+00	1.52E-02
year*crop	48	228.1	1355	2970.6	2.21E+00	5.60E-06
year*session	8	65.6	1347	2904.9	3.8138	1.93E-04
crop*session	6	143.5	1341	2761.4	1.11E+01	3.97E-12
crop*height	6	46.1	1335	2715.3	3.5755	0.0016126
crop*dnVil	6	44.1	1329	2671.2	3.4136	0.0023947
session*height	1	21.1	1328	2650.2	9.80E+00	0.0017873
height*dnVil	1	14.3	1327	2635.9	6.65E+00	0.0100144
year*dnLz	8	50.9	1319	2584.9	2.96E+00	0.0027554
crop*pasture	1	12.1	1318	2572.8	5.62E+00	0.017854
dnLz*dnWood	1	9.9	1317	2563	4.5855	3.24E-02
crop*dnWood	6	41	1311	2522	3.18E+00	0.0042539
height*dnWood	1	19.3	1310	2502.6	8.99E+00	0.002769

Le modèle negative-binomial donne un nombre de variables significatives plus réduit, dont toutes apparaissent crédibles. La surdispersion estimée par le paramètre theta de la loi negative-binomiale est de 1.44, et les résidus du modèle sont très proches de la normalité, sans surdispersion manifeste. Le modèle traduit un effet prédominant des variations temporelles d'abondance de campagnols (Tableau IV-3, Figure IV-5 a et b), en accord avec les cycles tri-annuels de la population. Pour une même phase de cycle, les abondances de campagnols diffèrent notablement, ce qui explique probablement que les variables regroupant les années par type de phase du cycle (2 ou 3 catégories, Tableau IV-1) n'aient pas été sélectionnées. Enfin, Un accroissement des densités est sensible d'Avril à Juin, mais seulement lors des années pic (Figure IV-5 b). On note également un effet important du type de culture, qui varie également en fonction des années (Tableau IV-3). Là encore, bien que corrélé aux phases du cycle, cet effet est mieux décrit sur une base annuelle. Les densités maximales de campagnols en phase de pic se trouvent en règle générale dans les céréales, ray-grass, luzerne et colza (dans un ordre variable selon les pics), alors que ce sont plutôt la luzerne et le ray-grass qui hébergent les plus fortes concentrations en phases de crash et de croissance (Figure IV-6). La hauteur de la végétation a un effet positif sur le taux de capture, mais différent en fonction des cultures. L'effet est plus marqué dans le trio des cultures fourragères : Luzerne, Ray-grass, Prairie (Figure IV-7), et ce indépendamment de la phase du cycle ou de l'année (Tableau IV-3). Enfin, un effet faible mais significativement positif de la distance aux bois et villages est détecté, les deux variables ayant des coefficients standardisés identiques (0.123 ± 0.036 s.e. et 0.124 ± 0.035 s.e., respectivement).

Tableau IV-3

Analyse de déviance du modèle Negative-binomial final. Crop : Type de culture ; height : hauteur de végétation ; session : Avril vs. Juin ; D. nearest Wood / Village : Distance au plus proche bois / village. «A * B» signifie interaction entre A et B ; « Df » : degrés de liberté.

Term	Df	Deviance	Residual Df	Residual Dev.	P(> Chi)
Null model			1424	2770.43	
year	8	1003.82	1416	1766.61	2.24E-211
crop	6	170.37	1410	1596.25	3.76E-34
height	1	94.14	1409	1502.11	2.95E-22
session	1	32.68	1408	1469.43	1.09E-08
dnWood	1	12.85	1407	1456.58	3.37E-04
dnVil	1	11.59	1406	1444.99	6.64E-04
Year * crop	48	101.6	1358	1343.38	1.02E-05
Year * session	8	35.44	1350	1307.94	2.22E-05
Crop * height	6	27.28	1344	1280.66	1.28E-04

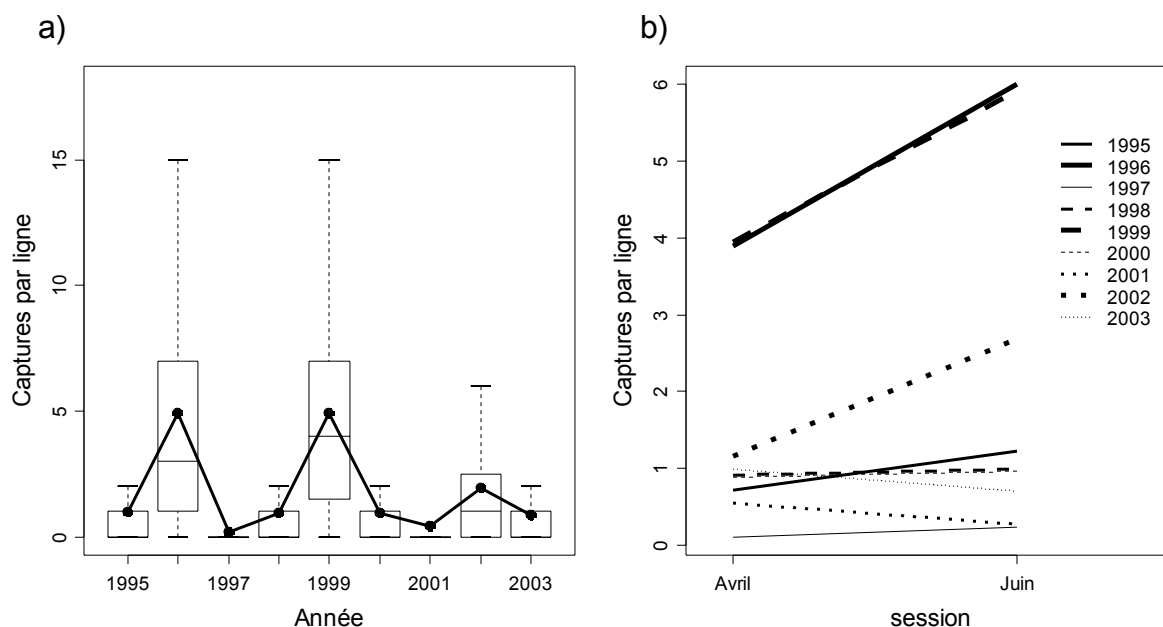


Figure IV-5

Effets de l'année et de la session (mois) sur le taux de capture de campagnols :

a) Boxplot des taux de capture en fonction de l'année. Les limites des boîtes représentent de bas en haut les quantiles 0.25, 0.5 (médiane) et 0.75 des données, les segments en pointillés représentent l'intervalle de confiance à 95% autour de la médiane. La moyenne des taux de capture est représentée par des points noirs reliés par une ligne épaisse.

b) Taux de captures en fonction de l'année et de la session. Les années de Crash, Croissance et Pic sont représentées par des traits fins, moyens et épais, respectivement.

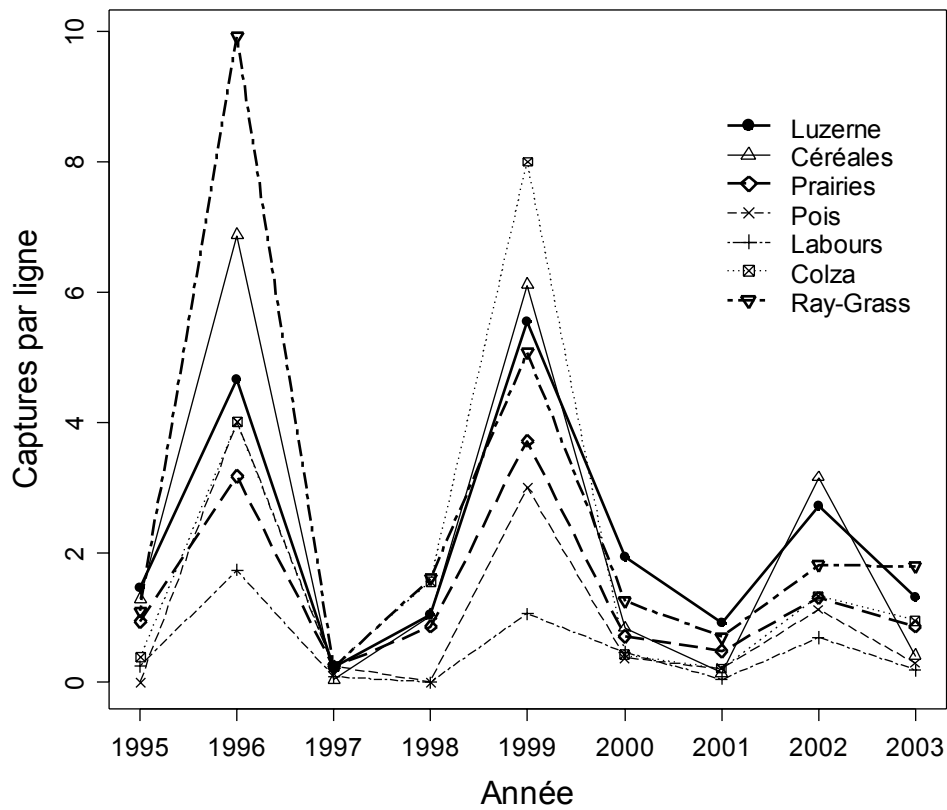


Figure IV-6

Effet du type de culture sur le taux de capture de campagnols, et interaction avec l'année. Les cultures de type prairial sont en traits épais.

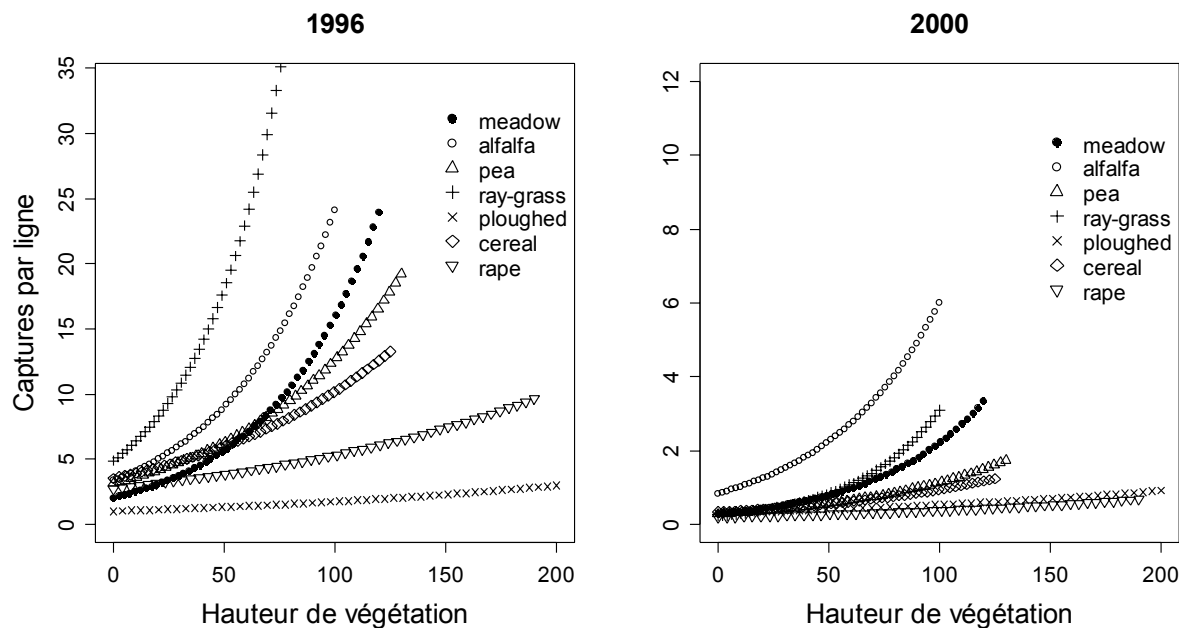


Figure IV-7

Effet de la hauteur de végétation sur le taux de capture de campagnols en fonction du type de culture. Deux phases contrastées du cycle ont été choisies pour illustration (1996 : pic ; 2000 : crash). Les courbes sont les prédictions du modèle *negative-binomial*, en fixant arbitrairement la session à Juin, la distance aux villages et bois à 500m.

3.3 Conclusion

La variabilité des taux de capture de campagnols peut être expliquée par plusieurs facteurs. La principale source de variation est temporelle, avec une composante interannuelle prédominante qui correspond aux cycles de l'espèce dans ce secteur, et une composante saisonnière moins marquée. L'année n'est évidemment pas une cause proximale de variation ; les hypothèses pour expliquer la cyclicité des populations, notamment chez les rongeurs, sont encore l'objet de vifs débats (Korpimaki et al. 2003; Oli 2003; Lambin & Graham 2003) et dépassent le cadre général du présent mémoire.

La seconde source de variation est le type de culture qui représente le facteur le plus important au sein d'une année. Dans une mosaïque de milieux telle que le paysage agricole de notre zone d'étude, la conséquence majeure, notamment pour les prédateurs, est que la disponibilité en campagnols sera fortement hétérogène au moins à petite échelle.

Il est à noter que l'effet culture varie dans le temps, et que c'est l'interaction avec l'année, et non la phase du cycle qui est sélectionnée dans nos modèles. Bien que ce modèle n'est pas destiné à prédire les abondances de campagnols en dehors de la période 1995 – 2003, et bien qu'il ait été trouvé plus parcimonieux d'après l'AIC, on peut questionner le réalisme biologique d'interactions d'une telle complexité (48 paramètres), et la généralité du modèle. Plusieurs éléments rendent cependant plausible l'interaction année*type de culture sur le plan biologique :

Les politiques et pratiques agricoles au niveau national et local ont une composante annuelle importante, en supplément des grandes orientations de la Politique Agricole Commune (PAC) Européenne. Cela se traduit par des variations interannuelles, notamment dans la phénologie des cultures (composante météo), l'occupation des sols (composantes réglementaires ou boursières) par exemple. Plusieurs études ont montré ou suggéré l'importance des conditions hivernales sur les campagnols, notamment la météorologie (Aars

& Ims 2002;Hörnfeldt 2004) ou la hauteur de la végétation (Hamback, Grellmann, & Hjalten 2002;Jedrzejewski & Jedrzejewska 1996). Des études ont montré l'importance de la date du démarrage de la reproduction chez une autre espèce, *Microtus townsendii* (Lambin & Yoccoz 2001), et de la durée de la saison de reproduction (Stenseth, Bjornstad, & Saitoh 1998). Les conditions hivernales dans notre zone d'étude ne sont pas comparables à celles des études nordiques, mais demeurent variables ainsi que la disponibilité en végétation. Cette variabilité est susceptible d'affecter les populations de campagnols de manière différente et non systématique en fonction des types de cultures. De plus, la durée des périodes du cycle présente une certaine variabilité autour de trois ans. Une même phase critique du cycle (p. ex. le démarrage de la croissance) peut donc intervenir à des dates différentes en termes de phénologie des cultures ou de la reproduction des prédateurs, par comparaison à la période précédente. La densité de campagnols est liée à la quantité de ressources disponibles, même si la structure de la dynamique de population ne semble pas l'être dans certains systèmes (Yoccoz et al. 2001). Il serait donc possible que les densités de population les plus élevées se produisent dans des cultures différentes selon l'année, en fonction des biomasses végétales disponibles au moment de la reproduction. Enfin, nous ne disposons pas de données quant à l'application de traitements rodenticides (anticoagulants), inégalement opérée selon les années, les exploitations et les types de cultures. Ces traitements principalement hivernaux sont susceptibles d'avoir une certaine influence sur la dynamique des populations, dans des proportions inconnues.

En outre, les analyses présentées sont perfectibles. En particulier, la parcimonie des modèles pourrait être largement améliorée par une recherche plus approfondie sur le codage des types de cultures, des phases du cycle et de leurs interactions avec les autres variables, en fonction d'hypothèses biologiques plus spécifiques. L'utilisation d'effets aléatoires dans des modèles mixtes (Venables & Ripley 2002) irait également dans ce sens, par exemple pour tester l'effet phase du cycle en prenant en compte la structuration des données par années.

Par ailleurs, la hauteur de végétation a été identifiée comme un facteur déterminant des abondances de campagnols dans cette étude. L'interaction entre la hauteur et le type de culture n'est pas surprenante, étant donné les différents types de structure végétale et phénologies. L'accroissement de la hauteur de la végétation correspond d'une part à une meilleure protection contre les prédateurs (Hamback, Grellmann, & Hjalten 2002;Jacob 2003), et d'autre part à un accroissement de la biomasse végétale totale. Cependant, cet accroissement ne correspond pas nécessairement à la biomasse disponible pour les campagnols, dans le cas des « Labours » notamment (Maïs et Tournesol, cultures de printemps à sol nu), où l'effet hauteur est le moins marqué. Des observations de terrain sur la zone d'étude suggèrent fortement que la relation avec la hauteur de végétation sur les cultures fourragères est liée au taux de prédation. En effet, la plupart des événements de fauche d'une parcelle de Ray-grass ou Luzerne en particulier sont suivis pendant 24 à 72h d'un rassemblement de rapaces (principalement Milan noir *Milvus migrans*, Busard cendré, Buse variable *Buteo buteo*) de quelques individus à plusieurs dizaines (jusqu'à 80 en année pic) se nourrissant intensivement de campagnols (obs. pers., non publ.). Cependant, un effet additionnel de la biomasse de nourriture disponible ne peut pas être exclu, ni même une différence de capturabilité liée à la hauteur de végétation. Un tel effet pourrait s'expliquer par exemple par une plus grande mobilité des campagnols dans une végétation élevée, du fait d'une meilleure protection contre les conditions météorologiques (pluie, froid, chaleur...) (Maguire 1999), ou contre les prédateurs (Jacob & Brown 2000).

Un effet positif de la distance aux plus proches villages et boisements a été trouvé. Il rejoint l'effet négatif des zones suburbaines constaté (à petite échelle) sur un autre campagnol aux USA (Bock et al. 2002). Cependant, notre zone d'étude est faiblement urbanisée et cet effet est pour le moment mal expliqué. Les principales caractéristiques paysagères liées à la

proximité d'un village ont été entrées directement dans la procédure de sélection de modèles, et n'ont pas été retenues : présence de Prairies, Luzernes, densité du parcellaire, nombre de types de cultures par unité de surface... L'effet des haies, associées aux villages, n'a en revanche pas été estimé, et pourrait avoir un effet négatif.

Une autre hypothèse concerne les prédateurs. La guilda de prédateurs de campagnols associés aux villages et bois est assez différente de celle de la plaine ouverte : il s'agit principalement d'espèces généralistes à différents degrés (Buse variable, Milan noir, rapaces nocturnes : Chouette effraie *Tyto alba*, Chouettes hulotte *Strix aluco* et chevêche *Athene noctua* et mammifères : Renard roux *Vulpes vulpes*, mustélidés et chat domestique) ou spécialistes (Faucon crécerelle *Falco tinnunculus*, Hibou moyen-duc *Asio otus*, Belette *Mustela nivalis*). D'une part, cette prédation pourrait être additive par rapport à celle des prédateurs spécialistes de plaine ouverte comme les busards qui chassent également à proximité des villages et bois. D'autre part, selon la théorie nordique des cycles de rongeurs, les généralistes devraient avoir un effet atténuateur des cycles (Turchin & Hanski 1997; Kendall et al. 1999; Klemola et al. 2002), mais des prédictions précises paraissent hasardeuses étant donné le nombre de prédateurs impliqués et les interactions possibles (Sih, Englund, & Wooster 1998).

Enfin, comme trouvé pour les busards dans le chapitre précédent, il y aurait une tendance à grande échelle dans les densités de campagnols sur la zone d'étude. Ceux-ci paraissent généralement plus abondants dans le nord et nord-est de la zone, ce qui correspond globalement aux zones de grandes plaines où les densités de villages et boisements sont les plus faibles. L'effet négatif des villages et bois est donc potentiellement un sous-produit fortuit de la structure spatiale à grande échelle. Ces questions plaident pour une analyse plus détaillée et spatialement explicite de la distribution des campagnols.

4 Structure spatiale et temporelle

Une littérature importante existe sur les variations spatio-temporelles d'abondance des campagnols. Celle-ci s'est principalement attachée à comprendre les *patterns* de synchronisme à grande échelle qui ont d'abord été mis en évidence sur le lynx du Canada (Moran 1953; Ranta, Kaitala, & Lundberg 1997), puis sur de nombreux taxa, dont les petits rongeurs (Ranta et al. 1995; Ranta, Kaitala, & Lundberg 1997). Le synchronisme spatial est d'autant plus important pour nous que l'une des hypothèses fortes pour l'expliquer repose sur l'action de prédateurs spécialistes (Ydenberg 1987; Steen 1995). S'ils sont capables de localiser les zones de forte abondance de proie et d'en prélever une portion significative (à partir de 25%), ces prédateurs dont le rayon d'action dépasse celui des proies peuvent théoriquement synchroniser les cycles de la proie (Ims & Steen 1990). Ce sont par exemple l'hermine *mustela erminea* (Heikkila, Below, & Hanski 1994), mais surtout les prédateurs spécialistes nomades (Bjornstad, Ims, & Lambin 1999; Ims & Andreassen 2000), dont le Busard cendré est un exemple (Salamolard et al. 2000). En retour, la dynamique spatiale de la proie à grande échelle est un facteur important pour la réponse numérique et la distribution d'un prédateur, à travers la dispersion et le recrutement.

A petite échelle également, l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'abondance des proies et sa prévisibilité est déterminante pour la distribution du prédateur. Elle est susceptible notamment d'influencer la tendance à l'agrégation (Brown, Bomberger Brown, & Ives 1992; Rolland, Danchin, & de Fraipont 1998) ou à la surdispersion (Eide, Jepsen, & Prestrud 2004), à travers les stratégies d'approvisionnement et de défense de la ressource. Cependant, relativement peu d'études ont été menées sur la distribution des campagnols à petite échelle, et celles-ci concernent des milieux naturels (Bonesi, Rushton, & Macdonald 2002; Nickel, Danielson, & Moloney 2003) ou agricoles extensifs à forte proportion de milieux pérennes comme les prairies permanentes (Raoul et al. 2001). Bien qu'un fort impact des pratiques

agricoles sur les populations de campagnols soit connu (Jacob 2003), peu d'éléments sont disponibles sur leur distribution à l'échelle des parcelles de culture dans les milieux agricoles intensifs.

4.1 Synchronisme spatial des cycles

4.1.1 Méthodes

Les études sur le synchronisme spatial se basent sur des réseaux de séries temporelles situées dans des localités différentes et suivies sur une même période (Bjornstad, Stenseth, & Saitoh 1999). C'est la covariance de ces séries dans l'espace qui est recherchée.

Pour estimer le degré de synchronisme des campagnols à l'échelle de notre zone d'étude, nous ne disposons pas de séries temporelles sur des localités fixes. De telles séries ont été obtenues indirectement en discrétisant la zone à l'aide de grilles, et en calculant pour les taux de captures annuels moyens réalisés sur chaque carreau de la grille où des données sont disponibles. L'agrégation d'un jeu de données spatiales par un découpage arbitraire de l'espace (une grille par exemple) pose un problème de choix de la taille des unités d'agrégation, ce choix pouvant avoir un effet sur les résultats, pour des raisons statistiques et biologiques (O'Sullivan & Unwin 2003). D'une part, lorsque la taille des unités d'agrégation choisies augmente, le nombre d'échantillons par unité augmente et la variance diminue en conséquence. Par exemple, Armhein (Armhein 1995) constate que le coefficient de corrélation augmente lorsque la taille d'unité augmente, dû à la stabilisation de la variance d'échantillonnage. D'autre part, les relations étudiées peuvent résulter de processus biologiques différents en fonction de l'échelle considéré (Fauchald & Erikstad 2002). Pour ces raisons, nous avons procédé au découpage de notre zone par des grilles d'unités croissantes : 750, 1500, 3000 et 5000 m, afin d'évaluer la sensibilité des résultats à l'agrégation des données. Etant donné le protocole d'échantillonnage sous-jacent de type aléatoire, le nombre de parcelles piégées varie de zéro à plusieurs pour une année et un carreau donné. Il en résulte que les séries temporelles obtenues sur certains carreaux contiennent des valeurs manquantes, ou des valeurs basées sur un nombre d'échantillons variable.

Le niveau de synchronisme spatial des variations d'abondances est classiquement quantifié par des corrélations directes entre séries temporelles (Bjornstad, Ims, & Lambin 1999). Ces séries peuvent être celles soit des abondances log-transformées ($\log N_t$), soit des taux de croissance ($z_t = \log N_t - \log N_{t-1}$) (Bjornstad, Ims, & Lambin 1999). Les coefficients de corrélation entre les séries temporelles prises deux à deux sont représentés en fonction de la distance qui sépare les séries, les distances pouvant être continues ou par classes. Le nuage de points résultant forme un corrélogramme analogue au corrélogramme expérimental classique en géostatistiques (Cressie 1993), qui peut être modélisé de manière paramétrique ou non paramétrique. Bjornstad *et al.* (1999) suggèrent de **1) Travailler à partir des taux de croissance**, afin de retirer de potentielles tendances à long terme dans les abondances. Etant donné la faible durée de nos séries temporelles (9 ans), l'utilisation de séries de taux de croissance induit une perte de taille d'échantillon de plus de 10% (la première année étant « perdue »). De plus, l'absence de tendance nette détectable sur une telle durée rend hypothétique leur intérêt. Il nous a donc paru préférable de travailler directement sur les indices d'abondance plutôt que sur des (pseudo) taux de croissance dérivés de ces indices. **2) Utiliser le « spline correlogram », une fonction de covariance non paramétrique** pour modéliser le corrélogramme, lorsque la forme paramétrique n'est pas connue.

Nous avons utilisé la fonction 'smooth.spline[stats]' pour modéliser les corrélogrammes obtenus à partir de fonctions splines cubiques (Venables & Ripley 2002) avec un paramètre de lissage de 0.8, choisi après plusieurs essais, représentant un compromis

entre des fonctions peu informatives car trop variables ou trop indifférenciées. Le nombre de valeurs disponibles par série (nombre d'années de données) est hétérogène (1 à 9). Les coefficients de corrélation de Spearman entre paires de séries ont été calculés en prenant toutes les paires d'années communes aux deux séries. Le nombre d'années communes par paires de séries a été utilisé comme pondération de chaque coefficient de corrélation dans l'estimation de la fonction spline. Des intervalles de confiance de ces fonctions sont calculés par bootstrap, où l'on procède à des tirages avec remise dans la population de séries temporelles (Bjornstad, Ims, & Lambin 1999). Le nombre de données brutes sur lequel est basée chaque série a été ignoré dans ce bootstrap ; le calcul des intervalles ne comprend donc pas la part d'erreur liée à l'estimation des séries elles-mêmes. Les intervalles présentés correspondent aux 95% les moins extrêmes des corrélogrammes issus du bootstrap, en prenant pour chaque classe de distance les quantiles 0.025 et 0.975 des valeurs prédites des splines.

4.1.2 Résultats

Les séries temporelles obtenues par agrégation des données sur des grilles couvrent l'ensemble de la zone d'étude de manière représentative (Figure IV-8), y-compris en subdivisant les données par session de capture (Figure IV-9).

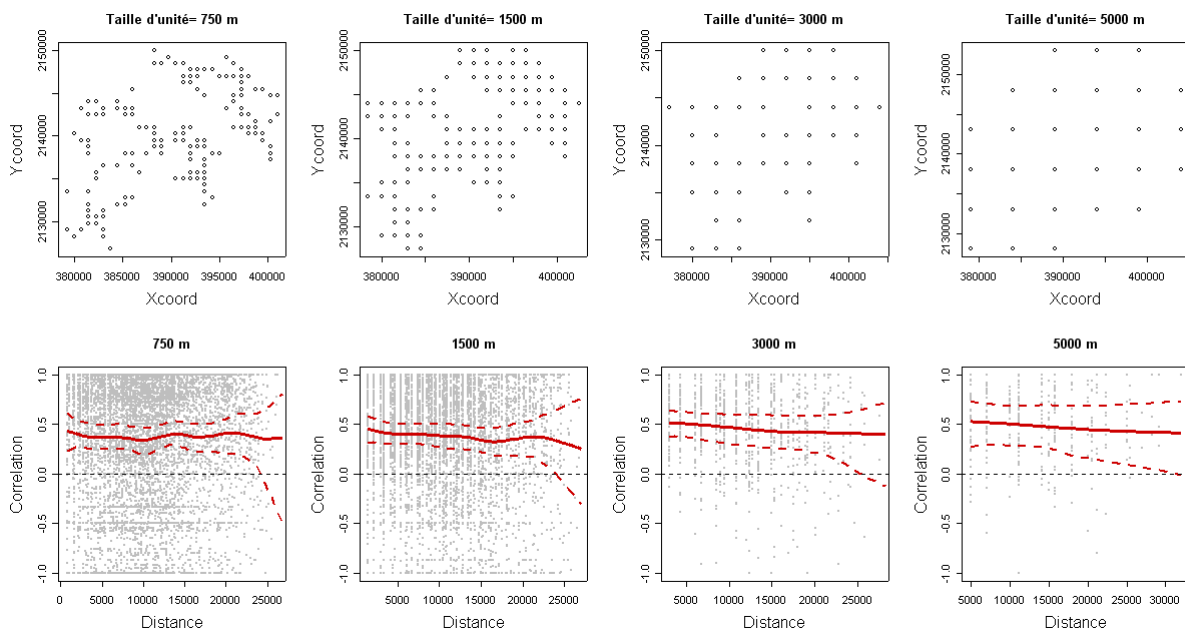


Figure IV-8

Cartes de la localisation des séries temporelles utilisées en fonction des 4 tailles de grille choisies pour découper la zone d'étude (en colonnes). La deuxième ligne présente les corrélogrammes obtenus pour chaque jeu de séries temporelles. Le nuage de points gris représente les coefficients de corrélation estimés pour chaque paire de séries temporelles en fonction de la distance entre séries. La ligne continue représente le corrélogramme modélisé par la fonction spline non paramétrique, et son intervalle de confiance à 95% (pointillés), obtenu par bootstrap.

Les corrélogrammes obtenus pour les données globales indiquent que les variations interannuelles d'abondance de campagnols sont synchrones sur l'ensemble de la zone d'étude, avec un coefficient de corrélation ρ proche de 0.5. Les intervalles de confiances ont été

obtenus à partir de 500 ré-échantillonnages (200 donnant un intervalle déjà stabilisé). Le synchronisme ne varie pas avec la distance, à l'échelle considérée (Figure IV-8). Ces résultats sont peu affectés par la résolution spatiale (grille) choisie, outre l'élargissement de l'intervalle de confiance, qui semble lié à la diminution du nombre de séries lorsque le grain d'agrégation des données augmente.

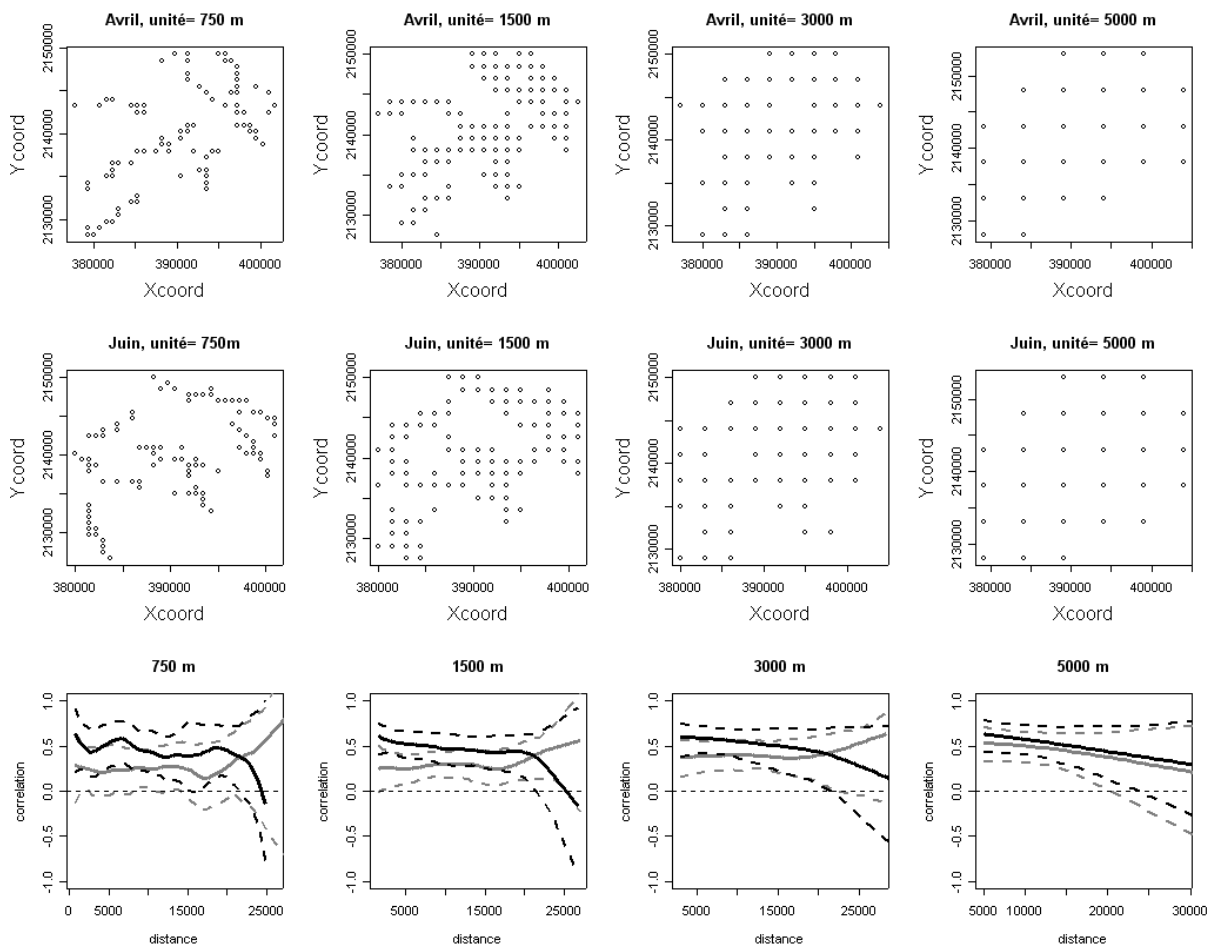


Figure IV-9

Cartes de la localisation des séries temporelles utilisées pour le mois d'avril (première ligne), pour le mois de juin (deuxième ligne) en fonction des 4 tailles de grille choisies pour découper la zone d'étude (en colonnes). La dernière ligne présente les corrélogrammes estimés pour chaque jeu de séries temporelles. Les courbes représentent la corrélation estimée entre les séries temporelles en fonction de la distance, et les intervalles de confiance à 95% respectifs (gris : Avril ; noir : Juin).

A titre de vérification, les mêmes analyses ont été conduites en utilisant les résidus d'un GLM à erreur négative binomiale comprenant seulement les effets « session » et « type de culture », afin de réduire la variabilité des données due à ces variables. Nous avons également répété ces analyses en utilisant les taux de croissance au lieu des indices d'abondance. Quelque soit la stratégie choisie, les résultats sont identiques (non illustré).

Cependant, dans cette approche les données des deux sessions de piégeage ont été cumulées. Si l'on distingue ces deux périodes (Figure IV-9), il apparaît que le corrélogramme de juin est assez proche du corrélogramme global, de l'ordre de $\rho = 0.5$. Le corrélogramme d'avril traduit en revanche une synchronisation plus faible (bien que non significativement) des abondances, de l'ordre de $\rho = 0.25$ pour un grain de 750 m, et qui converge également vers 0.5 pour un grain de 5000 m.

4.1.3 Conclusion

Le niveau de synchronisme observé dans notre zone d'étude est relativement faible comparé à celui prédit pour des populations cycliques (Bjornstad, Ims, & Lambin 1999; Bjornstad 2000). Ceci pourrait être attribué à la méthode choisie qui consiste à agréger des données provenant de parcelles, et donc de types de cultures différents. Or, nous avons vu que ces types de cultures ont un effet considérable sur les taux de capture, ce qui est susceptible de bruyé les données et de diminuer le coefficient de corrélation. Cependant, il apparaît que limiter cette source de bruit en travaillant sur les résidus d'un GLM n'augmente pas la corrélation observée. D'autre part, le changement de parcelle et/ou de type de culture d'une session de capture à l'autre (lié au protocole) est vraisemblablement proche de l'effet de la rotation des cultures (par l'agriculteur) dans le suivi longitudinal d'une parcelle donnée. L'hypothèse que le (faible) niveau de corrélation observé correspond à une réalité en milieu agricole intensif semble donc raisonnable. Une étude à plus grande échelle, sur la perdrix bartavelle *Alectoris graeca*, a également constaté un niveau de synchronisme global faible, mais plus élevé au sein d'un même type d'habitat (Cattadori et al. 1999; Cattadori, Merler, & Hudson 2000). Les auteurs émettent l'hypothèse que ce phénomène est dû à des structures de densité-dépendance différentes selon le milieu, qui seraient synchronisées différemment par les perturbations environnementales. Il pourrait être intéressant de tester cette hypothèse sur les campagnols dans notre zone d'étude, notamment entre cultures pérennes et annuelles, dans le cas où la structure de l'échantillonnage rendrait trop difficile l'estimation directe de la densité-dépendance pour les différents milieux.

Le synchronisme des fluctuations de populations a été rapporté dans la littérature à des échelles spatiales variables (Koenig 1999). Chez les rongeurs notamment, les cycles peuvent être synchronisés à grande échelle, de l'ordre de 200 km (Kaitala & Ranta 1998), mais d'autres études ont mis en évidence des échelles plus restreintes : 8-20 km (Mackinnon et al. 2001), associées à des structures sous forme de vagues dynamiques (« periodic travelling waves ») progressant de plusieurs Kilomètres par an.

En écho à cette variabilité, deux composantes sont classiquement reconnues au synchronisme (Bjornstad, Ims, & Lambin 1999). A grande échelle, les cycles peuvent être mis en concordance de phase par un forçage environnemental autocorrélé sur un vaste domaine, tel que les variations climatiques (température, précipitations), ou leurs effets sur la végétation : c'est l'effet Moran (Moran 1953; Kendall et al. 2000; Koenig 1999). Des mécanismes plus locaux sont également capables de générer une synchronisation des populations. Des exemples de synchronisme local ont été trouvés chez les campagnols : 4-6 km (Lambin et al. 1998), 30-40 km (Steen, Ims, & Sonerud 1996) ou 50 km (Bjornstad, Stenseth, & Saitoh 1999). Les mécanismes pouvant opérer à cette échelle sont principalement la dispersion (Ranta & Kaitala 2000) ou les prédateurs spécialistes (Ims & Steen 1990; Heikkila, Below, & Hanski 1994; Steen 1995). Plusieurs modèles théoriques couplés à des études empiriques suggèrent que la synchronisation induite par la dispersion joue à des échelles plusieurs fois plus grandes que la dispersion elle-même (Bjornstad, Stenseth, & Saitoh 1999; Murrell, Travis, & Dytham 2002). Par exemple, une dispersion moyenne de 178 m synchroniserait les cycles de *Microtus agrestis* sur 6 à 24 km en Ecosse (Sherratt et al. 2000), et une portion minimale (5 à 10%) d'individus dispersants dans la population serait suffisante à cet effet (Ranta, Kaitala, & Lundberg 1997; Sherratt et al. 2000).

Chacun de ces processus (Effet Moran, dispersion ou prédateurs) est à lui seul suffisant pour générer le synchronisme (Ranta, Kaitala, & Lundberg 1999; Kendall et al. 2000; Bjornstad, Ims, & Lambin 1999). Si l'on exclut le cas de *Microtus agrestis* en Ecosse (Lambin et al. 1998), notre zone d'étude (25 km) est petite au regard des échelles de

synchronisme habituellement observées pour les campagnols. L'absence de relation entre corrélation et distance n'est donc pas étonnante. Les corrélations observées pourraient être produites par n'importe lequel des mécanismes cités précédemment et ne nous permettent pas d'identifier la ou les cause du synchronisme dans cette population.

Par ailleurs, on peut noter la plus faible corrélation en Avril par rapport à Juin pour les plus petites tailles de grilles, bien que la différence ne soit pas significative. En admettant qu'elle soit avérée (e.g. qu'il ne s'agisse que d'un problème de puissance de test), la présence de cet effet pour un grain d'analyse fin suggère une hétérogénéité des abondances de campagnols à petite échelle en début de printemps. La diminution de ces hétérogénéités est concomitante avec l'installation et la reproduction des prédateurs spécialistes tels que les busards. S'ils ne paraissent pas capables de réduire fortement les abondances de campagnols en moyenne au cours d'une saison de nidification (Figure IV-5), les rapaces peuvent potentiellement réduire l'hétérogénéité des proies en se focalisant sur les foyers localisés de campagnols, comme cela est observé après les fauches par exemple (voir § 3.3). Ceci a été suggéré pour les Hiboux des marais *Asio flammeus* et moyen-duc *Asio otus*, le Faucon crécerelle *Falco tinnunculus* et la Buse pattue *Buteo lagopus* dans l'Arctique Scandinave (Ims & Andreassen 2000). L'effet synchronisateur des rapaces et notamment des busards (cendré, St Martin) mériterait donc d'être réellement évalué dans notre système.

4.2 Dépendance spatiale et temporelle à petite échelle

La dépendance spatiale ou temporelle des abondances de campagnols nous intéresse à double titre. En premier lieu, elle décrit les relations entre les abondances dans l'espace ou dans le temps, donnant des indications précieuses qui peuvent aider à identifier les processus impliqués. En particulier, on s'attend sous l'hypothèse d'une dispersion aléatoire des campagnols d'une parcelle vers une autre, que les abondances seront autocorrélées par un processus de type diffusion. Cette autocorrélation est attendue dans l'espace : on attend par exemple qu'une parcelle reçoive plus d'immigrants lorsqu'elle est située à proximité d'un noyau de population de campagnols important. Elle est également attendue dans le temps, notamment car on peut supposer que la dispersion est relativement continue dans le temps, mais aussi du fait de la cyclicité des populations. On s'attend donc à ce que l'abondance locale soit déterminée par les abondances rencontrées dans le voisinage dans un passé proche. Ces relations peuvent être différentes en fonction du pas de temps considéré.

Enfin, la dépendance des données constitue une information permettant d'estimer par krigeage (Cressie 1993) la valeur des abondances dans les localités qui n'ont pas été échantillonnées, c'est-à-dire d'établir des cartes, à partir des données disponibles à proximité spatiale et temporelle.

4.2.1 Méthodes

La dépendance spatiale dans des variables régionalisées (VR) est classiquement estimée par des méthodes géostatistiques, comme le variogramme, et dans le cas multivarié, le variogramme croisé (Cressie 1993; Aubry 2000). Le semivariogramme peut être estimé suivant (2.1) :

$$2\hat{\gamma}(h) = \frac{1}{N(h)} \sum_{(i,j)|s_i-s_j=h} (Z(s_i) - Z(s_j))^2, \quad (2.1)$$

où $Z(s_i)$ et $Z(s_j)$ est la valeur de la variable au point s_i et s_j respectivement, et $N(h)$ est le nombre de couples tels que $s_i - s_j = h$.

Le variogramme croisé s'applique pour estimer l'interdépendance spatiale deux VR et peut être étendu au cas d'une même variable mesurée à deux périodes différentes (Goovaerts 1997). Cependant, le variogramme croisé théorique est défini pour des VR mesurées sur un

même support (en des localités identiques). Dans notre cas, les parcelles piégées sont différentes d'une année à l'autre. Dans ce cas, nous pouvons utiliser le « pseudo variogramme croisé » (Goovaerts 1997; Aubry 2000), estimé par (2.2)

$$2\hat{\gamma}_{12}^p(h) = \frac{1}{N(h)} \sum_{(i,j)|h_{ij}=h} (Z_1(s_j) - Z_2(s_i))^2, \quad (2.2)$$

avec $Z_1(s_j)$ et $Z_2(s_i)$ les valeurs des variables Z_1 et Z_2 aux points s_j et s_i respectivement, et h_{ij} le vecteur d'origine s_i et d'extrémité s_j . $N(h)$ est le nombre de couples tels que $h_{ij} = h$.

Le variogramme croisé est très influencé par la variable qui présente les plus fortes valeurs, il est par conséquent conseillé de standardiser les VR (Goovaerts 1997). Etant donné les fortes différences interannuelles constatées dans la moyenne et la variance des abondances de campagnols, celles-ci ont été centrées et réduites par année afin de les rendre comparables.

A titre de comparaison, les variogrammes ont dans un premier temps été calculés sur les valeurs brutes (standardisées) des indices d'abondance. Cette pratique comporte deux inconvénients majeurs : 1) les taux de capture ne suivent pas une loi normale, ce qui est implicitement supposé dans (2.1) et (2.2) ; 2) les causes de variations a-spatiales telles que le type de culture, la hauteur de végétation ou la session de capture induisent un bruit considérable susceptible de masquer toute dépendance spatiale ou temporelle dans les données. Il s'agit d'ailleurs d'un problème classique de non-stationnarité de premier ordre (Cressie 1993), même si l'hétérogénéité des abondances s'exprime ici à une échelle inhabituellement petite [la non-stationnarité est classiquement considérée à grande échelle et estimée par des surfaces de tendances (Venables & Ripley 2002; Meul & Van Meirvenne 2003)].

Il nous a semblé préférable dans un deuxième temps de travailler à partir des résidus (dans l'échelle de la variable réponse) des GLM négative binomial présentés au début de ce chapitre, ce qui revient au modèle du krigeage simple avec moyenne locale variable (Goovaerts 1997; Meul & Van Meirvenne 2003). Dans ce modèle, les variables de distance aux villages et bois n'ont pas été incluses, car elles représentent une part faible de la variance et risquent de masquer des structures spatiales d'intérêt. La variable « hauteur de végétation » a également été supprimée car elle comporte des valeurs manquantes et n'est pas connue pour les parcelles non échantillonnées, donc serait inutile dans un but de prédiction. Les résidus du modèle présentent une distribution pratiquement normale, et tendent vers la stationnarité, c'est-à-dire qu'ils limitent le bruit lié aux variations a-spatiales systématiques. Les inconvénients de l'approche sont d'une part de travailler sur une variable transformée de manière assez complexe, et d'autre part que la recherche d'autocorrélation dans les résidus est théoriquement inconsistante avec l'assomption d'indépendance des données utilisée pour l'estimation du GLM. En pratique, les inconvénients semblent néanmoins mineurs au regard des améliorations que cette approche est supposée apporter.

Les fonctions utilisées pour les variogrammes croisés sont basées sur le code de la fonction `est.variogram[sgeostat]` de R.

4.2.2 Résultats

L'examen des variogrammes croisés obtenus d'après les données brutes standardisées par année ou les résidus du GLM donne globalement les mêmes indications : quelque soit l'année et le pas de temps considéré, la variance dans les premiers pas de distances n'est pas différente de la variance pour les autres classes de distances (Figure IV-10, Figure IV-11). Si l'on regarde dans le détail, les années 1997 et 2003 comportent éventuellement un signal d'autocorrélation positive (variance plus faible que la moyenne pour les premières classes de distances) en intra-annuel (Figure IV-10, panneau 1 : « Within year »). De même il pourrait y avoir une covariance négative pour les couples 1997-1999 et 1999-2001 (Figure IV-10,

panneau 3 « 2-years lag »). Ceci signifierait que les plus fortes abondances en 1999 (phase de pic) auraient eu lieu près des plus faibles abondances en 1997 (crash), et que les plus fortes abondances de 2001 (phase de croissance) seraient à proximité des plus faibles niveaux de 1999. Les mêmes résultats sont obtenus à partir des résidus du GLM (Figure IV-11).

Néanmoins, les variogrammes année par année sont très instables, probablement du fait de la variabilité des données et du nombre d'échantillons relativement restreint en rapport. Nous avons tenté de produire des variogrammes synthétiques par une procédure *ad hoc* consistant à cumuler, pour chaque classe de distance, toutes les paires de données satisfaisant le critère de pas de temps requis. Cette procédure nécessite l'hypothèse forte que les dépendances spatio-temporelles escomptées sont stables dans le temps, donc pour différentes phases du cycle. Les variogrammes obtenus sont effectivement plus stables (lignes noires épaisses, Figure IV-10, Figure IV-11), mais ne montrent pas de structure spatiale plus marquée que les variogrammes année par année.

Seuls les variogrammes « synthétiques » ont pu être calculés pour le sous-échantillon des parcelles de cultures pérennes (Prairie temporaire ou permanente, Luzerne, Jachère). Là encore, les abondances de campagnols ne sont pas plus autocorrélées spatialement et temporellement que pour l'ensemble des types de cultures (Figure IV-12).

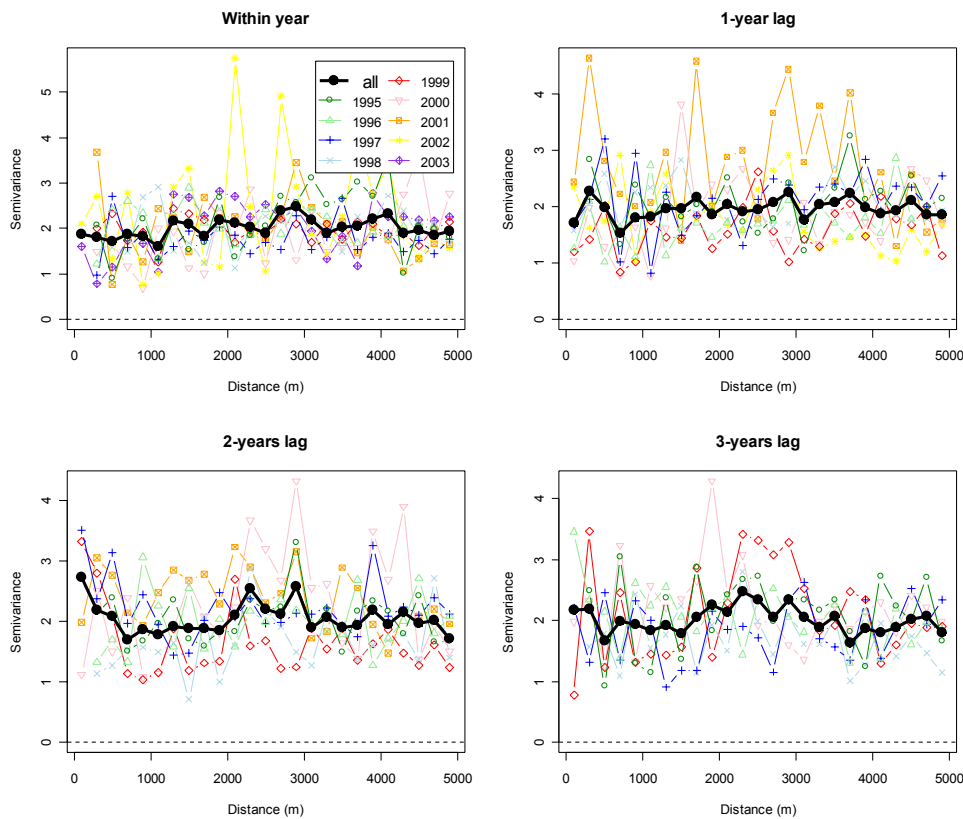


Figure IV-10

Dépendance spatiale des captures de campagnols entre l'année N et $N+k$, estimée par des variogrammes croisés (pas de distance = 200 m). Premier panneau : pas de temps $k = 0$ (intra-annuel, équivalent au variogramme classique) ; Deuxième, troisième et quatrième panneaux : pas de temps $k = 1, 2$ et 3 ans respectivement. Chaque ligne simple représente une année, la ligne épaisse représente le variogramme de toutes les données cumulées pour un pas de temps donné. La légende du premier panneau est commune à tous les autres. Seules les classes de distance pour lesquelles on dispose d'au moins 20 paires de données ont été représentées

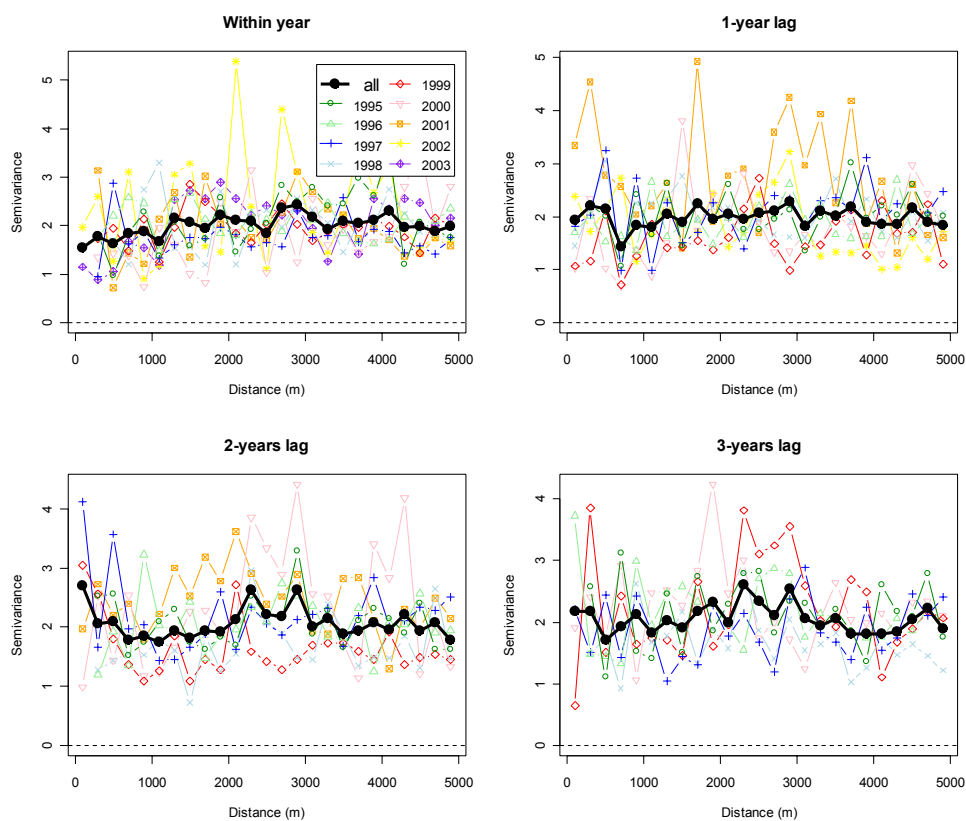


Figure IV-11

Dépendance spatiale des résidus du GLM [captures de campagnols = $f(\text{variables environnementales})$] entre l'année N et $N+k$, estimée par des variogrammes croisés (pas de distance = 200 m). Premier panneau : pas de temps $k = 0$ (intra-annuel, équivalent au variogramme classique) ; Deuxième, troisième et quatrième panneaux : pas de temps $k = 1, 2$ et 3 ans respectivement. Chaque ligne simple représente une année, la ligne épaisse représente le variogramme de toutes les données cumulées pour un pas de temps donné. La légende du premier panneau est commune à tous les autres. Seules les classes de distance pour lesquelles on dispose d'au moins 20 paires de données ont été représentées

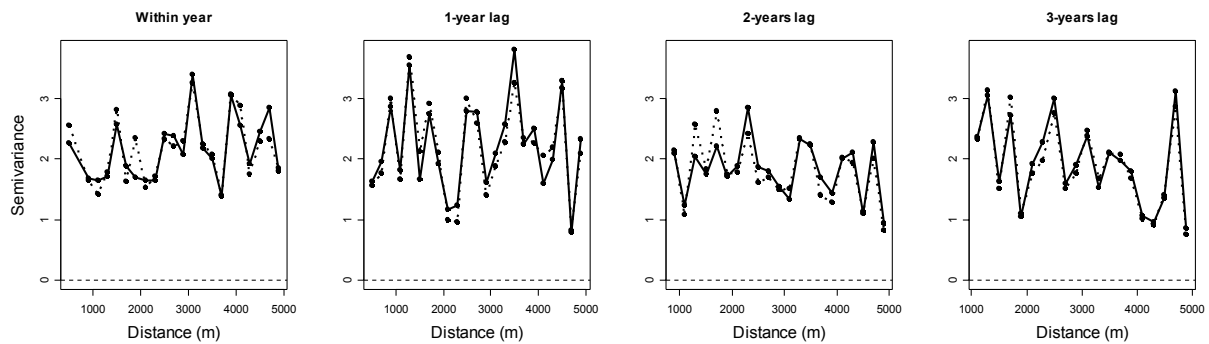


Figure IV-12

Dépendance spatiale des captures de campagnols entre l'année N et $N+k$, estimée par des variogrammes croisés (toutes années cumulées). Panneaux 1 à 4 : pas de temps $k = 0, 1, 2$ et 3 ans respectivement. La ligne continue représente le variogramme des résidus du GLM [captures de campagnols = $f(\text{variables environnementales})$], la ligne pointillée le variogramme des valeurs brutes. Seules les classes de distance pour lesquelles on dispose d'au moins 20 paires de données ont été représentées.

4.2.3 Conclusion

Nos résultats suggèrent qu'il n'y a pas d'autocorrélation spatiale ou temporelle des captures de campagnols. Autrement dit, l'abondance dans une parcelle donnée ne peut pas être déduite de l'abondance dans les parcelles voisines, que des parcelles voisines peuvent héberger des abondances respectivement plus élevées et plus faibles qu'attendues, y-compris en prenant en considération le type de culture et la date (année, saison). Deux conclusions découlent de ce résultat, l'une en termes biologiques concernant la dispersion des campagnols, l'autre concernant l'estimation pratique de la distribution des proies.

Des pratiques agricoles telles que la fauche, la moisson ou le labour éliminent une forte proportion des dispersants, isolent les patches d'habitats favorables, et réduisent les déplacements chez *Microtus arvalis*, probablement par augmentation du risque de prédation (Jacob 2003; Johannesen, Andreassen, & Ims 2000). Mais d'autres études suggèrent que ces pratiques provoquent une part d'émigration vers les parcelles voisines (Boyce & Boyce 1988b). De plus, la recolonisation des parcelles après labour ne dépend chez cette espèce que de la dispersion depuis des zones refuges (Jacob 2003). Une absence de dispersion ne peut donc certainement pas être invoquée pour expliquer nos résultats. La dispersion natale des femelles chez *Microtus arvalis* est systématique et a été observée de 50 à 160 m environ (Boyce & Boyce 1988a). La dispersion des femelles reproductrices (médiane = 49 m) est plus rare, elle n'a été notée qu'à forte densité et pour des femelles solitaires, mais peut atteindre plus de 500 m et être répétée plusieurs fois (Boyce & Boyce 1988a). D'après la taille typique des parcelles dans notre secteur d'étude, les distances de dispersion natale mentionnées précédemment permettent généralement au mieux d'atteindre les parcelles immédiatement limitrophes à la parcelle d'origine, voire les parcelles adjacentes d'un ordre 2 ou 3. Il est donc possible que la dispersion ne soit pas assez extensive et/ou fréquente chez *Microtus arvalis* pour compenser rapidement les variations d'abondance locales et brutales dues aux pratiques agricoles. Sous cette hypothèse, les perturbations agricoles chaotiques dans le temps et l'espace produisent des dépendances hétérogènes et anisotropes (non stationnarité de second ordre). L'autocorrélation existerait donc, mais elle ne serait pas modélisable par nos méthodes qui supposent la stationnarité des processus. Cette hypothèse nous paraît la plus vraisemblable pour expliquer nos résultats, d'un point de vue statistique et biologique.

Enfin, malgré l'importance respectable du jeu de données, force est de constater qu'il demeure restreint (au regard de l'hétérogénéité des données et du plan d'échantillonnage) pour traiter des questions spatiales complexes à des échelles fines. Notre incapacité à quantifier l'autocorrélation par des méthodes simples rend vaine l'utilisation du krigeage pour estimer des cartes d'abondance de campagnols. L'hétérogénéité ou l'absence de structures spatio-temporelles à petite échelle ne dit cependant rien sur les variations d'abondance qui pourraient exister à de plus grandes échelles, et qui sont importantes du point de vue de la distribution des prédateurs.

4.3 Variations spatiales à grande échelle

L'estimation de variations spatiales d'abondance d'espèces animales ou végétales est une préoccupation en plein essor en écologie appliquée (Guisan, Edwards, & Hastie 2002; Austin 2002). Les méthodes d'analyse permettant de modéliser des tendances dans une VR sont nombreuses (Manel et al. 1999; Guisan, Edwards, & Hastie 2002), ce qui ne facilite pas les comparaisons. Par exemple, les variogrammes (voir § 4.2) et le krigeage pourraient encore être appliqués, en agrégeant les données à un grain plus grossier de manière à stabiliser la variance d'échantillonnage et estimer des structures à plus grande échelle. Cependant, cette approche demeure soumise à l'hypothèse de stationnarité, et ne permet pas de tester formellement la significativité des variations décrites. Des méthodes de lissage non contraintes par l'hypothèse de stationnarité sont une alternative possible pour travailler à des échelles plus larges. Nous examinons ici cette possibilité afin d'obtenir des cartes (tendances) d'abondance de campagnols pour chaque année.

4.3.1 Méthodes

Les méthodes de lissage comprennent des méthodes paramétriques comme les régressions polynomiales estimées par moindres carrés généralisés (GLS), qui permettent de prendre en compte la structure spatiale des erreurs (Venables & Ripley 2002), ainsi que des méthodes non paramétriques. Parmi celles-ci, on compte entre autres les fonctions splines, plusieurs méthodes de régression locale (Venables & Ripley 2002), mais c'est la méthode des GAMs, ou Modèles Additifs Généralisés (Hastie & Tibshirani 1990), qui paraît la plus couramment utilisée actuellement pour modéliser des distributions d'espèces dans les études écologiques (Austin 2002; Suarez-Seoane, Osborne, & Alonso 2002). Les GAMs présentent l'avantage d'être aussi simples d'utilisation que les GLM, autorisent des erreurs non gaussiennes, et les fonctions sont aussi plus flexibles que celles des régressions polynomiales. En revanche, ils n'ont pas actuellement d'équivalent des effets aléatoires des modèles mixtes, et ne permettent donc pas de prendre en compte la dépendance spatiale des données. Enfin, ils ne permettent pas d'estimer des interactions entre variables.

Les GAMs semblent représenter l'approche la plus simple et flexible pour l'analyse des abondances de campagnols. L'impossibilité de modéliser des interactions est un inconvénient, mais relativement limité dans notre cas puisque nous recherchons des modèles annuels, et que les principales interactions trouvées impliquent l'effet année (Tableau IV-3). L'absence de prise en compte de la dépendance spatiale ne devrait pas poser de problème sérieux étant donné que celle-ci n'est pas détectable dans les données (§ 4.2). Nous avons utilisé la fonction `gam[mgcv]` de R (Wood & Augustin 2002), qui estime des fonctions splines. Un modèle a été estimé séparément pour chaque année, incluant les effets principaux (sans interactions) trouvés précédemment avec les GLM, et un terme lissé (spline) bidimensionnel des coordonnées X et Y des parcelles piégées. Dans un premier temps, le degré de lissage des splines (le nombre de « points » d'inflexion de la fonction de X et Y) ont été sélectionnés automatiquement par minimisation du critère de cross-validation généralisée

« GCV » (Hastie & Tibshirani 1990; Wood & Augustin 2002). Cependant, Hastie & Tibshirani émettent un doute sur les méthodes automatiques, dont la performance n'est pas toujours assurée (notamment vis-à-vis des minima locaux), et préconisent une approche graphique (Hastie & Tibshirani 1990).

Etant donné la distribution de nos données, qui comportent un grand nombre de zéros, il convient d'être prudent quand à la robustesse des modèles qui sont obtenus par rapport à des *outliers* (données extrêmes), et de veiller à ce que le nombre de degrés de liberté du modèle soit cohérent avec le nombre de données (160 par an). Il n'existe pas à notre connaissance de procédure standard pour évaluer la robustesse des fonctions lissées obtenues à partir des GAMs, à fortiori pour des modèles spatiaux (courbes bidimensionnelles). Une pratique courante pour évaluer la qualité des modèles consiste à estimer le modèle sur une partie des données, et le valider sur la partie restante (Manel et al. 1999), mais ceci est redondant avec la méthode d'estimation par GCV et n'est pas très efficace lorsque le jeu de données est de taille réduite. Nous avons utilisé la méthode « leave one out » (ou Jackknife), qui consiste à ré-estimer le modèle en laissant de côté une donnée, et ce pour chacune des N données disponibles. Les N modèles ainsi obtenus peuvent ainsi être comparés au modèle total ou entre eux, et l'influence de chaque valeur sur différents paramètres du modèle peut être aisément évaluée. Les données apparaissant comme les plus influentes ont été identifiées et les surfaces de tendance correspondantes, estimées à partir des coordonnées X et Y ont été examinées visuellement afin d'évaluer leur consistance entre sous-échantillons. Une donnée qui, une fois retirée, donnait une surface de tendance d'aspect unique (différente des autres) a été considérée comme *outlier*.

4.3.2 Résultats

L'estimation de chaque modèle a été comparée en utilisant une erreur quasi-binomiale ou négative binomiale. Les résultats étaient concordants dans toutes les années excepté 2000, où le modèle négative binomial ne donnait aucune surface de tendance significative. Dans la plupart des cas, les graphes diagnostiques des modèles (normalité et surdispersion des résidus, corrélation entre valeurs observées et prédites, R^2) étaient pratiquement indistinguables (1996, 1997, 1998, 1999, 2003), ou en faveur du modèle quasi-binomial pour les années restantes (1995, 2001, 2002). Nous avons donc utilisé une erreur quasi-binomiale pour la suite. Des surfaces de tendance de différentes complexités ont été trouvées significatives pour toutes les années, excepté 1998 ($p=0.49$). Ce dernier modèle a néanmoins été conservé pour l'étape suivante. Le jackknife sur les modèles obtenus révèle que les indices edf (équivalent degrés de liberté), R^2 (coefficient de détermination) et GCV (critère de Cross-Validation Généralisée) covarient fortement et donnent une information largement redondante (Figure IV-13). Leurs écarts ne sont par ailleurs pas particulièrement liés aux plus fortes valeurs observées. Étant intéressés en premier lieu par la forme de la surface de tendance, nous avons choisi de ne garder que le critère « edf » pour la suite, qui traduit le degré de lissage et donc « le nombre de pics et vallées modélisés ».

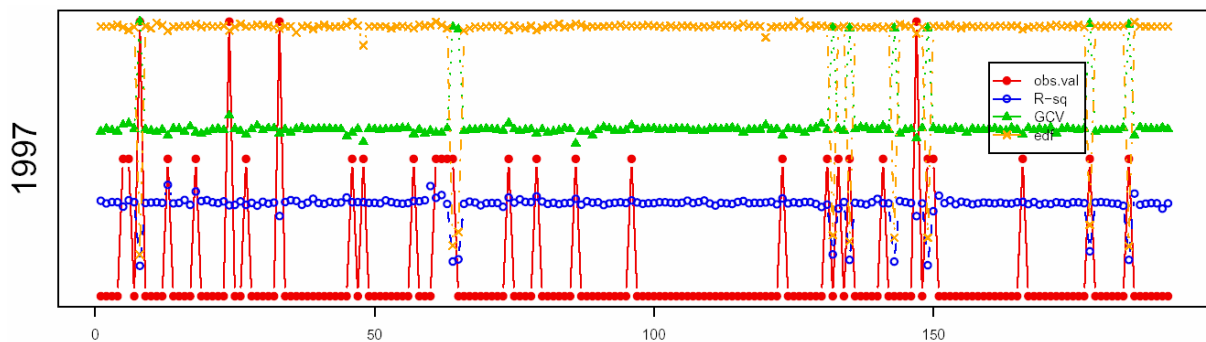


Figure IV-13

Exemple de paramètres diagnostiques des GAMs estimés par jackknife (exemple de l'année 1997). Chaque observation laissée de côté figure en abscisses. L'échelle des ordonnées n'est pas donnée par simplicité (manipulée pour illustrer des covariations d'indices qui varient sur des échelles très différentes). Cercles pleins : valeur observée (nombre de captures de campagnols réalisé), les cercles évidés : R^2 du modèle, triangles : critère de Cross-Validation Généralisée (« GCV »), croix : équivalent en degrés de liberté (« edf ») pour le terme lissé.

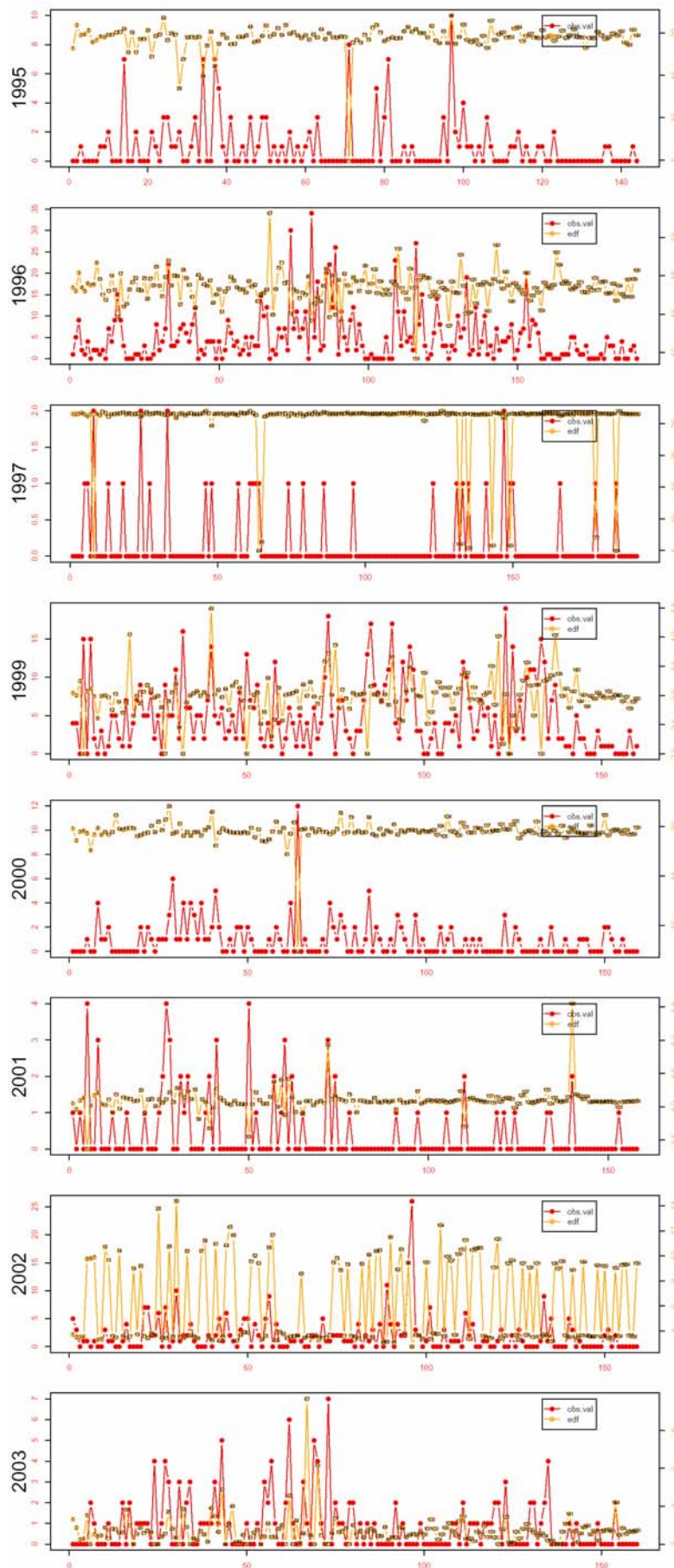


Figure IV-14

Jackknife des GAMs d'abondance de campagnols (sélection du lissage automatique)

Abscisses : numéro de l'observation. Points sombres : valeur observée (nombre de captures de campagnols réalisé : échelle sur l'axe gauche). Points clairs : nombre d'équivalents degrés de liberté (« edf ») pour le terme lissé (échelle sur l'axe droit), avec le numéro d'observation en surimpression. Attention, noter la faible gamme de variation des « edf » certaines années.

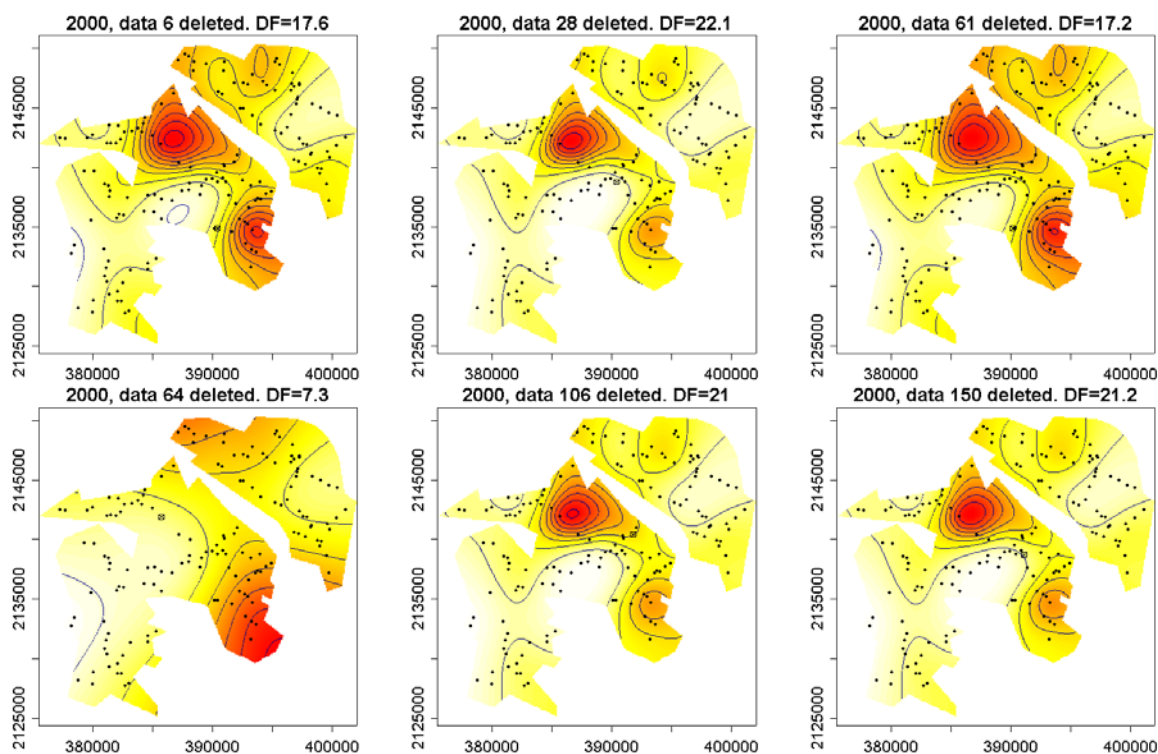


Figure IV-15 : Exemple d'une donnée très influente (n°64, année 2000).

Extrait des cartes des surfaces prédites par le GAM en 2000, après suppression d'une donnée. Le nombre de degrés de liberté de la surface (estimé automatiquement) et la donnée supprimée sont indiqués dans le titre de chaque panneau. La densité de couleur augmente avec la valeur prédite, l'échelle est relative, donc non comparable entre cartes. Chaque donnée est localisée par un point noir, la donnée supprimée est indiquée par un carré à diagonales barrées.

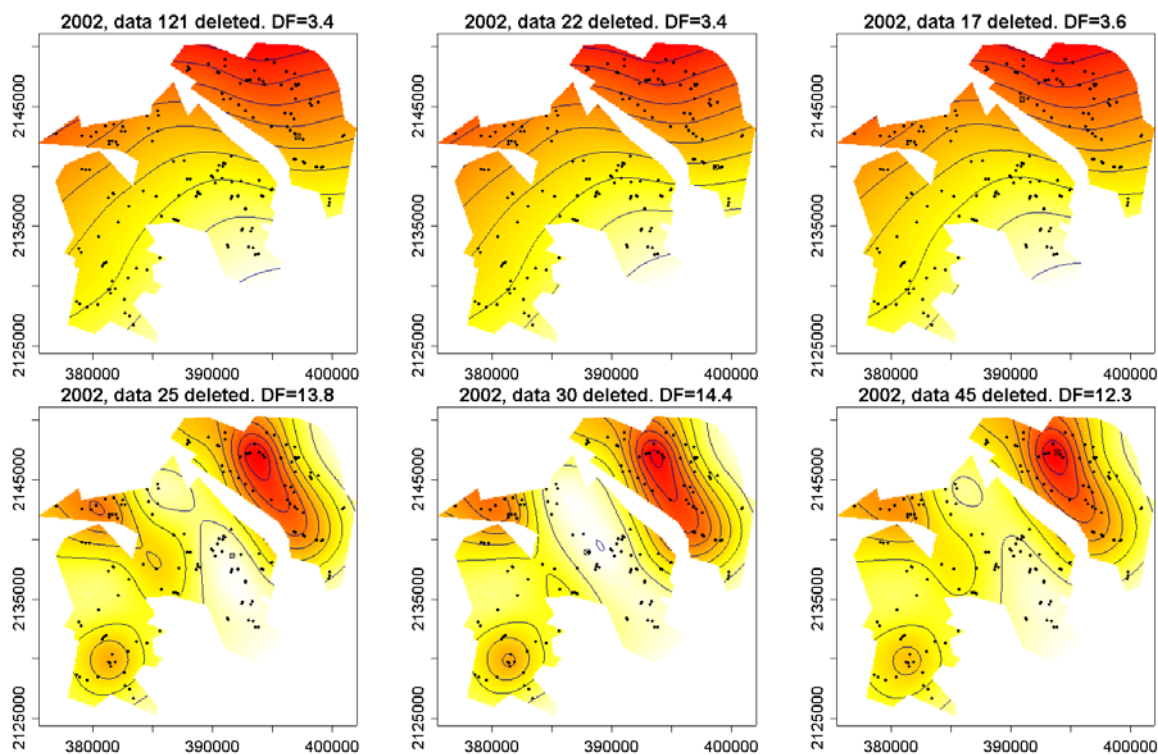


Figure IV-16 : Exemple de deux minima locaux dans l'estimation du degré de lissage (année 2002).

Voir figure précédente pour la légende.

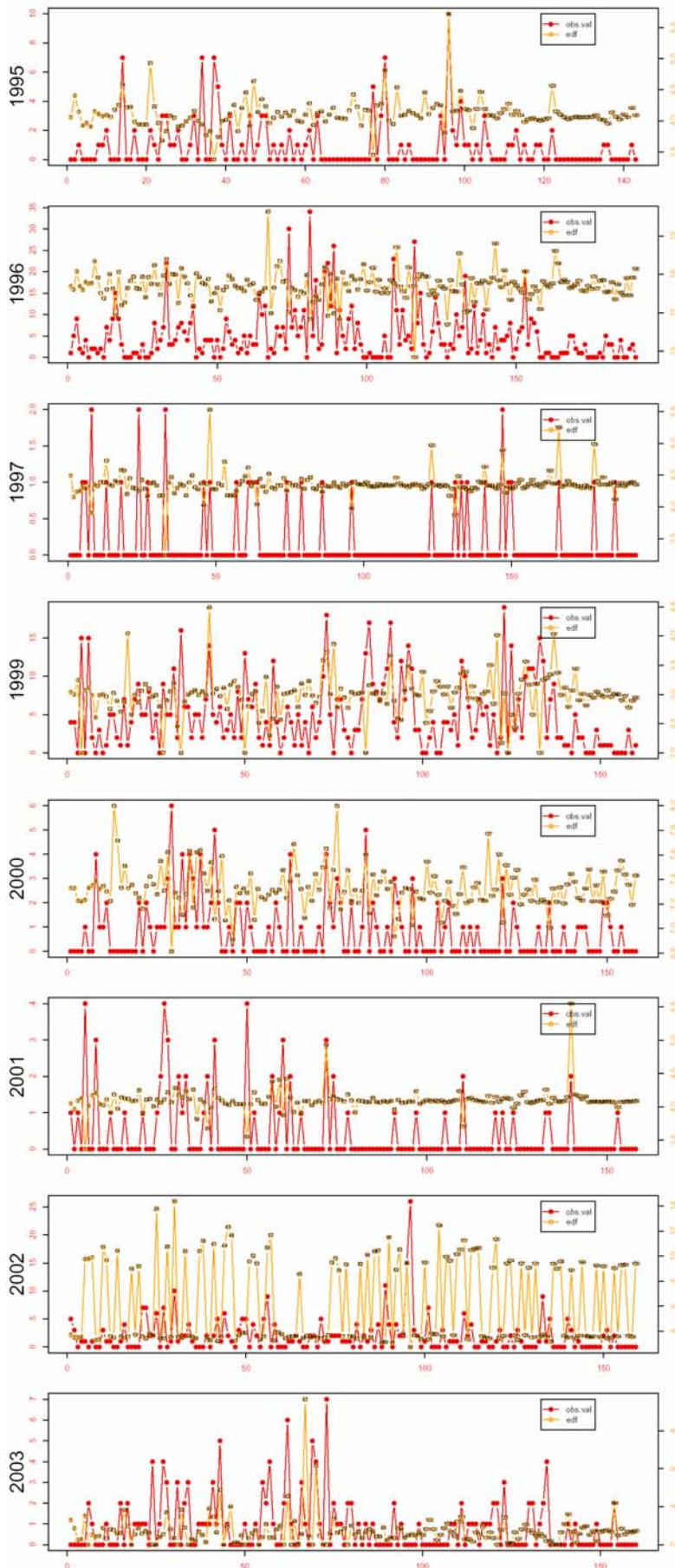


Figure IV-17

Jackknife des GAMs d'abondance de campagnols, avec contraintes sur le lissage et suppression d'outliers, le cas échéant.

Abscisses : numéro de l'observation. Points sombres : valeur observée (nombre de captures de campagnols réalisé : échelle sur l'axe gauche). Points clairs : nombre d'équivalents degrés de liberté (« edf ») pour le terme lissé (échelle sur l'axe droit), avec le numéro d'observation en surimpression. Attention à la gamme de variation des « edf ».

Pour chaque année, le degré de lissage (\approx edf) varie plus ou moins en fonction du jeu de données utilisé, avec des signatures différentes (Figure IV-14). Plusieurs cas se présentent, auxquels nous avons apporté les solutions suivantes : **1)** modèle robuste (1996, 1999, 2001, 2003) - pas de modification ; **2)** modèle peu robuste, une donnée très influente génère à elle seule un pic d'abondance et un nombre de degrés de liberté très élevé (années 1995, 2000, Figure IV-15) - solution : suppression de la donnée et contrainte sur le nombre de degrés de liberté ; **3)** modèle instable : l'algorithme d'estimation du degré de lissage (par GCV) balance entre deux minima locaux en fonction des données non utilisées, mais produit des cartes très répétées dans chaque cas (années 1997 et 2002, Figure IV-16) – solutions : *i)* contrainte sur le paramètre de lissage en 1997 pour garder le modèle le plus parcimonieux (année crash avec nombreuses données nulles, le modèle à 27 edf paraît sur-paramétré), *ii)* en 2002, les surfaces des modèles les plus détaillés sont stables, le nombre d'edf (11) paraît raisonnable, pas de modification.

La procédure de jackknife, répétée après la correction des modèles, suggère que ceux-ci sont à présent plus robustes, avec un nombre de degrés de liberté et des surfaces prédites très consistantes (voir Figure IV-17 pour les edf). Ces modèles indiquent des variations spatiales d'abondance de campagnols significatives pour 7 des 9 années analysées, et une tendance non significative en 1999. Les tendances prédites sont représentées dans la Figure IV-18a et b. La comparaison des cartes sur une même échelle de couleurs fait ressortir la prédominance nette des variations interannuelles par rapport aux variations spatiales. Seule l'année 1996 (et dans une moindre mesure, 2002) comporte des variations locales d'une ampleur comparable aux variations interannuelles (Figure IV-18b). En revanche, les variations liées aux tendances spatiales ou à l'effet du type de culture sont du même ordre de grandeur (Figure IV-19).

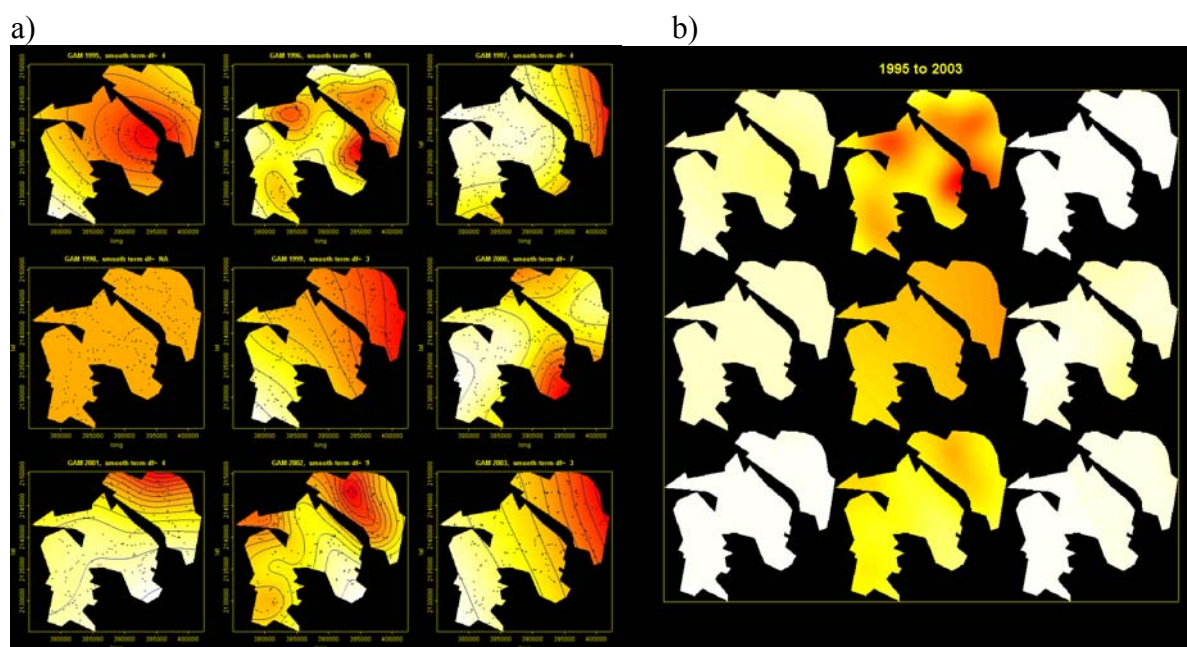


Figure IV-18

Surfaces de tendances des abondances de campagnols prédites par les GAMs finaux. La prédiction concerne seulement le terme lissé, le type de culture (« céréale ») et la session de capture (« Juin ») sont maintenus constants. a) échelle de couleur relative à chaque année ; b) échelle absolue comparable entre cartes.

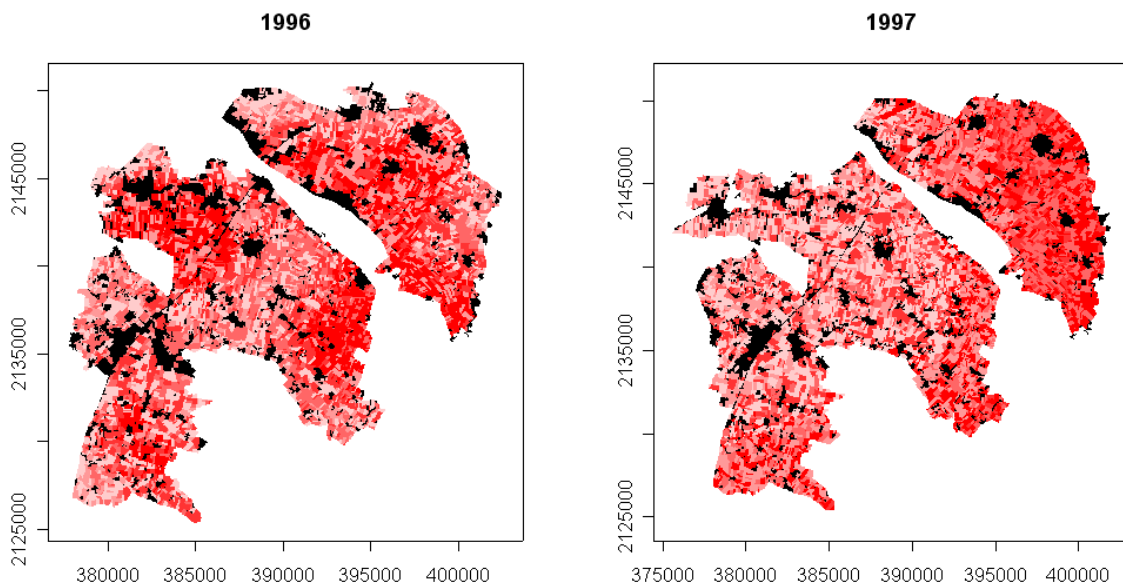


Figure IV-19

Abondances de campagnols prédites par les GAMs finaux (la densité prédite augmente du clair vers le foncé); exemple des années 1996 et 1997. La prédiction inclut l'effet du type de culture et la surface de tendance. Les échelles de couleurs sont différentes entre cartes. Les polygones noirs représentent des surfaces où l'abondance n'a pas été prédite (village, forêt, type de culture non renseigné ou différent des 7 catégories principales).

4.4 Conclusion

Les GAMs sont très utilisés en écologie pour produire des cartes notamment (Guisan, Edwards, & Hastie 2002; Lehmann, Overton, & Leathwick 2003). Peu d'études ont comparé les performances des GAMs à d'autres méthodes (Moisen & Frescino 2002), mais leur fiabilité dans ce type d'application reste mal connue. Ceci est d'autant plus préoccupant que les modèles de distribution spatiale reposent généralement sur des données de comptages ou de présence/absence dans lesquelles les valeurs nulles sont souvent sur-représentées. Malgré les procédures de cross-validation, supposées sélectionner les degrés de lissage de manière optimale (Hastie & Tibshirani 1990; Hutchinson 1998; Wood & Augustin 2002), les GAMs sont connus comme étant prônes à la surparamétrisation, en particulier pour des données binomiales et avec des jeux de données limités (Hastie & Tibshirani 1990). Notamment, des zones ne comportant que des absences auront tendance à tirer fortement le modèle localement du fait de sa souplesse. L'examen des erreurs standard des prédictions, susceptible de mettre en évidence ces phénomènes, est de plus particulièrement malaisé dans le cas de surfaces dans l'espace.

Notre jeu de données sur les campagnols tombe dans la catégorie des données sur-représentées en zéros, lors des années de « crash » (e.g. 1997). Barry & Welsh (2002) proposent une méthode pour estimer des GAMs avec une masse de données en zéros à l'aide de distributions de Poisson ou négative binomiales tronquées. Cette approche n'a pas été testée ici, car la première étape consiste à modéliser la présence selon une loi binomiale, étape en soi problématique dans nos années les plus extrêmes (1997...). De plus, l'effectif (sachant présence) est supposé indépendant la probabilité de présence dans ce modèle, ce qui ne paraît

pas réaliste dans notre cas, mais pourrait donner des résultats intéressants dans d'autres situations.

Nous avons proposé une approche pragmatique qui se concentre sur le point de la robustesse du choix des paramètres de lissage face à des outliers. L'utilisation du jackknife donne des résultats intéressants dans la mesure où elle permet d'identifier des données ou modèles problématiques. Cependant, la démarche adoptée pour juger et rectifier ces modèles repose pour partie sur des jugements arbitraires, et un certain nombre de questions restent en suspens, par exemple :

- Quand décider qu'un modèle est sur-paramétré (1997 ?) ou non (2002 ?), et faut-il prendre en considération le nombre de données non nulles dans ce choix ?
- Quand décider que deux cartes se ressemblent ? Il serait souhaitable de disposer de critères objectifs, mais de simples indices de distance (e.g. euclidienne) représentent un résumé assez incomplet de la différence entre deux cartes (de nombreuses configurations spatiales peuvent donner le même indice). Couto (2003) passe en revue plusieurs indices spécifiques adaptés à la comparaison de cartes multicolores, traduisant des aspects différents.
- Quel traitement pour une donnée influente ? Nous avons ici arbitrairement choisi de supprimer les données perturbantes. Outre qu'elle est brutale et perd de l'information, cette approche atteint rapidement ses limites, notamment lorsque le nombre d'outliers devient non négligeable. Une approche plus satisfaisante consisterait à estimer des modèles résistants aux outliers, en leur appliquant une pondération plus faible (Hastie & Tibshirani 1990). Cependant, cette approche est relativement inefficace contre la surparamétrisation car elle n'agit que sur les données à forts résidus. En outre, le cas de paires de variables (ici les coordonnées X et Y) est plus complexe à traiter et reste une question ouverte (Hastie & Tibshirani 1990).

Néanmoins, les cartes obtenues deviennent stables après les ajustements opérés. Elles suggèrent qu'il existe une hétérogénéité significative des abondances de campagnols sur la zone d'étude, malgré le relatif synchronisme des fluctuations des populations. La taille du jeu de données est cependant trop limitée pour pouvoir estimer si ces variations sont plus importantes en avril qu'en juin, comme suggéré par les analyses de synchronisme (4.1). Les structures observées sont mobiles d'une année à l'autre, et pourraient rappeler des vagues se déplaçant du Nord-Ouest vers Est, rappelant les *travelling waves* observées notamment en Ecosse (Lambin et al. 1998; Mackinnon et al. 2001). Cependant, le rapport entre la taille des structures observées et la taille de notre secteur d'étude (c. 1/4 à 1/2) n'offre pas de répliquats spatiaux du phénomène et rend de ce fait assez illusoire un test définitif de cette hypothèse. Enfin, la comparaison avec les « vagues » observées en Ecosse s'arrête au fait que ces structures ne représenteraient qu'un effet additif et de faible ampleur par rapport aux variations interannuelles globalement synchrones à plus grande échelle.

5 Discussion

L'analyse des données de captures de campagnols dans notre zone d'étude a permis de mieux cerner leur structure spatiale et temporelle. L'image générale qui ressort de ces analyses est celle d'une grande hétérogénéité des *patterns* d'abondance, à des échelles imbriquées. A l'échelle des parcelles, nous n'avons pas trouvé de dépendance spatiale ou temporelle marquée (4.2.3). Cette absence d'autocorrélation contraste avec la vue classique des populations en écologie, qui sont interconnectées par la dispersion, et de ce fait non indépendantes à petite échelle (Ranta, Kaitala, & Lundberg 1998; Bjornstad, Ims, & Lambin 1999). Elle contraste également avec les *patterns* à grandes échelles spatiale et temporelle

dans notre système, où la présence des cycles (Yoccoz *et al.* in prep.) et leur synchronisation dans l'espace (§ 4.1.3) suggèrent une forte structuration spatio-temporelle des abondances.

L'existence d'une dispersion active n'est pas pour autant remise en cause chez le campagnol des champs. L'explication la plus vraisemblable de ces *patterns* réside selon nous dans l'effet des pratiques agricoles, qui détruisent les populations de rongeurs (et leurs dépendances) de manière aléatoire dans le temps et dans l'espace (4.2.3). Ces perturbations peuvent également dans une bonne mesure expliquer le niveau de synchronisme inférieur à celui généralement attendu pour des populations cycliques (Bjornstad, Ims, & Lambin 1999; Bjornstad 2000).

Si les pratiques culturales sont fortement hétérogènes à petite échelle (quelques parcelles), elles sont en revanche remarquablement homogènes à grande échelle (zone d'étude / région), aussi bien au niveau de l'occupation des sols que de la phénologie des travaux agricoles. Le synchronisme global des cycles dans cette population de campagnols n'est donc pas un paradoxe, si au-moins une des conditions suivantes s'applique :

- La dispersion à « grande distance » est suffisamment fréquente pour compenser les pertes dues aux travaux agricoles. A ce titre, rappelons que de faibles quantités de dispersants peuvent suffire à générer une synchronisation à grande échelle (Blasius, Huppert, & Stone 1999)
- La synchronisation est assurée par des prédateurs spécialistes nomades (Regional Synchrony Hypothesis) (Ims & Andreassen 2000)
- Le synchronisme est assuré par des variations environnementales à grande échelle (effet Moran) (Hudson & Cattadori 1999)

En revanche, la persistance des cycles demeure en soi étonnante dans un système rendu extrêmement bruité et saisonnier par les fauches et le labour. Une diminution saisonnière des abondances de campagnols n'est toutefois pas incompatible avec l'existence de cycles. La diminution des abondances de rongeurs au cours de la saison de reproduction par les prédateurs apparaît en effet comme une caractéristique des systèmes (cycliques) Scandinaves (Ims & Andreassen 2000). La mortalité due aux prédateurs paraît cependant sans commune mesure avec celle, densité-indépendante et quasi-totale, occasionnée par le labour. Butet & Leroux (2001) proposent que la diminution de la proportion de cultures prairiales pérennes dans le paysage agricole provoque une atténuation des cycles du campagnol des champs. Dans notre secteur d'étude, les densités les plus élevées en phase de crash se situent dans les milieux prairiaux. Ceci va plutôt dans le sens d'un effet refuge pour les campagnols (Jacob 2003), sans toutefois constituer une preuve forte, et tend à corroborer l'hypothèse de Butet & Leroux. En revanche, aucun effet de la distance à ces milieux n'a été détecté, suggérant que les parcelles pérennes ne sont pas la source principale de la recolonisation des zones labourées. Il est possible par exemple que la fraction de population survivante soit suffisante à la recolonisation, ou que celle-ci ait lieu à partir des bordures enherbées des parcelles.

Les particularités des systèmes agricoles intensifs, comme leur hétérogénéité et leur dynamique importante, offrent l'opportunité d'aborder la question du synchronisme et des cycles de populations sous un angle quelque peu différent des études classiques en milieu peu perturbé. Une analyse améliorée et plus approfondie des données existantes devrait sans aucun doute apporter de nouvelles connaissances sur le fonctionnement de ce système (Carlslake *et al.*, in prep). Enfin, il serait intéressant d'évaluer le rôle (instrumental, perturbateur ou nul) des pratiques agricoles et de leur saisonnalité dans la cyclicité et/ou le synchronisme. Quelques points clé nécessiteraient cependant l'acquisition de données spécifiques:

- Le moteur des cycles : quel est le processus capable de réguler la population de campagnols de manière densité-dépendante avec retard ? Les prédateurs principaux des

campagnols en plaine ouverte ont un comportement de spécialistes nomades: busards cendré et Saint-Martin, faucon crécerelle. Ces prédateurs, comme les généralistes, ont un effet stabilisant sur les cycles, à l'inverse des spécialistes sédentaires (Hanski et al. 2001). Dans cette catégorie, la belette est notamment présente sur la zone, voire communément observée lors des années pic (obs. pers., Arroyo comm. pers). Sa densité et son impact sont jugés faibles, mais aucun élément quantitatif objectif n'est actuellement disponible. D'autres spécialistes que les prédateurs peuvent également être impliqués et devraient être recherchés, notamment les parasites ou pathogènes.

- L'impact des travaux agricoles : il serait utile de mesurer précisément le taux de mortalité occasionné par les travaux agricoles comme le labour (impact direct) ou les fauches (impact indirect par la prédation ?), ainsi que la réponse des campagnols survivant à ces travaux (dispersion ?).
- La dispersion : elle semble à priori un paramètre clé pour expliquer la recolonisation des parcelles de cultures annuelles après labour, et éventuellement la synchronisation spatiale des cycles. Au-delà des valeurs données par Boyce & Boyce (1988a), il serait nécessaire d'estimer la fréquence et la distance de dispersion des campagnols pour les différents types de cultures, ainsi que l'effet de la densité sur cette dispersion.
- Les bandes enherbées (bordures de chemins) : quel rôle dans la recolonisation des parcelles par les campagnols ?

Ces informations permettraient notamment de construire un modèle pour prédire l'évolution de la dynamique des campagnols en relation avec celle des politiques agricoles, et par suite leur impact sur les prédateurs comme le busard cendré (Butet & Leroux 1993; Butet & Leroux 2001; Arroyo, Garcia, & Bretagnolle 2002).

Les conséquences immédiates de la structure spatiale et temporelle des proies pour les busards peuvent être à plusieurs niveaux. A l'échelle des parcelles, l'hétérogénéité des abondances de proies due aux types de cultures devrait influencer les stratégies de recherche alimentaire du prédateur (Stephens & Krebs 1986). A plus large échelle, les tendances trouvées sont susceptibles d'affecter les densités de couples nicheurs. En retour, une concentration des prédateurs spécialistes sur les foyers d'abondance de campagnols pourrait contribuer à synchroniser les fluctuations des proies à large échelle. Le Chapitre V se propose d'évaluer la contribution de l'hétérogénéité des ressources à la distribution spatiale du busard cendré, à l'échelle de notre secteur d'étude.

Chapitre V. Contribution respective de l'habitat, des proies et des conspécifiques dans le patron de distribution des nids

Ce chapitre résume l'article 2 (Annexe 2) : "Contrasting the effects of habitat quality, resource availability and conspecific attraction at different scales on the spatial distribution of a raptor".

Thomas Cornulier, Beatriz E. Arroyo, Vincent Bretagnolle

Pour soumission à *Journal of Animal Ecology*.

1 Contexte

Les études de la distribution spatiale d'animaux suivent généralement deux grandes voies distinctes, issues de traditions différentes, à savoir d'une part une approche écologique « traditionnelle », qui cherche à mettre en relation l'abondance des organismes en fonction d'un environnement complexe, par exemple à l'aide de régressions multiples (Boyce & McDonald 1999) ou de modèles statistiques multivariés (Aebischer, Robertson, & Kenward 1993; Brotons et al. 2004), et d'autre part une approche issue notamment de l'écologie comportementale, qui s'intéresse en particulier aux mécanismes (comportementaux) qui déterminent la distribution des individus, en se basant sur des modèles mécanistes simples, dans un environnement qui se résume à son plus strict essentiel (Tregenza 1995; Beauchamp, Bélisle, & Giraldeau 1997; Rowcliffe, Sutherland, & Watkinson 1999; Sutherland 1996).

Les deux approches ont pour objectif commun de comprendre la relation entre l'organisme et les ressources, afin de prédire leur distribution et abondance, souvent dans un but appliqué à la conservation des espèces. L'approche corrélative est performante car elle est capable de prendre en compte la complexité de l'environnement de manière réaliste, mais elle est relativement faible pour prédire le résultat de situations nouvelles. De son côté, l'approche mécaniste est plus puissante en termes de prédiction, mais s'accommode mal de contraintes environnementales multiples. Par conséquent, des études ont cherché à savoir quelle approche, mécaniste ou corrélative, devrait être privilégiée pour telle ou telle application (Robertson et al. 2003). La question est bien évidemment intéressante, mais une démarche alternative cherchant à combiner les deux approches pourrait se révéler plus fructueuse.

Les modèles de processus ponctuels sont des modèles statistiques, corrélatifs, qui permettent de modéliser des interactions spatiales entre points ou individus (Mateu, Uso, & Montes 1998). Les interactions prennent la forme de fonctions dont la structure est en général prédéfinie en fonction des mécanismes supposés. Les paramètres de ces fonctions sont ajustés aux données, permettant de comparer la capacité de différents processus à expliquer les patrons observés. Ces modèles, bien que statistiques, peuvent donc être considérés comme mécanistes ou semi-mécanistes. Jusqu'à récemment, ces modèles étaient difficilement applicables à des cas où l'intensité des processus était hétérogène, par exemple à cause de l'effet de variables environnementales (Cressie 1993). Cependant, des développements successifs par Berman et Turner (1992) et Baddeley et Turner (2000) étendent leur champ d'action, en permettant d'estimer facilement l'effet des variables externes, dans le cadre familier des GLMs.

L'analyse des composantes de la distribution spatiale du busard cendré est rendue complexe par la nature ponctuelle des données de localisation des nids, et par les nombreuses variables quantitatives ou qualitatives pouvant influencer la densité des oiseaux. Elle constitue une bonne opportunité de tester ces méthodes nouvelles sur des exemples réels en écologie.

Nous avons cherché à établir dans quelle mesure cette approche pouvait apporter une amélioration des modèles de sélection de l'habitat, et une meilleure compréhension des processus déterminant la distribution spatiale.

Cette étude se base sur deux prédictions simples, l'une concernant la sélection de l'habitat, l'autre le comportement agrégatif. Dans l'Ouest de la France et notre zone d'étude, le busard cendré est soumis à de fortes variations interannuelles de l'abondance de sa proie, le campagnol des champs, auxquelles il répond numériquement (Butet & Leroux 1993; Butet & Leroux 2001; Salamolard et al. 2000). L'étude de la distribution de la proie (0) suggère qu'il existe également des variations spatiales de l'abondance des campagnols, qui se traduisent par une forte hétérogénéité à l'échelle des parcelles agricoles, ainsi que des tendances à plus grande échelle (quelques km). La première prédiction est que la distribution des proies détermine pour une grande part celle des busards, par analogie aux variations temporelles observées. La nidification en colonies est susceptible de générer des écarts localement entre l'abondance des proies et celle des rapaces, d'une part car le nombre de prédateurs est plus élevé que la ressource ne le prédit, et d'autre part à cause d'une déplétion accrue des stocks de proies à proximité des colonies (Lewis et al. 2001). Chez une espèce semi-coloniale et donc flexible comme le busard cendré, on peut également prédire que l'agrégation devrait diminuer lorsque la ressource alimentaire devient limitante, afin de limiter les coûts liés à la compétition intraspécifique par déplétion et/ou interférence.

2 Principe de l'approche

L'analyse présentée dans cette étude est l'approfondissement de celle, exploratoire, menée au Chapitre III sur le busard cendré. En particulier, le nombre de variables environnementales est augmenté pour tenter de prendre en compte tous les paramètres de l'environnement suspectés d'avoir un effet sur la distribution des busards. Chacune des variables est calculée pour chaque localité de la zone d'étude et chaque année comme la proportion du type d'habitat considéré dans un rayon donné (500, 1000, 1500, 2000, 3000, 5000 m). Cette gamme d'échelles spatiales a été choisie en fonction du rayon d'action des busards en chasse : 48 % de l'activité de chasse a lieu dans un rayon de 1 km autour du nid, et 95 % dans un rayon de 4.5 km (Cornulier *et al.* non publié). De plus, l'effet de la distance aux villages et bois est comparé à la proportion de villages et bois dans un rayon donné afin de tester la meilleure manière d'exprimer l'effet (voir Annexe 2). Enfin, les variations spatiales d'abondance de campagnols prédites par les GAMs du Chapitre IV sont proposées comme variable explicative.

Comme pour l'analyse du Chapitre III, les modèles utilisés sont ceux développés par Berman et Turner (1992) et Baddeley & Turner (2000), basés sur des GLM de Poisson (log-linéaires) classiques. Dans un premier temps, une présélection des variables explicatives est effectuée en se basant sur l'AIC des modèles (Venables & Ripley 2002). Dans un deuxième temps, une fonction d'interactions spatiales est ajoutée aux variables sélectionnées, afin d'estimer simultanément l'effet des variables environnementales et les interactions entre points (Baddeley & Turner 2000). Plus précisément, cette fonction estime le potentiel d'interaction (attraction ou inhibition) entre paires de points en fonction de la distance qui les sépare. Plusieurs structures d'interaction sont possibles, à condition qu'elles puissent s'écrire sous forme log-linéaire. En l'occurrence, la fonction « Step » a été choisie, qui estime un potentiel d'interaction constant par morceaux, avec des classes de distances prédéfinies (fonction en escalier). Elle permet donc de décrire des interactions imbriquées à des échelles spatiales différentes, comme des agrégats de territoires par exemple. La déviance des modèles a été calculée à partir du maximum de pseudo-vraisemblance du modèle (Baddeley & Turner 2000).

Tableau V-1

Modèles de sélection de l'habitat sélectionnés pour chaque année. Les covariables (« term ») sont présentées par ordre d'importance en termes de proportion de déviance expliquée (« added dev. », exprimée en % par rapport au modèle nul)

Year	term1	added dev.	term2	added dev.	term3	added dev.	term4	added dev.	habitat model deviance	interaction added dev.	total model deviance
1995	p breed habitat	19.9	p built 500	8.3	p wood 1000	5.7			33.9	13.1	47
1996	p breed habitat	24.2	p hunt 3000 * vole trend	10.5	dist to built-up660	5.3	dist to woodlands1400	1.7	41.9	15.2	57.1
1997	dist to built-up620	16.7	p wood 1000	16.1	p breed habitat	8.3			41.1	11.5	52.6
1998	p breed habitat	16.7	p wood 2000	5.8	p hunt 500	4.9	dist to built-up100	4.7	32.1	13.2	45.3
1999	p breed habitat	30.1	p hunt 2000	9.5	p built 500	7.5	p wood 500	2.5	49.6	4.9	54.5
2000	p breed habitat	20.1	p built 1000	9.7	p hunt 5000	6.5			36.3	17.5	53.8
2001	p breed habitat	32.9	p built 1000	11.8	p hunt 3000	8.6			53.3	7.1	60.4
2002	p breed habitat	27.5	p built 500	11.1	p wood 1000	9.1	p hunt 1500	2.6	50.3	4.5	54.8
2003	p breed habitat	19.6	p built 500	10.9	p wood 1500	10.2	p hunt 5000	3.2	43.9	8.1	52

p breed habitat: proportion d'habitat favorable à la nidification dans un carreau (125*125 m).

p built X / p wood X / p hunt X: proportion de bâti / bois / mileux de chasse préférentiels dans un rayon de X m.

dist to built- upX / dist to woodlandsX: distance à la plus proche zone bâtie ou de boisements, avec un effet seuil (effet constant après X m).

vole trend: tendance à large échelle dans les abondances de campagnols, estimée par un GAM.

3 Synthèse des principaux résultats

Sélection de l'habitat:

Les modèles de sélection de l'habitat obtenus pour chaque année sont relativement similaires du point de vue des couples variable environnementale/échelle spatiale sélectionnés. Les déterminants de la localisation des nids sont, à petite échelle, la disponibilité en milieux de nidification, puis la proportion de zones bâties dans un rayon de 500 à 1000 m. Enfin, la proportion de zones boisées (effet négatif) et de milieux favorables à la chasse (effet positif ; ces milieux sont, incidemment, les mêmes que ceux préférés pour la nidification)

Comportements d'agrégation :

Le niveau d'agrégation des nids a été estimé chaque année par un coefficient d'interaction pour différentes classes de distance. Une attraction a été systématiquement trouvée jusqu'à la distance de 800 m, avec une variabilité interannuelle importante, particulièrement due à la classe de distance 0 – 200 m. L'attraction décroît quand la densité de nids augmente. Bien que le nombre de nids soit bien corrélé à l'abondance de campagnols, le niveau d'attraction était mieux corrélé à la densité de busards qu'à l'abondance des proies (Figure IV-1).

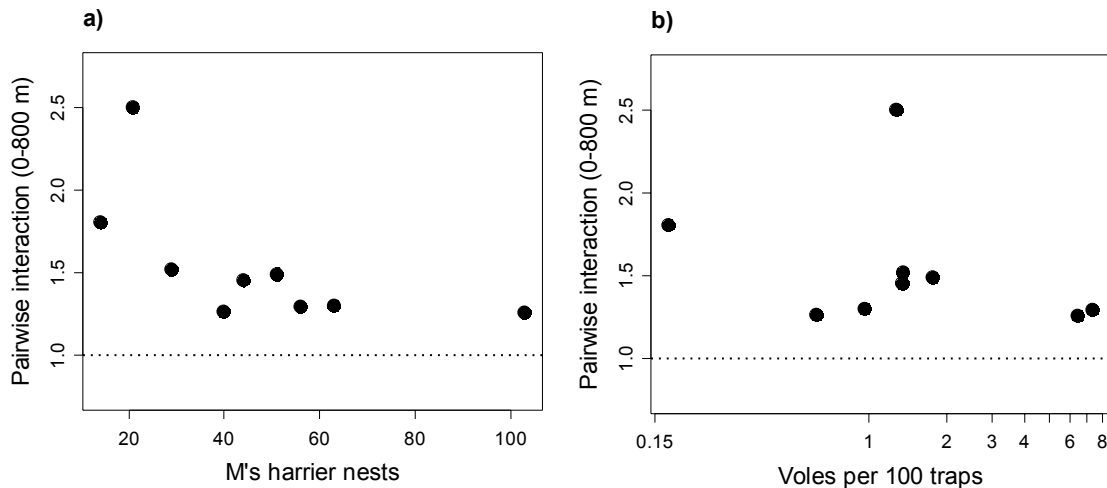


Figure V-1

Relation entre le coefficient d'interaction estimé entre 0 et 800 m et : a) le nombre total de nids dans la zone d'étude; b) l'abondance de campagnols (moyenne annuelle du taux de capture pour 100 pièges). Les valeurs supérieures à la ligne pointillée indiquent une attraction, les valeurs inférieures une répulsion. Chaque point correspond à une année.

4 Discussion

La première prédiction concernant l'habitat est vérifiée : la localisation des busards est effectivement prévisible sur la base de variables environnementales. De plus, l'attraction interindividuelle compte pour une part importante de la distribution. Cependant, la structure du paysage apparaît prépondérante par rapport à la densité de proies. La théorie de la sélection densité-dépendante de l'habitat utilise classiquement la densité de proies comme déterminant de l'abondance de prédateurs (Sutherland 1996). En réalité, la structure du milieu est hétérogène, et ne permet pas aux oiseaux une exploitation maximale des ressources alimentaires. Il est donc nécessaire de raisonner en termes de disponibilité des proies, plutôt qu'en termes d'abondance (Preston 1990; Sutherland 1996). Les busards préfèrent chasser là

où les proies sont abondantes, et où la hauteur et la densité de végétation leur permettent d'accéder aux campagnols qui se trouvent au sol. Ainsi, des types de culture comme le colza hébergent des densités de campagnols importantes, mais sont évitées car elles constituent un écran protecteur pour les rongeurs, du fait de leur hauteur et de leur densité. Les labours et cultures de printemps à terre nue, comme le tournesol et le maïs sont également évités bien qu'offrant un accès aisé au sol pour les prédateurs, car les densités de proies y sont extrêmement faibles. En revanche, les cultures de hauteur moyenne comme les céréales, la luzerne et le Ray-Grass combinent des abondances de campagnols élevées et une accessibilité relativement bonne. La disponibilité de ces cultures apparaît plus importante dans notre zone d'étude que la densité de proies elle-même, au niveau intra-annuel. Ceci est probablement lié au fait que l'hétérogénéité spatiale de la proie est faible vis-à-vis des variations interannuelles (Chapitre IV.4.3).

Outre la présence immédiate d'un type de culture favorable à la nidification, qui constitue un résultat assez trivial, trois autres variables d'habitat ont été sélectionnées : la proportion de zones bâties dans un rayon de 500 à 1000 m (effet négatif), la proportion de cultures favorables à la chasse dans un rayon de 500 à 5000 m (effet positif, voir paragraphe précédent), et la proportion de zones boisées dans un rayon de 500 à 2000 m (effet négatif). Ces trois effets peuvent s'expliquer individuellement (voir discussion de l'article), mais ils concourent tous à l'idée générale que le busard cendré est surtout limité par la surface de zones exploitables dans son rayon d'action (plusieurs km), et surtout à proximité de son nid.

Notre seconde prédiction, concernant les comportements d'agrégation, est en revanche invalidée. Lorsque les campagnols sont rares, les busards ne cherchent pas à « coller au mieux » à la distribution des ressources en espaçant leurs nids plus régulièrement, comme attendu sous l'hypothèse d'une compétition accrue pour les ressources alimentaires (Nilsson, Nilsson, & Sylvén 1982). En fait, des colonies formées de nids très proches persistent quelle que soit la quantité de nourriture disponible ou la densité d'oiseaux. Ceci résulte en une adéquation aux ressources d'autant plus faible que la densité de busards est faible, et donc en une agrégation densité-dépendante dans la direction inverse de celle prédite. Ce résultat est intéressant et suggère que pour contrebalancer une (hypothétique) compétition accrue pour la nourriture, les bénéfices liés à la colonialité devraient augmenter lorsque la densité d'oiseaux diminue. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer des bénéfices densité-dépendants à l'agrégation (voir discussion de l'article, Annexe 2). Nos résultats nous amènent à privilégier celle du « lek caché » (*hidden lek* : une plus grande facilité à rencontrer, sélectionner des partenaires, et obtenir des copulations hors couple dans des groupes serait à l'origine de l'agrégation d'espèces monogames), qui prédit une agrégation densité-dépendante dans le sens de celle que nous observons (Wagner 1997).

Chapitre VI. Effet des interactions interspécifiques sur la distribution des busards

Ce chapitre résume l'article 3 (Annexe 3) : “ Spatial interactions in two sibling raptors sharing common prey ”.

Thomas Cornulier, Beatriz E. Arroyo, Vincent Bretagnolle

Pour soumission à *Animal Behaviour*.

1 Contexte

La structure spatiale des populations est théoriquement un élément clé pour la coexistence d'espèces en compétition, comme il a été démontré principalement en écologie végétale (Tilman & Kareiva 1997). Plusieurs mécanismes de coexistence implicitement ou explicitement spatiaux ont été proposés, comme le compromis entre capacité de colonisation vs. capacité compétitive, qui permet à une espèce compétitivement inférieure de persister en colonisant rapidement les portions d'habitat rendus disponibles par des perturbations environnementales (Tokeshi 1999). D'autre part, la tendance de certaines espèces à s'agréger, soit par attraction, soit par des capacités de dispersion limitées, est connue pour favoriser la ségrégation et la coexistence dans l'espace, en augmentant le rapport de compétition intra-/interspécifique (Tokeshi 1999). Ces mécanismes permettent une coexistence des espèces au niveau régional, en passant par une ségrégation spatiale au niveau local. Cependant, assez peu d'éléments sont disponibles à ce sujet pour des oiseaux (Wiens 1989; Newton 1998). La ségrégation spatiale peut s'exprimer notamment au travers d'une sélection différentielle de l'habitat (Arlettaz 1999), ou par la mise en place d'une territorialité interspécifique (Wiens 1989), ou d'un évitement par le compétiteur inférieur (Sergio, Marchesi, & Pedrini 2003).

Dans une partie de son aire de distribution, le busard cendré vit en sympatrie avec le busard Saint Martin. Ces deux espèces sont morphologiquement et écologiquement jumelles. Comme le busard cendré, le Saint Martin niche dans les milieux ouverts tels que les champs de céréales, et sa proie principale est également le campagnol des champs. Les deux espèces sont connues pour interagir (Garcia & Arroyo 2002), et le chevauchement important des régimes alimentaires (Millon et al. 2002) suggère qu'elles entrent en compétition. Les busards cendré et Saint Martin sont tous les deux présents en nombre dans notre zone d'étude, et suivent des variations d'abondance parallèles en fonction du cycle des campagnols (Figure VI-1). Nous avons donc cherché à estimer la sélection de l'habitat pour chacune des deux espèces, et testé la présence d'interactions spatiales interspécifiques. Notre prédiction suit la même logique que celle effectuée pour l'attraction intraspécifique chez le busard cendré : sous l'hypothèse d'une compétition interspécifique pour la nourriture, la ségrégation entre les deux espèces devrait augmenter, soit par une sélection différentielle de l'habitat, soit par la mise en place d'une territorialité interspécifique.

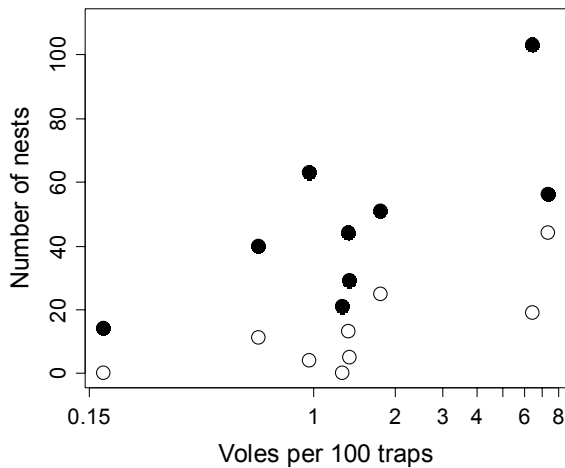


Figure VI-1

Réponse numérique des busard cendré (points noirs) et Saint-martin (points évidés) à l'abondance de campagnols (indice d'abondance basé sur le taux de capture pour 100 pièges en Avril, période d'installation des nids de busards).

2 Principe de l'approche

La procédure choisie consiste à modéliser la distribution de chaque espèce, en se basant sur la démarche adoptée pour l'analyse du Chapitre V pour le busard cendré. Etant donné les faibles différences interannuelles dans la sélection de l'habitat trouvées précédemment, les différentes années de données ont été regroupées en un seul modèle, comportant l'effet année en covariable. Sur un aspect purement pratique, l'estimation de modèles pour des *patterns* de points répliqués n'est pas encore implémentée dans les logiciels disponibles. Elles est rendue d'autant plus compliquée dans notre cas par le fait que l'environnement varie d'année en année suite aux changements d'occupation du sol. Cette difficulté a été contournée en effectuant une translation de 50 km * nombre d'années depuis le début de l'étude pour chaque donnée. La distance de 50 km permet de séparer « spatialement » chaque couche de données (année) d'une distance largement supérieure à la taille de la zone d'étude (*ca.* 30 km en diagonale) et à la portée des interactions estimées (3 km au maximum). Bien entendu, la dépendance temporelle des données n'est pas prise en compte dans cette approche.

Puis nous avons testé l'hypothèse d'indépendance des deux distributions, en utilisant la fonction bivariée L_{12} de Ripley (Ripley 1981). Pour être pertinent, le test doit se baser sur une hypothèse nulle réaliste. Il est donc important de prendre en compte les préférences d'habitat de chaque espèce et son patron d'interactions spatiales. Nous avons donc simulé 500 distributions aléatoires de chaque espèce et chaque année conditionnellement aux modèles de distribution respectifs, et comparé la distribution des statistiques L_{12} des simulations à celle des données réelles.

$$\lambda_2 K_{12} = \frac{1}{N_1} \sum_{i=1}^{N_1} \sum_{j=1}^{N_2} k_{ij} = E(\text{nombre de voisins d'espèce 2 à distance } \leq r \text{ d'un point de}$$

l'espèce 1)

avec λ_2 , la densité de l'espèce 2 ; N_1 l'effectif de l'espèce 1 ; k_{ij} est égal à 1 si la distance entre les points i et j sont à une distance $\leq r$ et égal à 0 sinon.

$$L_{12}(r) = (K_{12}(r) / \pi)^{1/2} - r$$

Le calcul de la fonction L_{12} prend également en compte les effets de bordure par une méthode de translation (non mentionnée dans la définition précédente). Les simulations ont été effectuées par l'implémentation de l'algorithme de Metropolis-Hastings proposée par

Baddeley (fonction 'rmh.default' dans la librairie 'spatstat' pour R) (Baddeley & Turner 2005). Le nombre de points à simuler a été fixé égal au nombre de points observé afin de rendre les simulations plus comparables et de rendre le temps de calcul acceptable. Le nombre d'itérations de la chaîne de Markov a été fixé à 100 000 par essai-erreur.

3 Synthèse des principaux résultats

Sélection de l'habitat et distribution

Pour le busard cendré, un modèle synthétique a été estimé, suite au constat que la sélection de l'habitat varie peu entre années (Chapitre V). Ce modèle est conforme aux modèles obtenus pour chaque année, avec l'effet local du type de culture pour la nidification, un effet positif de la proportion de milieux de chasse dans un rayon de 5000 m, et des effets négatifs de la proportion de villages (500 m), et de bois (500 m). Il diffère des modèles annuels par un effet supplémentaire et négatif de l'abondance de campagnols (Tableau VI-1).

Pour le busard Saint Martin, la sélection de l'habitat reprend les grandes lignes de celle des b. cendrés : effet (moindre) du type de culture pour la nidification, effet positif (comparable) de la proportion de milieux de chasse dans un rayon de 5000 m, effet négatif (plus prononcé) de la proportion de villages dans un rayon de 1000 m, effet négatif (moins marqué) de la proportion de bois dans un rayon de 1000 m. Enfin, on note un léger effet positif des bordures forestières. Les modèles par catégories de densité diffèrent légèrement du modèle total. Notamment, l'effet négatif des villages est plus marqué à faible densité d'oiseaux, et la préférence pour les fortes proportions de terrains de chasse augmente avec la densité. L'effet négatif des bois n'est pas détecté dans les sous-modèles. Lors des années intermédiaires en termes de densité de nids (1996, 2002, correspondant à deux pics d'abondance de campagnols), la densité de nids apparaît négativement corrélée à l'abondance locale de campagnols prédite par les GAMs (Figure VI-2), comme trouvé pour les busards cendrés.

Le busard Saint Martin paraît globalement moins sélectif que le b. cendré, d'après la relative uniformité des niveaux de gris de la Figure VI-3d, mais les tendances restent similaires pour les deux espèces. Les simulations de distribution de nids issues des modèles à interactions par palliers ne parviennent pas à reproduire des distributions réalistes (voir l'article en Annexe 3), car le modèle ne prévoit pas de limite à l'attractivité des points, générant dans la plupart des cas un agrégat unique. Nous avons donc testé un modèle à saturation proposé par Geyer (1999), qui propose que l'attractivité d'un point cesse d'augmenter lorsque son nombre de voisins proches (dans un rayon déterminé) atteint un seuil donné. Les simulations produites à partir du modèle de saturation de Geyer paraissent produire des structures conformes aux distributions observées pour les deux espèces Figure VI-3. Dans le cas du busard Saint Martin cependant, les nids tendent à être plus rapprochés que dans la réalité, ce qui tient au fait que le modèle utilisé pour les simulations ne prend pas en compte l'inhibition des conspécifiques (« territorialité ») à petite échelle (c. 200 m), constatée chez cette espèce.

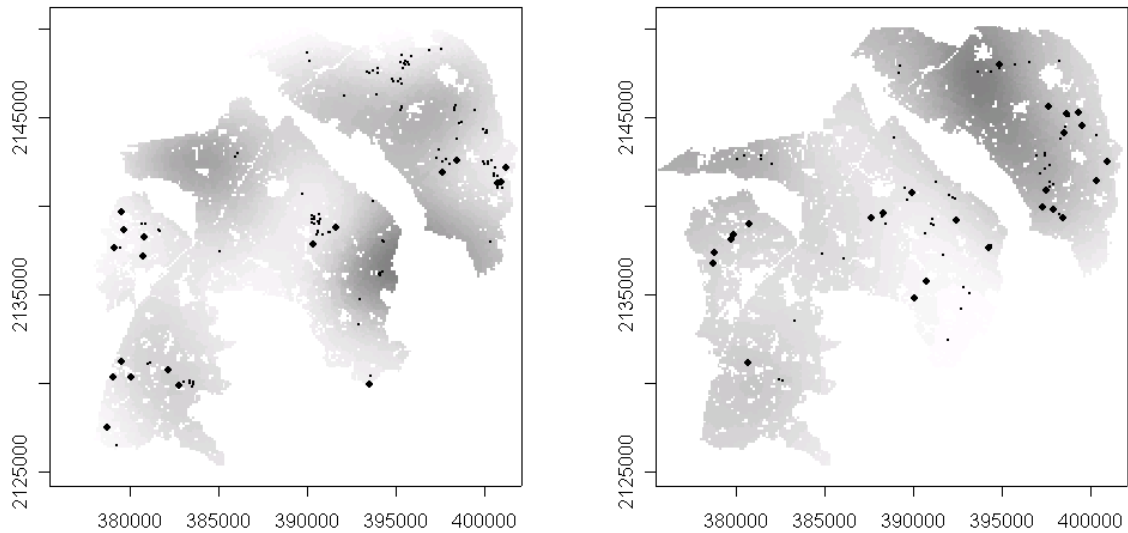


Figure VI-2

Distribution des nids de busard cendré (petits symboles) et de busard Saint martin (grands symboles). Les niveaux de gris représentent l'abondance de campagnols estimée par les GAMs, à gauche, l'année 1996, à droite, 2002.

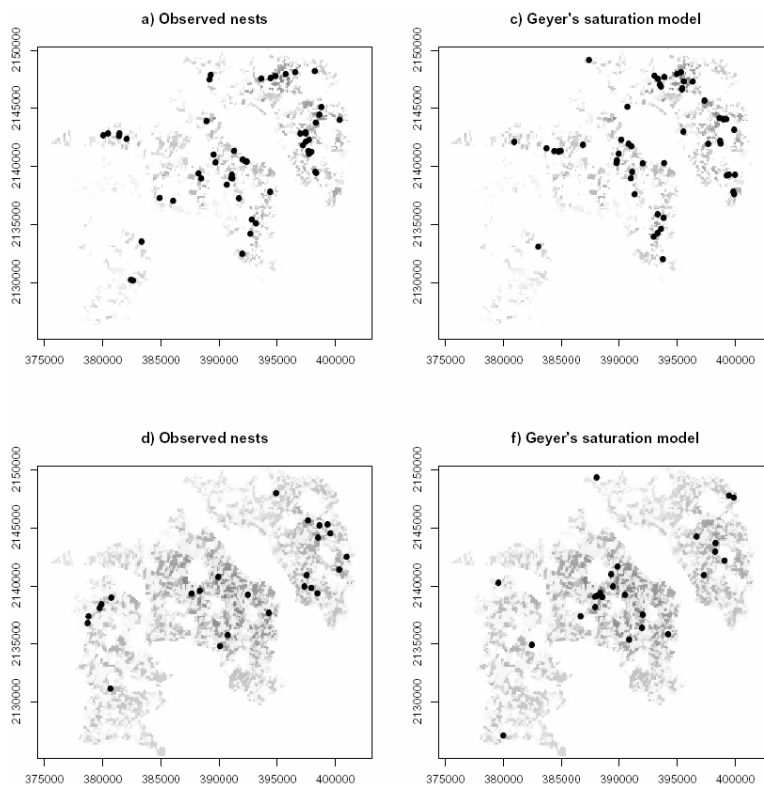


Figure VI-3

Cartes de l'intensité des nids en fonction des variables environnementales, prédite par les modèles de distribution (haut : busard cendré, 2002 ; bas : busard Saint Martin, 2002). Sur les cartes de gauche, les points noirs représentent la distribution des nids observés ; Sur les cartes de droite, une simulation de la distribution des nids d'après le modèle.

Tableau VI-1

Modèles de distribution retenus pour les deux espèces (partie sélection de l'habitat). Le coefficient standardisé (« coeff. ») de chaque variable (« term ») est donné, ainsi que la proportion de déviance expliquée par le modèle (% dev. habitat). Un modèle synthétique comportant toutes les années d'étude (« all ») est estimé pour chaque espèce. Pour le busard Saint Martin, un sous-modèle est détaillé pour trois catégories de taille de population : élevée (1999, 44 couples), intermédiaire (19 et 25 couples; 1996, 2002), faible (4 à 13 couples; 1995, 1998, 2001, 2003) (« high », « inter », « low »).

model	coeff. 1	term 1	coeff. 2	term 2	coeff. 3	term 3	coeff. 4	term 4	coeff. 5	term 5	% dev. habitat
Montagu's Harrier all	3.4	Propbreedcrop	4.85	Phunt5000	-9.71	Pbuilt500	-9.22	Pwood500	-5.39	Vole trend	39.5
Hen Harrier all	1.93	Propbreedcrop	-15.95	Pbuilt1000	0.24	Woodlgth1000	5.11	Phunt5000	-4.51	Pwood1000	28.5
Hen Harrier high	-19.4	Pbuilt1000	3.43	Propbreedcrop	9.93	Phunt5000	0.17	Woodlgth1000			34.4
Hen Harrier inter	1.9	Propbreedcrop	-16.7	Pbuilt500	-27.3	Vole trend	4.28	Phunt5000			19.5
Hen Harrier low	-32.25	Pbuilt1000	2.42	Propbreedcrop							20.5

Montagu's harrier : busard cendré ; Hen harrier : busard Saint Martin

propbreedcrop: proportion d'habitat favorable à la nidification dans un carreau (125*125 m).

p built X / p wood X / p hunt X: proportion de bâti / bois / mileux de chasse préférentiels dans un rayon de X m.

Woodlgth X: longueur de bordure de forêt dans un rayon de X m.

vole trend: tendance à large échelle dans les abondances de campagnols, estimée par un GAM.

Interactions interspécifiques

A partir des simulations précédentes, l'analyse des interactions spatiales interspécifiques suggère que les deux espèces ne sont pas distribuées de manière indépendante. Les intervalles de confiance autour de l'hypothèse de distribution indépendante sont larges (Figure VI-4), et indiquent que pour la gamme de sélection de l'habitat et de taille de population concernée, on obtient facilement, par hasard, une ségrégation ou une convergence des distributions. Néanmoins, pour 5 des 7 années, les nids observés des deux espèces sont significativement plus proches qu'attendu sous l'hypothèse d'une distribution indépendante, basée sur les préférences d'habitat respectives des deux espèces. Pour les deux années restantes (1995, 2003), il n'y a pas d'attraction significative, voire même une ségrégation (jusqu'à 1 km en 2003) entre les deux espèces (Figure VI-4).

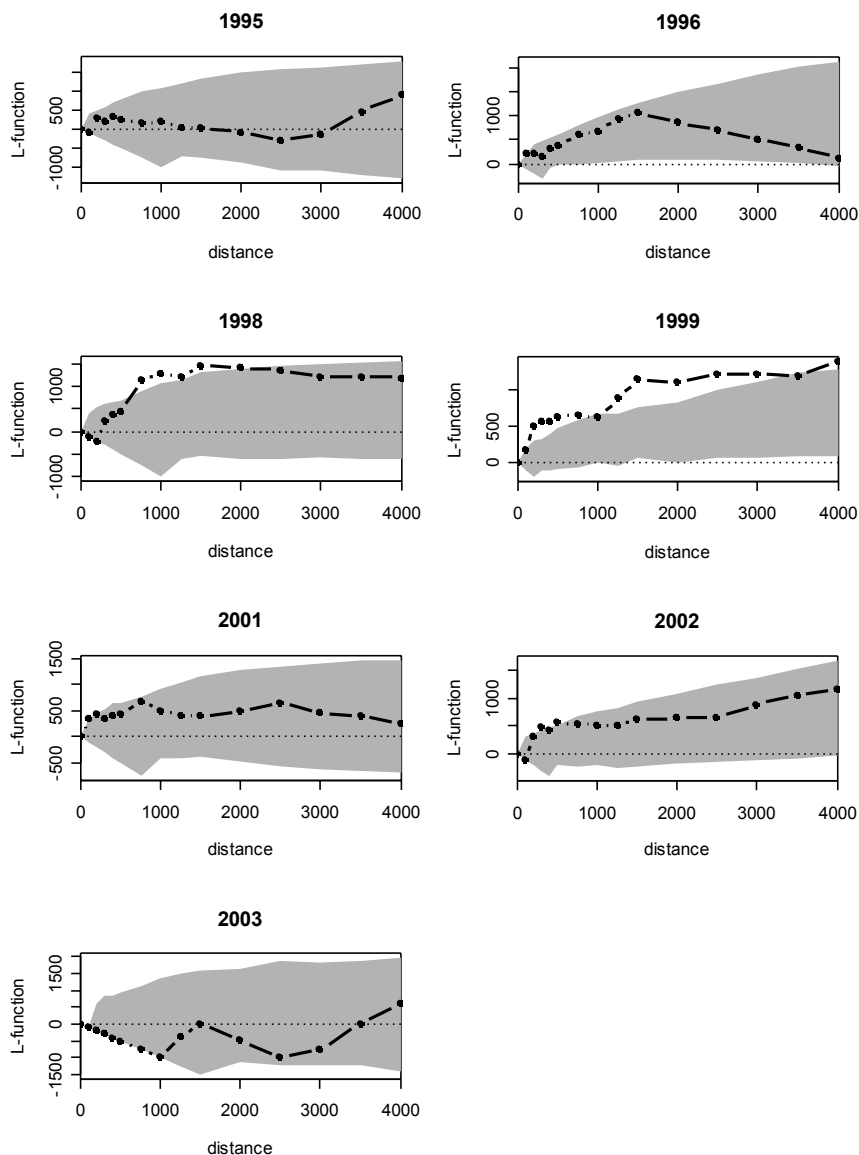


Figure VI-4

Résultat des analyses par la fonction L_{12} de Ripley. Le polygone gris représente l'intervalle de confiance à 95% autour des simulations de distributions indépendantes. Les points noirs sont les valeurs de la fonction L_{12} pour les nids observés. La ligne pointillée $L_{12}=0$ indique l'absence d'interaction ; les valeurs supérieures traduisent une tendance à l'agrégation entre les deux espèces, les valeurs inférieures une tendance à l'inhibition (évitement entre les deux espèces).

4 Discussion

Les faibles différences trouvées par nos modèles entre les deux espèces ne permettent pas de mettre en évidence une ségrégation des deux espèces sur la base des préférences d'habitat, à petite ou à grande échelle. Il n'est pas exclu qu'une différence plus marquée existe sur des variables non mesurées. Cependant, la relative simplicité du système et le nombre de variables considérées dans l'analyse suggèrent que l'hypothèse d'une absence de ségrégation par l'habitat (sur la base de la distribution des nids) est raisonnable. Si une ségrégation existe, elle serait plutôt à rechercher dans les stratégies d'utilisation de l'espace en chasse, comme trouvé par exemple pour des espèces jumelles de Chiroptères se reproduisant en colonies mixtes (Arlettaz 1999). En particulier, le busard cendré semble préférer les milieux très ouverts, alors que le busard Saint Martin aurait une préférence pour les lisières forestières et éventuellement les haies, variable dont nous ne disposons pas actuellement sur SIG.

Contrairement à notre prédiction, les deux espèces ne s'évitent pas, excepté en 2003, où le faible nombre de nids de busard Saint Martin peut suffire à expliquer leur absence à proximité d'un nid de busard cendré. Au contraire, nos résultats indiquent une attraction significative entre les deux espèces, sans que nous ne puissions déterminer si elle est symétrique. Des attractions interspécifiques ont été montrées dans de nombreuses études sur les oiseaux (Mönkkönen & Forsman 2002; Bogliani, Sergio, & Tavecchia 1999; Kruger 2002; Larsen & Grundetjern 1997; Sergio et al. 2004; Wiklund 1978), mais toutes concernent des espèces dont les niches écologiques sont suffisamment distinctes pour que la compétition pour les ressources soit faible. L'hypothèse avancée pour expliquer ces associations interspécifiques est dans tous les cas une protection accrue contre les prédateurs, soit par mise à profit de la capacité de détection de l'autre espèce, soit par association avec des espèces agressives ou dissuasives vis-à-vis des prédateurs potentiels.

Une des causes possibles de la colonialité chez le busard cendré, ou au moins son sous-produit, est la mise en place d'une défense antiprédateurs collective et efficace. La nidification en colonies chez cette espèce est associée à une meilleure détection des prédateurs, à des taux de harcèlement du prédateur plus élevés, tout en diminuant la prise de risque individuelle (Arroyo, Mougeot, & Bretagnolle 2001). De son côté, le busard Saint Martin est une espèce moins agrégée mais plus agressive. Une association entre les deux espèces peut être bénéfique, soit par effet additif (augmentation du nombre d'individus, quelle que soit l'espèce), soit par complémentarité (capacité de détection, capacité de défense), et pourrait donc expliquer nos observations. En renfort de cette hypothèse, Arroyo (comm. pers.) rapporte des observations de busards Saint Martin se joignant au busard cendré lors d'expériences visant à tester les comportements antiprédateurs avec des leurres de prédateurs.

L'attraction entre busards cendré et Saint Martin serait donc conforme à l'hypothèse classique de stratégie antiprédateurs. Cependant, ce type d'association interspécifique n'a à notre connaissance jamais été trouvé auparavant chez des espèces jumelles utilisant apparemment les mêmes ressources (Wiens 1989). La quantité de nourriture est un facteur limitant pour les busards, d'après la réponse numérique et les variations de succès reproducteur constatées (Butet & Leroux 1993; Salamolard et al. 2000). Pourtant, les associations constatées entre les deux busards suggèrent fortement que la présence de congénères ne constitue pas un coût important en terme de compétition pour les ressources alimentaires. Par conséquent, une condition probablement nécessaire à l'agrégation, aussi bien intra- qu'interspécifique, serait que la compétition entre les prédateurs soit faible, que ce soit par interférence ou par déplétion des ressources. Une (quasi) absence de compétition intra- ou interspécifique lorsque la ressource est limitante est contre-intuitive, mais néanmoins possible. Par exemple le taux d'acquisition des proies par le prédateur (la réponse

fonctionnelle) dépend de la densité des proies, et peut expliquer une limitation des prédateurs par leur efficacité de capture (e.g., taux horaire), sans nécessairement provoquer de déplétion, si la proie est soumise à un renouvellement suffisant (Sutherland 1996).

Chapitre VII. Discussion générale

1 Le « cas d'école » Busard cendré

L'analyse de la distribution spatiale des nids de busard cendré a permis de préciser certaines connaissances sur cette espèce, quant à la dimension spatiale de son système social, et quant à sa réponse aux variables environnementales, comme la disponibilité alimentaire ou la structure du paysage. En outre, cette étude a permis de mettre en évidence plusieurs faits nouveaux :

- *Absence d'effet – ou effet négatif – des variations spatiales d'abondance des proies.* L'analyse des abondances de campagnols révèle une forte hétérogénéité à l'échelle inter-parcelles, liée à la mosaïque d'occupation du sol, mais en revanche une relative homogénéité à grande échelle, au regard des variations interannuelles. Ceci explique probablement l'absence ou le peu d'effet en terme de distribution des busards. Ce résultat est cependant à prendre avec des réserves car i) les abondances de campagnols sont basées sur un indice d'abondance dont la linéarité (par rapport à la densité) n'est pas garantie ; ii) les tendances spatiales sont issues des prédictions d'un modèle (GAM) qui produit un lissage des données, ce qui implique une certaine atténuation de l'hétérogénéité spatiale ; iii) l'erreur de prédiction des abondances de campagnols a été ignorée dans le modèle de distribution des busards, ce qui tend à sous-estimer l'erreur autour de l'« effet campagnols », et à donner un poids trop important à des données mal prédites. Néanmoins, nous avons trouvé dans certains cas une corrélation négative entre l'abondance de campagnols et la densité de nids de busards, qui n'est détectable qu'en cumulant plusieurs années de données. Un effet négatif de l'abondance de proie sur la densité d'un prédateur ne paraît pas réaliste. En revanche, nos analyses de distribution des campagnols sont basées sur les données cumulées des mois d'Avril et Juin. Il est donc possible qu'un effet de la prédation par les busards à proximité des colonies soit sensible, notamment en Juin. Cet effet reste relatif, puisque la prédation ne suffit pas à prévenir l'augmentation globale des densités de campagnols au cours de la saison de reproduction. Par contre, il suggère une capacité des busards à synchroniser les variations d'abondance des campagnols dans l'espace. Il paraît peu réaliste d'estimer la distribution des campagnols à partir d'une seule de nos sessions de capture, car celles-ci sont complémentaires dans l'espace. Il est donc difficile, avec les données actuellement disponibles, d'étudier l'effet de la distribution des proies à la date d'installation des oiseaux. En revanche, il pourrait être intéressant d'évaluer la capacité de covariables traduisant la pression de prédation des busards (e.g. nombre de nids pondéré par l'inverse de la distance) à prédire les taux de capture par ligne de pièges. Enfin, si la réponse des busards aux variations de la proie est surtout temporelle dans notre étude, ce résultat tient probablement aux particularités du système étudié (proie cyclique synchrone à grande échelle) et ne peut être généralisé à l'ensemble des populations de busards. On peut s'attendre à une réponse plus marquée aux variations spatiales d'abondance des proies dans les secteurs suffisamment hétérogènes.
- *Un effet positif de la surface de zones de chasse dans le voisinage.* La surface – ou la proportion – d'habitats favorables est souvent utilisée dans les modèles de sélection de l'habitat comme mesure indirecte de la disponibilité en proies, celle-ci étant généralement trop difficile à estimer directement (Brown, Sas, & Bomberger Brown 2002). En l'absence de variabilité spatiale importante de la densité de proies, la proportion d'habitats favorables à la chasse est vraisemblablement le facteur qui affecte

le plus la quantité de ressources disponibles pour les busards. Ceci suggère une forme de sensibilité à l'aire d'habitat favorable (*area sensitivity*) assez différente du sens habituel dans les études de fragmentation de l'habitat (concernent des fragments d'habitats susceptibles d'accueillir une population) (Hambler 2004; Zhanette, Doyle, & Trémont 2000), puisque le busard cendré serait plutôt sensible à la densité d'habitat à petite échelle, au sein de son domaine vital. La densité d'habitat favorable est également une mesure indirecte de la continuité (connectivité) des habitats favorables. Les busards chassent en vol lent et permanent au-dessus des cultures, et les parcelles défavorables sont traversées plus rapidement jusqu'au *patch* suivant. Suite à une capture, la proie unique est rapportée au nid (*single prey loader*), stratégie coûteuse en temps. Nous émettons l'hypothèse (i) que le busard cendré en chasse est contraint par le temps (Stephens & Krebs 1986), et que cette contrainte peut expliquer l'effet positif de la densité/connectivité de zones de chasse. Deux hypothèses alternatives pourraient également expliquer la nécessité de disposer de vastes zones de chasse pour les busards : (ii) interférence intra- ou interindividuelle par dérangement de la proie [le survol des proies est susceptible de provoquer leur retraite temporaire (Goss-Custard 1970; Sutherland 1996)]; (iii) la déplétion locale des proies. Les points (ii) et (iii) nécessitent une disponibilité élevée de zones de chasse de report. Ces hypothèses pourraient être testées de manière indirecte avec des données de comportement de recherche alimentaire adaptées. De telles données ont été collectées par radio-pistage au cours de la thèse mais restent à analyser en détail.

- *Un effet négatif marqué des zones bâties et des boisements sur la densité de nids.* Deux hypothèses ont été émises pour expliquer l'éloignement des nids par rapport aux villages (500-1000 m) ou par rapport aux bois (1000-2000 m). La première suppose que ces habitats sont associés à un risque (de prédation, de dérangement ou de compétition) par les busards. La seconde considère que la nidification à moins de 1000 m de ces habitats impropres à la chasse occulte une part importante des habitats de chasse potentiels, dans une zone où le busard cendré passe environ 50 % de son temps de recherche alimentaire. Bien qu'ayant plus d'arguments en faveur de la seconde, les deux hypothèses sont difficiles à distinguer sur la base des données disponibles, d'autant plus qu'elles ne sont pas mutuellement exclusives. L'effet des villages et bois est le premier déterminant de la distribution des busards en terme de taille d'effet (coefficients standardisés), devant même l'effet pourtant trivial de la disponibilité en habitat de nidification. Il est donc important d'en tenir compte i) pour prédire la distribution des busards dans d'autres zones par exemple ; ii) en cas de mise en place de mesures de conservation sur l'espèce. Les deux hypothèses citées ont des conséquences différentes sur les stratégies à mettre en œuvre : dans le cas de mesures ponctuelles telles que la mise en place de parcelles attractives favorables à la nidification (Arroyo, Garcia, & Bretagnolle 2002), ces parcelles devraient être : hypothèse 1 : à plus d'1 km de toute habitation ou zone boisée, même petite (très restrictif) ; hypothèse 2 : à plus d'1 km d'une zone habitée ou boisée de taille importante, et par extension de tout habitat impropre à la chasse et de surface importante (e.g. lac, bocage dense, monoculture de maïs, tournesol, colza...). Dans le cas de stratégies d'aménagement du territoire à grande échelle (e.g. Natura 2000) : hypothèse 1 : limiter la dispersion de l'habitat (humain) à travers des PLU (Plan Local d'Urbanisme) adaptés ; hypothèse 2 : orienter le développement urbain et des cultures irriguées de manière à préserver de larges portions continues d'habitat favorable, pas d'impératif sur la dispersion de l'habitat
- *La sélection de l'habitat de nidification ne varie pas avec la densité de busards et de proies.* Les variables sélectionnées, leur coefficient et les cartes de densité de nids prédites varient peu entre années. Ce résultat suggère qu'il n'y a pas de redistribution

des oiseaux en fonction de l'abondance des proies, malgré la diversification du régime alimentaire constatée lors des années crash pour les campagnols (Salamolard et al. 2000). En revanche, ce résultat est attendu d'après la stabilité à grande échelle des structures paysagères (seule l'occupation du sol à petite échelle varie fortement), et l'aspect « traditionnel » de la localisation des colonies d'une année sur l'autre.

- *Echelle-dépendance des interactions spatiales.* L'analyse multiéchelle des interactions confirme et précise les analyses plus crues effectuées dans des études antérieures (Arroyo 1995), qui estimaient une portée d'agrégation de 600 m. Le patron d'agrégation du busard cendré apparaît à présent comme une structure différenciée en fonction de l'échelle spatiale : les colonies sont formées d'agrégats très marqués à petite échelle (inférieure à 200 m), et d'associations plus lâches avec des distances inter-nids typiques de 200 à 800 m. La colonialité chez le busard cendré tranche avec la vision traditionnelle des colonies denses trouvées chez les oiseaux marins coloniaux stricts (e.g. mouette tridactyle *Rissa tridactyla*). L'attraction envers les conspécifiques est une fonction décroissante de la distance pour le busard, alors qu'elle est binaire dans une colonie « stricte », avec une attraction extraordinaire pour les voisins immédiats, suivie immédiatement d'une interaction nulle, voire négative au-delà. Chez le busard cendré, les nids isolés semblent n'être que l'extrémité du gradient d'interaction plutôt qu'une réelle stratégie, contrairement à ce qui est suggéré chez certaines espèces comme le moineau friquet *Passer montanus* (Sasvari & Hegyi 1994). D'ailleurs, les simulations par Metropolis-Hastings (Chapitre VI) montrent que le modèle de Geyer est capable de reproduire les couples solitaires comme les agrégats les plus denses. Ceci n'est pas atypique, puisque la distribution des fréquences de tailles de groupes d'animaux est généralement un continuum dominé par des individus solitaires ou des groupes de petite taille (Krause & Ruxton 2002). Dans le cas des busards, la notion même de taille de groupe est d'ailleurs assez floue du fait du gradient d'agrégation.
- *Densité-dépendance des interactions spatiales.* Contrairement à la prédiction que les nids devraient s'espacer lorsque la disponibilité alimentaire diminue, le coefficient d'interaction estimé entre nids augmente lorsque leur densité diminue. Ce coefficient est sujet à mauvaise interprétation, car il exprime un écart à une distribution aléatoire (au sens de « sans interactions spatiales entre nids »), et non une diminution des distances entre nids. En fait, cette variation interannuelle traduit surtout un maintien des colonies denses même à faible effectif (et donc de la structure sociale), ce qui exacerbe l'écart à une distribution « idéale ». L'attraction « additive » envers les conspécifiques implique toujours (par définition) une certaine inadéquation entre la densité locale de nids et la disponibilité alimentaire (Danchin & Wagner 1997). Pour les busards, cet écart est donc le plus marqué à faible densité. La mesure de l'écart entre la densité de prédateurs et la disponibilité des proies à travers la distribution des nids est cependant limitée, car la distribution de l'effort de chasse autour des nids est susceptible d'atténuer ces écarts. Le maintien des agrégats suggère en revanche deux hypothèses : i) la compétition pour les ressources alimentaires (par déplétion) n'est pas suffisante pour provoquer l'espacement des nids, ce qui est cohérent avec l'augmentation générale des abondances de campagnols au cours de la saison de reproduction des busards ; ii) les bénéfices liés aux agrégats sont probablement plus élevés à faible densité (compatible avec un effet Allee). On peut par ailleurs émettre l'hypothèse que l'attraction envers les conspécifiques est favorisée en particulier chez les espèces nomades dont la disponibilité en ressources alimentaires varie rapidement. En effet, l'utilisation d'informations telles que la présence de conspécifiques ou leur taux de capture de proies (Dall et al. 2005) pour détecter rapidement les zones de qualité, ou la plus grande facilité à trouver un partenaire de reproduction (Wagner 1997) devraient constituer des avantages pour

l'exploitation d'une ressource imprévisible. Mais cette hypothèse ne suffit manifestement pas à expliquer la colonialité chez le busard cendré étant donné qu'elle est notée également dans des populations plus stables (Arroyo 1995; Arroyo, Garcia, & Bretagnolle 2004).

- *Attraction entre le busard cendré et le busard Saint Martin.* L'association trouvée entre ces deux espèces est contraire au paradigme selon lequel des prédateurs partageant des ressources trophiques similaires ne peuvent coexister indéfiniment sur un site donné (Gause 1934). Elle est cependant cohérente avec l'hypothèse émise au niveau intraspécifique pour expliquer les patterns d'agrégation du busard cendré : la compétition pour les ressources alimentaires est vraisemblablement faible dans le système étudié. Cette hypothèse amène la prédiction que l'association entre les deux espèces devrait disparaître si une compétition pour la nourriture apparaît. En perspective, cette hypothèse pourrait être testée en répétant notre analyse dans des systèmes où les deux espèces coexistent et partagent des proies dont l'abondance peut être réduite par la prédation. De tels systèmes existent, par exemple au centre de l'Espagne où la proie principale, le lièvre ibérique *Lepus granatensis*, présente une relative stabilité, un taux de renouvellement faible par rapport au campagnol des champs et devient limitante en fin de saison de reproduction (Garcia & Arroyo 2005). Nos analyses ont permis de mettre en évidence un phénomène original, sans toutefois donner d'éléments de réponse quant aux mécanismes impliqués. En particulier, les méthodes utilisées ne permettent pas d'identifier une éventuelle asymétrie de l'interaction entre les deux espèces, limitant ainsi l'interprétation des résultats. Des approches expérimentales pour tester l'hypothèse de stratégies antiprédateurs, ou à défaut, des analyses plus spécifiques seraient à envisager pour approfondir la question. Enfin, concernant notre problématique générale, ces résultats indiquent que le busard Saint Martin, bien que plus territorial et potentiellement compétiteur, ne constitue pas une contrainte importante pour la distribution des nids du busard cendré. En revanche, il n'est pas encore clair si sa présence pourrait être utilisée parmi les prédicteurs de la distribution du b. cendré dans nos modèles.

Cette étude suggère que la sélection de l'habitat et la structure sociale sont peu affectées par les variations d'abondance de la proie, et confirme l'idée selon laquelle le busard cendré est un prédateur spécialiste du campagnol des champs (là où ce rongeur est abondant), dont la réponse est principalement numérique et fonctionnelle (Salamolard et al. 2000).

Si nos modèles permettent d'expliquer la distribution des nids connaissant l'effectif d'une année donnée, la prédiction du nombre de nids de busards cendrés, Saint Martins, et donc leur proportion relative reste plus délicate à obtenir à partir des abondances de campagnols. A titre indicatif, cette approche a été tentée dans les modèles totaux (cumulant toutes les années d'étude), mais le modèle basé sur l'abondance de campagnols (1 degré de liberté) s'est révélé moins performant (d'après l'AIC) que celui intégrant l'effet année (9-1 = 8 degrés de liberté). Ceci suggère plusieurs hypothèses : en premier lieu, le bruit observé dans la relation (approximativement log-linéaire) entre busards et campagnols pourrait être dû à l'erreur d'estimation de l'abondance de campagnols (le nombre de nids de busards est considéré comme relativement précis); Les mécanismes de la réponse numérique ne sont pas clairement établis. Salamolard *et al.* (Salamolard et al. 2000) estiment qu'elle est probablement due au recrutement de « floaters » (individus non reproducteurs lors de conditions défavorables, souvent des oiseaux subadultes) lors des années à forte abondance de campagnols. La dispersion juvénile est en effet élevée chez cette espèce (Amar, Arroyo, & Bretagnolle 2000), et le nomadisme juvénile constituerait l'essentiel du recrutement, plutôt que le nomadisme des adultes, qui sont eux relativement philopatriques (Salamolard et al.

2000). Par conséquent, d'autres contraintes peuvent s'ajouter à la disponibilité des proies pour déterminer le recrutement d'oiseaux nicheurs, comme la survie hivernale (Newton 1998; Arroyo, Garcia, & Bretagnolle 2004), ou des interactions complexes entre dynamique spatio-temporelle des proies, dispersion et âge de première reproduction des oiseaux (Arroyo, Garcia, & Bretagnolle 2004). Cependant, les informations sur chacun de ces paramètres sont encore trop fragmentaires pour s'aventurer à effectuer des prédictions réalistes. Notre approche est peu performante pour prédire la réponse numérique, qui nécessiterait de prendre en compte les relations proie-prédateurs et les dépendances temporelles et spatiales à des échelles en accord avec les processus de dispersion.

Cette étude a par contre rempli ses objectifs principaux : elle a permis de préciser la réponse agrégative, c'est-à-dire la relation entre l'abondance des couples reproducteurs de busard cendré et la disponibilité des ressources, notamment alimentaires. En particulier, elle a mis en évidence un rôle important des contraintes d'habitat à plusieurs échelles spatiales (e.g., disponibilité en sites de nidification, en habitats favorables à la chasse). Elle a également permis de quantifier le rôle des contraintes sociales (colonialité), qui, à faible densité de population, génèrent des écarts importants entre la densité de prédateurs et la disponibilité locale des proies. Contrairement à des espèces coloniales strictes, les contraintes environnementales ou sociales sont du même ordre de grandeur chez le busard cendré, et leur balance exacte semble dépendre avant tout de la densité d'oiseaux.

2 L'analyse de processus de points hétérogènes

L'estimation de potentiels d'interaction par pseudo-vraisemblance dans des processus ponctuels est disponible depuis longtemps (Baddeley & Turner 2000) et a été appliquée en écologie (Mateu, Uso, & Montes 1998; Reich, Joy, & Reynolds 2004). Cependant, le développement de méthodes pour estimer des interactions dans des processus non homogènes grâce à de simples GLMs est plus récent (Baddeley & Turner 2000), et constitue un réel progrès pour l'inférence sur les interactions spatiales (conditionnellement aux variables environnementales connues). Celles-ci apportent en effet une solution générale pour 1) décrire des interactions spatialement imbriquées à différentes échelles (trouvées chez nos trois modèles d'étude : chouette chevêche, busards cendré et Saint Martin), pouvant comporter à la fois de l'inhibition et de l'attraction (e.g. busard Saint Martin) ; 2) prendre en compte les effets confondants de l'habitat à toutes les échelles spatiales. Ces approches n'avaient pas encore été utilisées en écologie à notre connaissance. Par exemple Reich *et al.* (2004) proposent de modéliser la distribution de nids d'autour *Accipiter gentilis* par une méthode proche mais moins intégrée : le potentiel d'inhibition entre nids (territorialité) est d'abord modélisé par pseudo-vraisemblance en supposant l'environnement constant, puis le potentiel associé à la qualité de l'habitat est estimé par régression logistique multiple, sans tenir compte des interactions spatiales. Enfin, le potentiel total est une fonction additive des deux potentiels (Reich, Joy, & Reynolds 2004). Cette approche est moins satisfaisante car les effets des conspécifiques et de l'habitat sont estimés indépendamment. Ceci a peut-être peu d'effet dans leur étude du fait que, même si leur qualité varie, la disponibilité en sites de nidification contribue pour une faible part à la distribution par rapport aux interactions territoriales. Cependant, la même démarche appliquée par exemple à notre jeu de données sur la chouette chevêche (Chapitre III) poserait problème, puisque la modélisation des interactions sans prendre en compte l'hétérogénéité de l'environnement conduit à estimer une attraction virtuelle, et l'effet de l'habitat est sous-estimé si l'on ne prend pas en compte la territorialité. L'estimation simultanée des interactions avec les voisins et avec l'environnement par des méthodes itératives (Baddeley & Turner 2000) semble donc préférable.

2.1 Lacunes méthodologiques

Les méthodes pour processus de points non homogènes sont cependant encore en plein développement (Moller & Waagepetersen 2002), et quelques problèmes pratiques et théoriques restent à résoudre, mentionnés par Baddeley et Turner (2000;2005) : 1) Des fonctions pour diagnostiquer les modèles sont en cours de développement mais pas encore disponibles, nous nous sommes donc basés, à défaut, sur les diagnostics des GLM sous-jacents pour vérifier que l'estimation des paramètres est robuste. 2) La méthode de pseudo-vraisemblance est suspectée d'être inefficace pour estimer des interactions très fortes, mais les auteurs ne fournissent pas de règle pour décider du domaine d'applicabilité. 3) La principale difficulté rencontrée dans notre étude, liée au nombre important de covariables, est l'impossibilité de se baser sur des méthodes de sélection de modèles classiques (AIC, Likelihood Ratio Test) pour les modèles incluant une interaction, car la distribution de la différence de déviance des modèles n'est pas établie théoriquement. La solution adoptée, qui consiste à présélectionner les variables environnementales à l'aide d'une méthode classique en ignorant les interactions dans le modèle reste un compromis critiquable. Une solution proposée par Baddeley (comm. pers.) consiste à comparer la différence de déviance obtenue pour deux modèles à sa distribution estimée par bootstrap, mais cette approche s'avérait prohibitive en temps de calcul.

D'autres difficultés rencontrées pendant ce travail se réfèrent à l'implémentation logicielle par les auteurs, et ont été résolues depuis ou sont en passe de l'être : le temps de calcul nécessaire à l'estimation des modèles a été fortement réduit ; la gestion des covariables dans les modèles était initialement complexe et a nécessité l'écriture de fonctions spécifiques. Cette étude a par ailleurs stimulé une extension du code par Baddeley (comm. pers.), et l'estimation de ce type de modèles est à présent considérablement simplifiée ; L'estimation des modèles avec des *patterns* répliqués n'est pas encore implémentée, et a nécessité une adaptation de la procédure pour l'analyse simultanée de plusieurs années de données (Chapitre VI) ; Enfin, la méthode actuellement disponible pour corriger les effets de bordure (par application d'une zone tampon) génère une perte de taille d'échantillon.

2.2 Perspectives méthodologiques

Les principaux obstacles rencontrés lors de l'estimation des modèles de processus de points non homogènes se rapportent à l'utilisation de la pseudo-vraisemblance (distribution de la déviance inconnue, manque d'efficacité pour les interactions « fortes »). Ces restrictions peuvent être dépassées en maximisant directement la vraisemblance par Markov-Chain Monte-Carlo (MCMC) (Geyer 1999;Moller & Waagepetersen 2002). Cependant, ces approches sont extrêmement coûteuses en temps de calcul, *a fortiori* pour des processus hétérogènes, et nécessitent une méthode spécifique à chaque forme de modèle d'interaction (Baddeley & Turner 2000). Selon Geyer, l'estimation d'un modèle par MCMC tient actuellement plus d'un projet de recherche que d'une analyse de routine. Par conséquent, des développements souhaitables (en cours) consisteraient à rendre ces méthodes plus abordables, et/ou à établir les propriétés des modèles de pseudo-vraisemblance.

Enfin, les fonctions d'interactions constantes par paliers (« Step ») constituent actuellement la seule alternative pour décrire en détail les structures d'interaction complexes (spatialement) hiérarchiques. Des alternatives plus souples, comme les GAMs ont été évoquées par Baddeley (2000), mais restent à développer.

3 Du cas d'école à la généralisation

Les analyses présentées dans cette thèse portent sur un modèle biologique assez idéal, dans la mesure où l'on dispose d'une connaissance quasi-exhaustive de la distribution des individus, d'une caractérisation précise de l'habitat, et que la distribution des ressources alimentaires est relativement bien appréhendée. La sensibilité des résultats aux conditions environnementales à grande et surtout à petite échelle suggère pourtant que toute cette information est nécessaire pour pouvoir interpréter les résultats avec une certaine confiance. La quantité d'information requise pour tirer des conclusions relativement fiables de l'approche est donc contraignante, et peut constituer une limite au développement de ces approches. Cependant, cette complexité ne se rapporte pas à la méthode utilisée, mais à la question posée : il apparaît de plus en plus comme une généralité qu'une bonne connaissance biologique du système étudié est une condition nécessaire pour tirer des conclusions fiables des analyses spatiales en écologie (Real & McElhany 1996; Keitt et al. 2002; Jolles et al. 2002).

Ce constat se rapporte à des problèmes classiques liés à la nature corrélative des études spatiales. En premier lieu, un même *pattern* peut être obtenu par des processus différents. Il est donc difficile de déduire des processus à partir d'études corrélatives. Enfin, malgré l'aspect semi-mécaniste qui peut être apporté par la modélisation des interactions spatiales, ce type d'approche reste phénoménologique, dans le sens où seule la relation visible entre la densité d'animaux et l'habitat est prise en compte. En particulier, les interactions spatiales sont estimées conditionnellement à l'effet des variables environnementales introduites dans le modèle. Par conséquent, il n'est jamais possible de garantir que l'interaction trouvée n'est pas le résultat d'une variable inconnue ou non mesurée (Keitt et al. 2002). Ceci constitue probablement la limitation majeure de notre approche, et il est donc important de garder à l'esprit que les interactions spatiales détectées ne sont « vraies » que par rapport à notre connaissance de l'hétérogénéité de l'environnement.

3.1 Apports de l'approche en écologie

Malgré les limitations mentionnées précédemment, la méthode de Baddeley et Turner (2000) apporte une amélioration sensible des modèles classiques de distribution spatiale d'individus. Cette amélioration se situe sur plusieurs plans :

- En premier lieu, elle a permis *l'analyse combinée de données ponctuelles et quantitatives*. Le traitement de données mixtes (quantitatives et ponctuelles) passe souvent, avant même le stade de l'analyse, par une transformation des points en variables quantitatives : dénombrement, densité, présence, sur un découpage arbitraire de l'espace (« agrégation des données »). Cette pratique pose deux problèmes : d'une part, elle engendre une certaine perte d'information sur la distribution des individus ; d'autre part, le découpage arbitraire n'est pas sans conséquence sur les résultats de l'analyse, un problème connu en géographie sous le nom de « Modifiable Areal Unit Problem » (MAUP) (Jelinski & Wu 1996; Anselin 2002). Celui-ci se décompose en deux aspects : i) l'effet de zonage : pour une même taille d'unité spatiale, de nombreux zonages différents sont possibles, et peuvent fournir des résultats différents selon la répartition des données dans les différentes unités ; ii) effet d'échelle : lorsqu'on augmente la taille des unités d'agrégation des données, les résultats peuvent varier car d'un point de vue statistique, chaque unité est basée sur un nombre de données plus élevé, et présente donc une variance plus stable [par exemple, Armhein (1995) trouve que le coefficient de corrélation augmente avec la taille d'unité par stabilisation de la variance d'échantillonnage]. D'un point de vue biologique, des unités de taille différente peuvent également représenter des processus à des échelles différentes (Fauchald, Erikstad, & Skarsfjord 2000). L'avantage des modèles de processus

ponctuels est de s'adresser à des processus bien identifiés (les interactions entre points) à l'échelle où ils se produisent ;

- *Possibilité de modéliser pratiquement tous les types d'hétérogénéité spatiale.* L'analyse menée sur le busard cendré et la chouette chevêche a montré à travers deux exemples l'importance de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale pour l'analyse des interactions, en particulier à petite échelle (Chapitre III). L'estimation paramétrique de l'effet de covariables sur la densité de points offre des possibilités presque illimitées de modéliser l'hétérogénéité à différentes échelles, sous forme de variations continues (e.g. l'effet de la proportion de zones bâties à proximité du nid pour les busards) ou de patches (e.g. une parcelle favorable à la nidification). Dans une certaine mesure, les méthodes de lissage non paramétriques proposées par Baddeley et Moller (2000), ou par Wiegand (2004) permettaient une prise en compte de variations continues à différentes échelles, mais en aveugle, c'est-à-dire sans aucune garantie quant à la distinction des structures de premier ou de deuxième ordre.
- Une *augmentation du pouvoir explicatif des modèles de sélection de l'habitat* suite à la prise en compte des interactions spatiales. Certains écarts entre l'abondance des animaux et la disponibilité des ressources sont liés à des interactions interindividuelles. Leur prise en compte explicite permet de réduire la part de variance inexpliquée dans les données, comme nous l'avons montré par exemple dans le cas des modèles de distribution du busard cendré (Chapitre V) ;
- Enfin, elle offre la *possibilité de comparer des modèles d'interaction structurellement différents*, et donc de modéliser les *patterns* de manière relativement réaliste d'un point de vue mécaniste. Sur cet aspect, les modèles pour processus ponctuels constituent également un avantage par rapport à l'utilisation des méthodes géostatistiques ou des modèles autorégressifs car ces derniers se basent sur des corrélations spatiales entre partitions voisines de l'espace (en général les carreaux d'une grille), et ne présentent pas cet aspect mécaniste.

A ce titre, plusieurs modèles d'interaction spatiale correspondant à différents mécanismes ont été proposés, au cas par cas, soit en physique pour modéliser des interactions entre particules, soit en écologie pour expliquer la distribution des arbres en forêt (Cressie 1993). La mise en compétition de différents modèles devrait contribuer à identifier les processus engagés dans les cas étudiés. Cependant, la palette disponible demeure très réduite, particulièrement pour les modèles d'attraction.

Les simulations de distributions de busards que nous avons effectuées à l'aide de l'algorithme de Metropolis-Hastings sont à cet égard révélatrices (Chapitre VI). En effet, les *patterns* simulés avec le modèle de fonction « Step » ne parviennent pas à reproduire qualitativement le patron d'agrégation des busards : pour les deux espèces, on simule des distributions avec 100% de nids extrêmement agrégés, dont la localisation dépend du premier arrivant. Il semble donc que ce soit le modèle choisi qui décrive mal le processus en cours.

Dans un autre domaine, Wood (1999) a ajusté trois modèles structurellement différents à des données de croissance de population. Ces modèles ont un ajustement aux données très similaire ($r^2 = 73, 72$ et 72% respectivement), et paraissent visuellement indistinguables. Cependant, les prédictions données par chacun de ces modèles à très court terme sont totalement différentes. Wood montre que pour qu'un modèle soit prédictif, sa structure, et donc le mécanisme qu'il modélise doivent être réalistes.

Dans le cas des busards, l'ajustement des modèles aux données est satisfaisant, si l'on considère qu'il s'agit de données écologiques de distribution spatiale. Cependant, notre incapacité à prédire des distributions conformes à celles observées traduit probablement un défaut structurel du modèle (modèle et algorithme de simulation). Le modèle que nous avons

choisi est très utile pour décrire la distribution, mais sa signification biologique reste simpliste : il pose que tout individu va se positionner dans l'espace en fonction de deux critères principaux, 1) la probabilité d'établir un nid est proportionnelle à la qualité locale de l'environnement ; 2) la présence de congénères à proximité favorise ou inhibe l'installation, avec une intensité dépendante de la distance. Lorsque l'attraction entre points est forte au regard de l'effet de l'environnement, le voisinage du premier arrivant est un attracteur disproportionné pour les suivants, et la procédure utilisée par l'algorithme de Metropolis-Hastings ne permet pas de « faire ressortir » les points de l'agrégat, à moins d'imposer une contrainte à la taille des groupes.

Le second modèle testé, le modèle de saturation de Geyer (1999) introduit un seuil de « densité » au-delà duquel les conspécifiques ne sont plus attractifs. Ce modèle gagne en réalisme, puisqu'il intègre un processus de limitation de la taille de colonie, et produit des simulations visuellement assez conformes à la réalité (Chapitre VI). Cependant, il n'autorise pas d'interactions hiérarchiques (ne prend en compte qu'une seule échelle spatiale d'interaction), et est par conséquent incapable de reproduire l'inhibition entre busards Saint Martin à courte distance.

3.2 De la stationnarité de premier ordre à la non stationnarité de second ordre

Jusqu'à présent, la majorité des études de processus de points font l'assomption de la stationnarité de premier ordre, c'est-à-dire que l'espérance de la densité de points est constante sur le domaine étudié. Nous avons montré que cette assomption est généralement invalide en écologie, et que des outils statistiques proposés par Baddeley *et al.* (Baddeley, Moller, & Waagepetersen 2000; Baddeley & Turner 2000) permettent facilement de dépasser cette limitation. L'affranchissement de l'hypothèse de stationnarité de premier ordre permet une description plus fine des *patterns* de distribution et une modélisation plus fiable des interactions spatiales.

Cependant, comme nous l'avons vu précédemment, le champ des modèles de type « mécanistes » disponibles est restreint vis-à-vis des structures d'interaction possibles en écologie. En outre, tous les modèles disponibles à notre connaissance supposent la stationnarité de second ordre, c'est-à-dire que la structure de l'interaction est constante dans l'espace. Incidemment, l'approche utilisée au long de cette thèse se trouve être conforme à la définition de l'agrégation « vraie » donnée par Danchin et Wagner : une attraction additive par rapport à l'adéquation aux ressources (Danchin & Wagner 1997). En réalité, ceci correspond pour nous à une limitation méthodologique plutôt qu'à un réel choix : les études corrélatives sur la colonialité ou la territorialité suggèrent qu'attraction (ou répulsion) et disponibilité des ressources sont en interaction. En effet, de nombreuses études montrent que les interactions sont dépendantes des ressources disponibles. Chez des espèces territoriales, l'abondance de proies influence la taille du territoire, et donc la distance d'inhibition (Myers, Connors, & Pitelka 1979; Smith & Shugart 1987; Village 1987). De même, chez les espèces coloniales, la taille de colonie dépend de la disponibilité des ressources dans le rayon de prospection alimentaire des oiseaux (Gibbs 1991; Griffin & Thomas 2000; Ambrosini *et al.* 2002; Brown, Sas, & Bomberger Brown 2002; Forero *et al.* 2002). Par conséquent, il est probable que les effets des ressources et les interactions spatiales ne sont pas simplement additifs, ce qui devrait être testé à l'aide de modèles adéquats. De plus, certaines études sur des oiseaux coloniaux montrent que la tendance à l'agrégation varie selon le sexe des animaux, et leur date d'arrivée (Brown & Bomberger Brown 2000). Le développement de nouveaux modèles serait donc une priorité pour les applications en écologie animale, intégrant

par exemple des interactions dépendantes de l'environnement, ou de variables individuelles (e.g. condition corporelle, date d'arrivée).

3.3 Contraintes environnementales : quelle contribution à l'agrégation?

L'étude de l'attraction envers les conspécifiques s'est principalement focalisée sur les mécanismes de formation des colonies, troupeaux et autres agrégats extrêmes (Jarman 1974; Richner & Heeb 1995; Danchin & Wagner 1997; Rolland, Danchin, & de Fraipont 1998; Brashares, Garland, & Arcese 2000; Brown, Brown, & Danchin 2000; Hatchwell & Komdeur 2000; Wagner et al. 2000), au détriment des formes moins spectaculaires (Stamps 1988; Boulinier & Danchin 1997; Muller et al. 1997; Pärt & Doligez 2003). Il apparaît cependant que les pressions sélectives ayant mené à la formation de ces groupes ne sont pas nécessairement celles qui les maintiennent actuellement (Pusey 2005). Par exemple, des bénéfices tels que ceux associés au centre d'information (possibilité de bénéficier de la localisation des patches de nourriture découverts par d'autres membres du groupe) impliquent des mécanismes trop complexes pour expliquer la formation des groupes, et sont plus probablement apparus postérieurement, comme sous-produit de l'agrégation (Richner & Heeb 1995). Par conséquent, chercher à comprendre l'évolution de la colonialité à partir des seules espèces coloniales strictes comporte des difficultés, dont l'absence de variabilité des comportements d'agrégation. Des analyses comparatives ont cherché à mettre en relation la colonialité avec l'écologie des espèces (Rolland, Danchin, & de Fraipont 1998), basées sur une classification binaire des *patterns* (espèce coloniale/non coloniale ; territoriale sur les sites d'alimentation/non territoriale). Cette classification reflète mal la diversité des *patterns* d'agrégation, du reste peu connue, probablement à cause du manque de moyens permettant de tester/quantifier l'attraction, conditionnellement à l'hétérogénéité des ressources. Des méthodes générales telles que nous avons appliquées au cas des busards devraient contribuer à combler cette lacune, et permettre des études comparatives plus nuancées. D'autre part, la possibilité de quantifier les variations de l'attraction interindividuelle pour les mettre en relation avec les conditions environnementales constitue une autre piste pour mieux cerner les processus en jeu, au niveau intraspécifique. C'est ce que nous avons tenté de mettre en évidence à travers l'analyse des variations interannuelles de l'agrégation des busards cendrés (Chapitre V).

3.4 L'attraction interindividuelle : quelles conséquences pour la sélection de l'habitat ?

Sutherland (1996) a mis en évidence la nécessité de prendre en compte des processus comportementaux au niveau individuel pour comprendre et prédire la dynamique et la distribution des populations, par exemple à des fins de conservation. Notre approche s'inscrit également dans cette démarche et s'adresse principalement à des processus à l'interface individu - population (interactions interindividuelles et sélection de l'habitat densité-dépendante). Elle apporte une dimension comportementale aux modèles classiquement utilisés en sélection de l'habitat appliquée (Boyce & McDonald 1999), permettant ainsi de combler certaines lacunes entre ces approches et la théorie de la sélection de l'habitat densité-dépendante. Cette dimension comportementale est cependant limitée aux quelques aspects du comportement qui ont des conséquences spatialement explicites, comme la territorialité ou le grégarisme. En revanche, d'autres processus, comme l'interférence, ne peuvent pas être pris en compte s'il ne provoquent pas un espacement des individus. Les interactions comportementales sont susceptibles d'expliquer certaines particularités des modèles de sélection de l'habitat. Par exemple, Manel *et al.* (1999) constatent que leurs modèles sont plus

performants pour prédire les absences que les présences. On peut supposer que l'absence est bien prédite sur la base des variables environnementales, car la colonisation et la survie d'une espèce dans une localité ne sont possibles que si les conditions environnementales nécessaires sont satisfaites. En revanche, ces conditions ne suffisent pas à assurer la présence dans un habitat favorable, notamment pour des espèces limitées par les capacités de dispersion ou nécessitant la présence de congénères (Osborne, Alonso, & Bryant 2001). L'intégration de ces interactions dans les modèles de sélection de l'habitat leur permet d'expliquer des écarts entre les ressources disponibles et la densité d'animaux, par exemple la sur- ou sous-utilisation d'une ressource due à l'agrégation, ou la sous-utilisation des meilleurs habitats due aux comportements territoriaux.

3.5 Perspectives

La modélisation de processus de points hétérogènes présente donc plusieurs intérêts en écologie. Elle permet d'une part une approche plus comportementale et spatialement explicite de la sélection de l'habitat. D'autre part, elle constitue un outil général pour l'étude des interactions spatiales prenant en compte l'hétérogénéité de l'environnement à plusieurs échelles. En cela, l'unification de méthodes pour des variables continues et de processus ponctuels contribue à rapprocher l'écologie appliquée (sélection de l'habitat) et comportementale (interactions sociales). Afin que ces méthodes se développent en écologie, leur utilité et leur relative simplicité de mise en œuvre devraient être démontrées à travers la publication d'un plus grand nombre d'études. Cette thèse et les articles associés cherchent à aller dans ce sens, laissant une part importante à la mise en œuvre pratique et à la biologie, plutôt qu'à la théorie statistique qui est développée par ailleurs (Baddeley, Moller, & Waagepetersen 2000; Baddeley & Turner 2005; Baddeley & Turner 2000; Geyer 1999; Reich, Joy, & Reynolds 2004). L'extension de ces approches à d'autres espèces et systèmes sociaux devrait apporter des connaissances nouvelles sur les comportements d'espacement des animaux, particulièrement là où l'agrégation est difficile à détecter, comme chez les espèces territoriales (Muller et al. 1997; Stamps 1988) ou semi-coloniales (Sergio & Penteriani 2005). Des collaborations avec des statisticiens devraient également être mises en place pour développer la palette de modèles disponibles, afin de mieux répondre aux problématiques d'écologie comportementale.

Références

- Aars, J. & Ims, R. A. (2002) Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles. *Ecology* **83**, pp. 3449-3456
- Aebischer, N. J., Robertson, P. A., & Kenward, R. E. (1993) Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* **74**, pp. 1313-1325
- Ainley, D. G., Ford, R. G., Brown, E. D., Suryan, R. M., & Irons, D. B. (2003) Prey resources, competition, and geographic structure of kittiwake colonies in Prince William Sound. *Ecology* **84**, pp. 709-723
- Allee, W. C., Emerson, A. E., Park, O., Park, T., & Schmidt, K. P. (1949) *Principles of animal ecology*. Saunders, Philadelphia
- Amano, T., Ushiyama, K., Fujita, G., & Higuchi, H. (2004) Factors affecting rice grain density unconsumed by white-fronted geese in relation to wheat damage. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **102**, pp. 403-407
- Amar, A., Arroyo, B. E., & Bretagnolle, V. (2000) Post-fledging dependency and dispersal in hacked and wild Montagu's harriers *Circus pygargus*. *Ibis* **142**, pp. 21-28
- Ambrosini, R., Bolzern, A. M., Canova, L., Arieni, S., Moller, A. P., & Saino, N. (2002) The distribution and colony size of barn swallows in relation to agricultural land use. *Journal of Applied Ecology* **39**, pp. 524-534
- Andren, H. (1990) Despotism, unequal reproductive success, and population regulation in the jay *Garrulus glandarius* L. *Ecology* **71**, pp. 1796-1803
- Andrén, H. (1994) Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* **71**, pp. 355-366
- Anselin, L. (2002) Under the hood : Issues in the specification and interpretation of spatial regression models. *Agricultural Economics* **27**, pp. 247-267
- Arengo, F. & Baldassarre, G. A. (2002) Patch choice and foraging behavior of nonbreeding american flamingos in Yucatan, Mexico. *The Condor* **104**, pp. 452-457
- Arlettaz, R. (1999) Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology* **68**, pp. 460-471
- Armhein, C. (1995) Searching for the elusive aggregation effect: evidence from statistical simulations. *Environment & Planning A* **27**, pp. 105
- Arroyo, B. E. (1995) *Breeding ecology and nest dispersion of Montagu's Harrier *Circus pygargus* in central Spain*. Oxford University, Oxford, UK
- Arroyo, B. E., Garcia, J. T., & Bretagnolle, V. (2002) Conservation of the Montagu's harrier (*Circus pygargus*) in agricultural areas. *Animal Conservation* **5**, pp. 283-290
- Arroyo, B. E., Cornulier, T., & Bretagnolle, V. (2002) Parental investment and parent-offspring conflicts during the postfledging period in Montagu's harriers. *Animal Behaviour* **63**,
- Arroyo, B. E., Garcia, J. T., & Bretagnolle, V. (2004) *Circus pygargus* Montagu's harrier. *BWP Update* **6**, pp. 39-53
- Arroyo, B. E., Leroux, A. B. A., & Bretagnolle, V. (1998) Patterns of egg and clutch size variation in Montagu's Harriers. *Journal of Raptor Research* **32**, pp. 136-142

- Arroyo, B.E., Mougeot, F., & Bretagnolle, V. (2001) Colonial breeding and nest defence in Montagu's harrier (*Circus pygargus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* **50**, pp. 109-115
- Aubry, P. (2000) *Le traitement des variables régionalisées en écologie. Apports de la géomatique et de la géostatistique*. PhD Université Claude Bernard - Lyon 1
- Augustin, N.H., Muggleston, M. A., & Buckland, S. T. (1996) An autologistic model for the spatial distribution of wildlife. *Journal of Applied Ecology* **33**, pp. 339-347
- Austin, M.P. (2002) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* **157**, pp. 101-118
- Baddeley, A., Møller, J., & Waagepetersen, R. (2000) Non- and semiparametric estimation of interaction in inhomogeneous point patterns. *Statistica Neerlandica* **54**, pp. 329-350
- Baddeley, A. & Turner, R. (2000) Practical maximum pseudolikelihood for spatial point patterns. *Australian and New Zealand Journal of Statistics* **42**, pp. 283-322
- Baddeley, A. & Turner, R. (2005) spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software* **12**, pp. 1-42
- Bailey, S.-A., Haines-Young, R. H., & Watkins, C. (2002) Species presence in fragmented landscapes: modelling of species requirements at the national level. *Biological Conservation* **108**, pp. 307-316
- Barot, S., Gignoux, J., & Menaut, J.-C. (1999) Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* **80**, pp. 1987-2005
- Barry, S.C. & Welsh, A. H. (2002) Generalized additive modelling and zero inflated count data. *Ecological Modelling* **157**, pp. 179-188
- Batary, P. & Baldi, A. (2004) Evidence of an Edge Effect on Avian Nest Success. *Conservation Biology* **18**, pp. 389-400
- Baudvin, H., Genot, J.-C., & Muller, Y. (1991) *Les rapaces nocturnes*. Sang de la Terre, Paris
- Bautista, L.M., Alonso, J. C., & Alonso, J. A. (1995) A field test of ideal free distribution in flock-feeding common cranes. *Journal of Animal Ecology* **64**, pp. 747-757
- Beauchamp, G., Bélisle, M., & Giraldeau, L. A. (1997) Influence of conspecific attraction on the spatial distribution of learning foragers in a patchy habitat. *Journal of Animal Ecology* **66**, pp. 671-682
- Beehler, B.M. & Foster, M. S. (1988) Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems. *The American Naturalist* **131**, pp. 203-219
- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1996) *Ecology*, 3 edn. Blackwell Science Ltd, Oxford
- Bender, D.J., Contreras, T. A., & Fahrig, L. (1998) Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* **79**, pp. 517-533
- Benton, T.G., Lapsley, C. T., & Beckerman, A. P. (2001) Population synchrony and environmental variation: an experimental demonstration. *Ecology Letters* **4**, pp. 236-243
- Berman, M. & Turner, R. (1992) Approximating point process likelihoods with GLIM. *Applied Statistics* **41**, pp. 31-38
- Bernstein, C., Kacelnik, A., & Krebs, J. R. (1988) Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. *Journal of Animal Ecology* **57**, pp. 1007-1026

- Bernstein, C., Krebs, J. R., & Kacelnik, A. (1991) Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. II The influence of travel costs and structure of the environment. *Journal of Animal Ecology* **60**, pp. 205-225
- Bjornstad, O.N. (2000) Cycles and synchrony; two historical 'experiments' and one experience. *Journal of Animal Ecology* **69**, pp. 869-873
- Bjornstad, O.N., Ims, R. A., & Lambin, X. (1999) Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, pp. 427-432
- Bjornstad, O.N., Stenseth, N. C., & Saitoh, T. (1999) Synchrony and scaling in dynamics of voles and mice in northern Japan. *Ecology* **80**, pp. 622-637
- Blasius, B., Huppert, A., & Stone, L. (1999) Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems. *Nature* **399**, pp. 354-359
- Bock, C.E., Vierling, K. T., Haire, S. L., Boone, J. D., & Merkle, W. W. (2002) Patterns of rodent abundance on open-space grasslands in relation to suburban edges. *Conservation Biology* **16**, pp. 1653-1658
- Bogliani, G., Sergio, F., & Tavecchia, G. (1999) Wood pigeons nesting in association with hobby falcons: advantages and choice rules. *Animal Behaviour* **57**, pp. 125-131
- Bonesi, L., Rushton, S., & Macdonald, D. W. (2002) The combined effect of environmental factors and neighbouring populations on the distribution and abundance of *Arvicola terrestris*. An approach using rule-based models. *Oikos* **99**, pp. 220-230
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C., & Tuomisto, H. (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* **85**, pp. 1826-1832
- Bos, D., Koppel, J. v. d., & Weissing, F. J. (2004) Dark-bellied brent geese aggregate to cope with increased levels of primary production. *Oikos* **107**, pp. 485-496
- Boulinier, T. & Danchin, E. (1997) The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in territorial migratory species. *Evolutionary Biology* **11**, pp. 505-517
- Boulinier, T., Nichols, J. D., Hines, J. E., Sauer, J. R., Flather, C. H., & Pollock, K. H. (1998) Higher temporal variability of forest breeding bird communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **95**, pp. 7497-7501
- Boyce, C.C.K. & Boyce, J. L. (1988a) Population biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and breeding dispersal of females. *Journal of Animal Ecology* **57**, pp. 723-736
- Boyce, C.C.K. & Boyce, J. L. (1988b) Population biology of *Microtus arvalis*. III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *Journal of Animal Ecology* **57**, pp. 737-754
- Boyce, M.S. & McDonald, L. L. (1999) Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, pp. 268-272
- Bradbury, J.W. (1981) The evolution of leks. *Natural selection and social behavior* (eds Alexander, R.D. & Tinkle, D.W.), pp. 138-169. Chiron Press, New York
- Brashares, J.S., Garland, T. Jr., & Arcese, P. (2000) Phylogenetic analysis of coadaptation in behavior, diet, and body size in the African antelope. *Behavioral Ecology* **11**, pp. 452-463
- Bretagnolle, V., Bavoux, C., Burneleau, G., & van Nieuwenhuyse, D. (2001) Abondance et distribution des chevêches d'Athéna: approche méthodologique pour des enquêtes à grande échelle en plaine céréalière. *Ciconia* **25**, pp. 173-184
- Brotans, L., Thuiller, W., Araujo, M. B., & Hirzel, A. H. (2004) Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* **27**, pp. 437-448

- Brown,C.R., Stutchbury, B. J., & Walsh, P. D. (1990) Choice of colony size in Birds. *Trends in Ecology and Evolution* **5**, pp. 398-403
- Brown,C.R. & Bomberger Brown, M. (2000) Nest spacing in relation to settlement time in colonial cliff swallows. *Animal Behaviour* **59**, pp. 47-55
- Brown,C.R., Bomberger Brown, M., & Ives, A. R. (1992) Nest placement relative to food and its influence on the evolution of avian coloniality. *The American Naturalist* **139**, pp. 205-217
- Brown,C.R., Brown, M. B., & Danchin, E. (2000) Breeding habitat selection in cliff swallows: the effect of conspecific reproductive success on colony choice. *Journal of Animal Ecology* **69**, pp. 133-142
- Brown,C.R., Sas, C. M., & Bomberger Brown, M. (2002) Colony choice in cliff swallows: effects of heterogeneity in foraging habitat. *The Auk* **119**, pp. 446-460
- Brown,D. (1975) A test of randomness of nest spacing. *Wildfowl* **26**, pp. 102-103
- Brown,J.L. (1969) The buffer effect and productivity in tit populations. *The American Naturalist* **103**, pp. 347-354
- Brownstein,J.S., Holford, T. R., & Fish, D. (2003) A climate-based model predicts the spatial distribution of the Lyme disease vector *Ixodes scapularis* in the United States. *Environmental Health Perspectives* **111**, pp. 1152-1157
- Buckley,N.J. (1996) Food finding and the influence of information, local enhancement, and communal roosting on foraging success of North American vultures. *The Auk* **113**, pp. 473-488
- Buckley,N.J. (1997) Spatial-concentration effects and the importance of local enhancement in the evolution of colonial breeding in seabirds. *The American Naturalist* **149**, pp. 1091-1112
- Bueser,G.L., Bueser, K. G., Afan, D. S., Salvador, D. I., Grier, J. W., Kennedy, R. S., & Miranda, H. C. (2003) Distribution and nesting density of the Philippine Eagle *Pitheophaga jefferyi* on Mindanao Island, Philippines: what do we know after 100 years? *Ibis* **145**, pp. 130-135
- Burke,D.M. & Nol, E. (1998) Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. *The Auk* **115**, pp. 96-104
- Burnham,K.P. & Anderson, D. R. (1998) *Model selection and inference. A practical Information-Theoretic approach*. Springer-Verlag, New York
- Butet,A. & Leroux, A. (1993) Effect of prey on a predator's breeding success. A 7-year study on common vole (*Microtus arvalis*) and Montagu's harrier (*Circus pygargus*) in a west of France marsh. *Acta Oecologica* **14**, pp. 857-865
- Butet,A. & Leroux, A. B. A. (2001) Effects of agriculture development on vole dynamics and conservation of Montagu's harrier in western French wetlands. *Biological Conservation* **100**, pp. 289-295
- Cale,P.G. (2003) The influence of social behaviour, dispersal and landscape fragmentation on population structure in a sedentary bird. *Biological Conservation* **109**, pp. 248
- Campbell,D.J. (1995) Detecting regular spacing in patchy environments and estimating its density using nearest-neighbour graphical analysis. *Oecologia* **102**, pp. 133-137
- Cattadori,I., Hudson, P., Merler, S., & Rizzoli, A. (1999) Synchrony, scale and temporal dynamics of rock partridge (*Alectoris graeca saxatilis*) populations in the Dolomites. *Journal of Animal Ecology* **68**, pp. 540-549
- Cattadori,I.M., Merler, S., & Hudson, P. J. (2000) Searching for mechanisms of synchrony in spatially structured gamebird populations. *Journal of Animal Ecology* **69**, pp. 620-638

- Catterall, C.P., Wyatt, W. S., & Henderson, L. J. (1982) Food resources, territory density and reproductive success of an island silveryeye population *Zosterops lateralis*. *Ibis* **124**, pp. 405-421
- Chamberlain, D.E., Wilson, A. M., Browne, S. J., & Vickery, J. A. (1999) Effects of habitat type and management on the abundance of skylarks in the breeding season. *Journal of Applied Ecology* **36**, pp. 856-870
- Clark, P.J. & Evans, F. C. (1954) Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* **35**, pp. 445-453
- Clarke, R. (1996) *Montagu's harrier*. Arlequin Press, Chelmsford
- Collingham, Y.C., Wadsworth, R. A., Huntley, B., & Hulme, P. E. (2000) Predicting the spatial distribution of non-indigenous riparian weeds: issues of spatial scale and extent. *Journal of Applied Ecology* **37**, pp. 13-27
- Cook, W.M., Lane, K. T., Foster, B. L., & Holt, R. D. (2002) Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* **5**, pp. 619-623
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T. H., & Grenfell, B. T. (1999) Inverse density dependence and the allee effect. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, pp. 405-410
- Couto, P. (2003) Assessing the accuracy of spatial simulation models. *Ecological Modelling* **167**, pp. 181-198
- Crawley, M.J. (2003) *Statistical computing. An introduction to data analysis using S-plus*. Wiley,
- Cressie, N.A.C. (1993) *Statistics for spatial data*, revised edn. Wiley,
- Dale, M.R.T., Dixon, P., Fortin, M. J., Legendre, P., Myers, D. E., & Rosenberg, M. S. (2002) Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* **25**, pp. 558-577
- Dall, S.R.X., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M., & Stephens, D. W. (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **20**, pp. 187-193
- Danchin, E., Boulinier, T., & Massot, M. (1998) Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology* **79**, pp. 2415-2428
- Danchin, E. & Wagner, R. H. (1997) The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology & Evolution* **12**, pp. 342-347
- Davies, N.B. & Houston, A. I. (1984) Territory economics. *Behavioural ecology. An evolutionary approach* (eds Krebs, J.R. & Davies, N.B.), pp. 148-169. Blackwell, Oxford
- Diffendorfer, J.E., Gaines, M. S., & Holt, R. D. (1995) Habitat fragmentation and movements of three small mammals (*Sigmodon*, *Microtus*, and *Peromyscus*). *Ecology* **76**, pp. 827-839
- Diggle, P.J., Ribeiro, P. J., & Christensen, O. F. (2003) An introduction to model-based geostatistics. *Spatial statistics and computational methods* (ed Moller, J.), pp. 43-86. Springer, New York
- Dobson, A. & Poole, J. (1998) Conspecific aggregation and conservation biology. *Behavioral ecology and conservation biology* (ed Caro, T.), pp. 193-208. Oxford University Press, Oxford
- Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E., & Boulinier, T. (2003) When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence*1. *Animal Behaviour* **66**, pp. 973-988
- Doligez, B., Part, T., Danchin, E., Clobert, J., & Gustafsson, L. (2004) Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology* **73**, pp. 75-87
- Doncaster, C.P. (1999) A useful phenomenological difference between exploitation and interference in the distribution of ideal free predators. *Journal of Animal Ecology* **68**, pp. 836-838

- Doncaster, C.P. (2000) Extension of ideal free resource use to breeding populations and metapopulations. *Oikos* **89**, pp. 24-36
- Eide, N.E., Jepsen, J. U., & Prestrud, P. (2004) Spatial organization of reproductive arctic foxes *Alopex lagopus*: responses to changes in spatial and temporal availability of prey. *Journal of Animal Ecology* **73**, pp. 1056-1068
- Exo, K.-M. (1992) Population ecology of Little Owls *Athene noctua* in central Europe: a review. *The ecology and conservation of european owls*. (eds Galbraith, C.A., Taylor, I.R., & Percival, S.), pp. 64-75. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough
- Fauchald, P. & Erikstad, K. E. (2002) Scale dependent predator-prey interactions: the aggregative response of seabirds to prey under variable prey abundance and patchiness. *Marine Ecology Progress series* **231**, pp. 279-291
- Fauchald, P., Erikstad, K. E., & Skarsfjord, H. (2000) Scale-dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* **81**, pp. 773-783
- Ferrer, M. & Donazar, J. A. (1996) Density-dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of spanish imperial eagles. *Ecology* **77**, pp. 69-74
- Ferrus, L., Génot, J.-C., Topin, F., Baudry, J., & Giraudoux, P. (2002) Répartition de la chevêche d'Athéna (*Athene noctua Scop.*) et variation d'échelle d'analyse des paysages. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **57**, pp. 39-51
- Forero, M.G., Tella, J. L., Hobson, K. A., Bertellotti, M., & Blanco, G. (2002) Conspecific food competition explains variability in colony size: a test in magellanic penguins. *Ecology* **83**, pp. 3466-3475
- Fox, A. & Hudson, P. J. (2001) Parasites reduce territorial behaviour in red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *Ecology Letters* **4**, pp. 139-143
- Freeman, E.A. & Ford, E. D. (2002) Effects of data quality on analysis of ecological pattern using the $K(d)$ statistical function. *Ecology* **83**, pp. 35-46
- Fretwell, S.D. (1972) *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Fretwell, S.D. & Lucas, H. L. (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. 1. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* **19**, pp. 16-36
- Furness, R.W. & Birkhead, T. R. (1984) Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature* **311**, pp. 655-656
- Garcia, J.T. & Arroyo, B. E. (2001) Effect of abiotic factors on reproduction in the centre and periphery of breeding ranges: a comparative analysis in sympatric harriers. *Ecography* **24**, pp. 393-402
- Garcia, J.T. & Arroyo, B. E. (2005) Food-niche differentiation in sympatric Hen Circus cyaneus and Montagu's Harriers Circus pygargus. *Ibis* **147**, pp. 144-154
- Garcia, J.T. & Arroyo, B. E. (2002) Intra- and interspecific agonistic behaviour in sympatric harriers during the breeding season. *Animal Behaviour* **64**, pp. 77-84
- Gaston, K. (2003) *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, Oxford
- Gaston, K.J. & Blackburn, T. M. (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford
- Gause, G.F. (1934) *The struggle for existence*. Williams & Wilkins, Baltimore
- Geyer, C.J. (1999) Likelihood inference for spatial point processes. *Stochastic geometry: likelihood and computation* (eds Barndorff-Nielsen, O.E., Kendall, W.S., & van Lieshout, M.N.M.), pp. 79-140. Chapman and Hall,

- Génot, J.-C. (1992) *Contribution à l'écologie de la Chouette chevêche, Athene noctua (Scop.) en France*. Thesis, Université de Dijon
- Génot, J.-C. & van Nieuwenhuysse, D. (2002) *Athene noctua* Little Owl. *Birds of the Western Palearctic. Update*. (eds Cramp, S. & Simmons, K.E.L.), pp. 35-63. Oxford University Press,
- Gibbs, J.P. (1991) Spatial relationships between nesting colonies and foraging areas of great blue herons. *The Auk* **108**, pp. 764-770
- Gibbs, J.P., Woodward, S., Hunter, M. L., & Hutchinson, A. E. (1987) Determinants of great blue heron colony distribution in coastal Maine. *The Auk* **104**, pp. 38-47
- Gibson, L.A., Wilson, B. A., Cahill, D. M., & Hill, J. (2004) Spatial prediction of rufous bristlebird habitat in a coastal heathland: a GIS-based approach. *Journal of Applied Ecology* **41**, pp. 213-223
- Gill, J.A., Norris, K., Potts, P., Gunnarsson, T., Atkinson, P. W., & Sutherland, W. J. (2001) The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature* **412**, pp. 436-438
- Gill, J.A., Sutherland, W. J., & Norris, K. (2001) Depletion models can predict shorebird distribution at different spatial scales. *Proceedings of The Royal Society of London, series B* **268**, pp. 369-376
- Goovaerts, P. (1997) *Geostatistics for natural resources evaluation*. Oxford University Press, New York
- Gordon, D.M. (1997) The population consequences of territorial behavior. *Trends in Ecology & Evolution* **12**, pp. 63-66
- Goss-Custard, J.D. (1970) Feeding dispersion in some overwintering wading birds. *Social behaviour in birds and mammals. Essays on the social ethology of animals and man*. (ed Crook, J.H.), Academic Press Inc., London
- Goss-Custard, J.D., Caldow, R. W. G., & Clarke, R. T. (1992) Correlates of the density of foraging oystercatchers *Haematopus ostralegus* at different population sizes. *Journal of Animal Ecology* **61**, pp. 159-173
- Grenfell, B.T., Bjornstad, O. N., & Kappey, J. (2001) Travelling waves and spatial hierarchies in measles epidemics. *Nature* **414**, pp. 716-723
- Griffin, L.R. & Thomas, C. J. (2000) The spatial distribution and size of rook (*Corvus frugilegus*) breeding colonies is affected by both the distribution of foraging habitat and by intercolony competition. *Proceedings of The Royal Society of London, series B* **267**, pp. 1463-1467
- Guisan, A., Edwards, J., & Hastie, T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* **157**, pp. 89-100
- Hambäck, P.A., Grellmann, D., & Hjalten, J. (2002) Winter herbivory by voles during a population peak: the importance of plant quality. *Ecography* **25**, pp. 74-80
- Hamblin, C. (2004) *Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge
- Hames, R.S., Rosenberg, K. V., Lowe, J. D., & Dhondt, A. A. (2001) Site reoccupation in fragmented landscapes: testing predictions of metapopulation theory. *Journal of Animal Ecology* **70**, pp. 182-190
- Hanski, I., Henttonen, H., Korpimäki, E., Oksanen, L., & Turchin, P. (2001) Small-rodent dynamics and predation. *Ecology* **82**, pp. 1505-1520
- Hansson, L., Jedrzejska, B., & Jedzejewski, W. (2000) Regional differences in dynamics of bank vole populations in Europe. *Polish Journal of Ecology* **48**, pp. 163-177
- Harper, D.G.C. (1982) Competitive foraging in mallards: 'ideal free' ducks. *Animal Behaviour* **30**, pp. 575-584
- Hastie, T. & Tibshirani, R. J. (1990) *Generalized additive models*. Chapman & Hall, London

- Hatchwell, B.J. & Komdeur, J. (2000) Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding. *Animal Behaviour* **59**, pp. 1079-1086
- He, F., Zhou, J., & Zhu, H. (2003) Autologistic regression model for the distribution of vegetation. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* **8**, pp. 205-222
- Heikkilä, J., Below, A., & Hanski, I. (1994) Synchronous dynamics of microtine rodent populations on islands in Lake Inari in northern Fennoscandia: evidence for regulation by mustelid predators. *Oikos* **70**, pp. 245-252
- Hiddink, J.G. (2005) Implications of Liebig's law of the minimum for the use of ecological indicators based on abundance. *Ecography* **28**, pp. 264-271
- Hogstad, O. (1995) Do avian and mammalian nest predators select for different nest dispersion patterns of fieldfares *Turdus pilaris*? A 15-year study. *Ibis* **137**, pp. 484-489
- Holling, C.S. (1959) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* **91**, pp. 385-398
- Horn, H.S. (1968) The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology* **49**, pp. 682-694
- Höglund, J. & Alatalo, R. V. (1995) *Leks*. Princeton University Press, Princeton
- Hörnfeldt, B. (2004) Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses. *Oikos* **107**, pp. 376-392
- Hudson, P.J. & Cattadori, I. (1999) The Moran effect: a cause of population synchrony. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, pp. 1-2
- Huffer, F.W. & Wu, H. (1998) Markov chain Monte Carlo for autologistic regression models with application to the distribution of plant species. *Biometrics* **54**, pp. 509-524
- Huitu, O., Norrdahl, K., & Korpimäki, E. (2004) Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities. *Ecography* **27**, pp. 197-206
- Hutchings, M.J., John, E. A., & Stewart, A. J. A. (2000) *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell, Oxford
- Hutchinson, M.F. (1998) Interpolation of rainfall data with thin plate smoothing splines - Part I: two dimensional smoothing of data with short range correlation. *Journal of Geographic Information and Decision Analysis* **2**, pp. 139-151
- Ims, R.A. & Andreassen, H. P. (2000) Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds. *Nature* **408**, pp. 194-196
- Ims, R.A. & Steen, H. (1990) Geographical synchrony in microtine population cycles: a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. *Oikos* **57**, pp. 381-387
- Ims, R.A., Yoccoz, N. G., & Hagen, S. B. (2004) Do sub-arctic winter moth populations in coastal birch forest exhibit spatially synchronous dynamics? *Journal of Animal Ecology* **73**, pp. 1129-1136
- Inchausti, P. & Ginzburg, L. (1998) Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology* **67**, pp. 180-194
- Jaberg, C. & Guisan, A. (2001) Modelling the distribution of bats in relation to landscape structure in a temperate mountain environment. *Journal of Applied Ecology* **38**, pp. 1169-1181
- Jackson, S.F., Kershaw, M., & Gaston, K. J. (2004) The buffer effect and the selection of protected areas for waterbirds in Britain. *Biological Conservation* **120**, pp. 137-143

- Jacob, J. (2003) Short-term effects of farming practices on populations of common voles. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **95**, pp. 321-325
- Jacob, J. & Brown, J. S. (2000) Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short and long-term anti-predator behaviours in common voles. *Oikos* **91**, pp. 131-138
- Jarman, P. J. (1974) The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* **48**, pp. 215-267
- Jedrzejewski, W. & Jedrzejewska, B. (1996) Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic. *Acta Theriologica* **41**, pp. 1-34
- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., Zub, K., Ruprecht, A. L., & Bystrowski, C. (1994) Resource use by tawny owls *Strix aluco* in relation to rodent fluctuations in Bialowieza National Park, Poland. *Journal of Avian Biology* **25**, pp. 308-318
- Jelinski, D. E. & Wu, J. (1996) The modifiable areal unit problem and implications for landscape ecology. *Landscape Ecology* **11**, pp. 129-140
- Johannesen, E., Andreassen, H. P., & Ims, R. A. (2000) Spatial explicit demography: The effects habitat patch isolation have on vole matriline. *Ecology Letters* **3**, pp. 48-57
- Johnson, C. J., Parker, K. L., Heard, D. C., & Gillingham, M. P. (2002) Movement parameters of ungulates and scale-specific responses to the environment. *Journal of Animal Ecology* **71**, pp. 225-235
- Johnstone, I. & Norris, K. (2000) The influence of sediment type on the aggregative response of oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, searching for cockles, *Cerastoderma edule*. *Oikos* **89**, pp. 146-154
- Jolles, A. E., Sullivan, P., Alker, A. P., & Harvell, C. D. (2002) Disease transmission of aspergillosis in sea fans: inferring process from spatial pattern. *Ecology* **83**, pp. 2373-2378
- Kaitala & Ranta (1998) Travelling wave dynamics and self-organization in a spatio-temporally structured population. *Ecology Letters* **1**, pp. 186-192
- Keitt, T. H., Bjornstad, O. N., Dixon, P. M., & Citron-Pousty, S. (2002) Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions. *Ecography* **25**, pp. 616-625
- Kendall, B. E., Briggs, C. J., Murdoch, W. W., Turchin, P., Ellner, S. P., McCauley, E., Nisbet, R. M., & Wood, S. N. (1999) Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology* **80**, pp. 1789-1805
- Kendall, B. E., Bjornstad, O. N., Bascompte, J., Keitt, T. H., & Fagan, W. F. (2000) Dispersal, environmental correlation, and spatial synchrony in population dynamics. *The American Naturalist* **155**, pp. 628-636
- Kendall, B. E. & Fox, G. A. (1998) Spatial Structure, Environmental Heterogeneity, and Population Dynamics: Analysis of the Coupled Logistic Map. *Theoretical Population Biology* **54**, pp. 11-37
- Kendall, B. E., Prendergast, J., & Bjornstad, O. N. (1998) The macroecology of population dynamics: taxonomic and biogeographic patterns in population cycles. *Ecology Letters* **1**, pp. 160-164
- Kennedy, M. & Gray, R. D. (1993) Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments on the Ideal Free Distribution. *Oikos* **68**, pp. 158-166
- Klemola, T., Tanhuanpaa, M., Korpimaki, E., & Ruohomaki, K. (2002) Specialist and generalist natural enemies as an explanation for geographical gradients in population cycles of northern herbivores. *Oikos* **99**, pp. 83-94
- Knapp, R. A., Matthews, K. R., Preisler, H. K., & Jellison, R. (2003) Developing probabilistic models to predict amphibian site occupancy in a patchy landscape. *Ecological Applications* **13**, pp. 1069-1082
- Koenig, W. D. (1999) Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, pp. 23-25

- Koenig, W.D. (2002) Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* **25**, pp. 283-288
- Korpimäki, E., Klemola, T., Norrdahl, K., Oksanen, L., Oksanen, T., Banks, P. B., Batzli, G. O., & Henttonen, H. (2003) Vole cycles and predation. *Trends in Ecology & Evolution* **18**, pp. 494-495
- Korpimäki, E. & Norrdahl, K. (1989) Predation of Tengmalm's owls: numerical responses, functional responses and dampening impact on population fluctuations of microtines. *Oikos* **54**, pp. 154-164
- Kraus, C., Künkele, J., & Trillmich, F. (2003) Spacing behaviour and its implications for the mating system of a precocial small mammal: an almost asocial cavy *Cavia magna*? *Animal Behaviour* **66**, pp. 225-238
- Krause, J. & Ruxton, G. D. (2002) *Living in groups*. Oxford University Press, Oxford
- Krogulec, J. and Leroux, A. B. A. Breeding ecology of Montagu's harrier *Circus pygargus* on natural and reclaimed marshes in Poland and France. Meyburg, B.-U. and Chancellor, R. D. 151-152. 1994. London, Pica Press. Raptor conservation today. Proceedings of the IV World Conference on Birds of Prey and Owls. 10-5-1992.
Ref Type: Conference Proceeding
- Kruger, O. (2002) Interactions between common buzzard *Buteo buteo* and goshawk *Accipiter gentilis*: trade-offs revealed by a field experiment. *Oikos* **96**, pp. 441-452
- Krüger, O. & Lindström, J. (2001) Habitat heterogeneity affects population growth in goshawk *Accipiter gentilis*. *Journal of Animal Ecology* **70**, pp. 173-181
- Lahti, D.C. (2001) The "edge effect on nest predation" hypothesis after twenty years. *Biological Conservation* **99**, pp. 365-374
- Lambin, X., Elston, D. A., Petty, S. J., & Mackinnon, J. L. (1998) Spatial asynchrony and periodic travelling waves in cyclic populations of field voles. *Proceedings of The Royal Society of London, series B* **265**, pp. 1491-1496
- Lambin, X. & Graham, I. M. (2003) Testing the specialist predator hypothesis for vole cycles. *Trends in Ecology & Evolution* **18**, pp. 493
- Lambin, X., Petty, S. J., & Mackinnon, J. L. (2000) Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. *Journal of Animal Ecology* **69**, pp. 106-118
- Lambin, X. & Yoccoz, N. G. (2001) Adaptive precocial reproduction in voles: reproductive costs and multivoltine life-history strategies in seasonal environments. *Journal of Animal Ecology* **70**, pp. 191-200
- Larsen, T. & Grunnetjern, S. (1997) Optimal choice of Neighbour: predator protection among tundra birds. *Journal of Avian Biology* **28**, pp. 303-308
- Lehmann, A., Overton, J. M., & Leathwick, J. R. (2003) GRASP: generalized regression analysis and spatial prediction. *Ecological Modelling* **160**, pp. 165-183
- Leroux, A.B.A. & Bretagnolle, V. (1996) Sex ratio variations in broods of Montagu's harriers *Circus pygargus*. *Journal of Avian Biology* **27**, pp. 63-69
- Lewis, S., Sherratt, T. N., Hamer, K. C., & Wanless, N. (2001) Evidence for intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* **412**, pp. 816-819
- Lima, S.L. & Zollner, P. A. (1996) Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, pp. 131-135
- Lindenmayer, D.B., Possingham, H. P., Lacy, R. C., McCarthy, M. A., & Pope, M. L. (2003) How accurate are population models? Lessons from landscape-scale tests in a fragmented system. *Ecology Letters* **6**, pp. 41-47

- Lindenmayer, D. B., McCarthy, M. A., Possingham, H. P., & Legge, S. (2001) A simple landscape-scale test of a spatially explicit population model: patch occupancy in fragmented south-eastern Australian forests. *Oikos* **92**, pp. 445-458
- Mackinnon, J. L., Petty, S. J., Elston, D. A., Thomas, C. J., Sherratt, T., & Lambin, X. (2001) Scale invariant spatio-temporal patterns of field vole density. *Journal of Animal Ecology* **70**, pp. 101-111
- Maguire, C. C. (1999) Rainfall, ambient temperature, and *Clethrionomys californicus* capture frequency. *Mammal Review* **29**, pp. 135-142
- Manel, S., Dias, J. M., Buckton, S. T., & Ormerod, S. J. (1999) Alternative methods for predicting species distribution: an illustration with Himalayan river birds. *Journal of Applied Ecology* **36**, pp. 734-747
- Manel, S., Dias, J. M., & Ormerod, S. J. (1999) Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: a case study with a Himalayan river bird. *Ecological Modelling* **120**, pp. 337-347
- Mangel, M. (2000) On the fraction of habitat allocated to marine reserves. *Ecology Letters* **3**, pp. 15-22
- Manly, B. F. J., McDonald, L. L., Thomas, D. L., McDonald, T. L., & Erickson, W. P. (2002) *Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies*, second edn. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Martinez, J. A., Serrano, D., & Zuberogitia, I. (2003) Predictive models of habitat preferences for the Eurasian eagle owl *Bubo bubo*: a multiscale approach. *Ecography* **26**, pp. 21-28
- Martinez, J. A. & Zuberogitia, I. (2004) Habitat preferences for Long-eared Owls *Asio otus* and Little Owls *Athene noctua* in semi-arid environments at three spatial scales. *Bird Study* **51**, pp. 163-169
- Mateu, J., Uso, J. L., & Montes, F. (1998) The spatial pattern of a forest ecosystem. *Ecological Modelling* **108**, pp. 163-174
- Maurer, B. A. (1986) Predicting habitat quality for grassland birds using density-habitat correlations. *Journal of Wildlife Management* **50**, pp. 556-566
- Maurer, B. A. & Taper, M. L. (2002) Connecting geographical distributions with population processes. *Ecology Letters* **5**, pp. 223-231
- Mauritzen, M., Belikov, S. E., Boltunov, A. N., Derocher, A. E., Hansen, E., Ims, R. A., Wiig, O., & Yoccoz, N. (2003) Functional responses in polar bear habitat selection. *Oikos* **100**, pp. 112-124
- McCullagh, P. & Nelder, J. A. (1989) *Generalized linear models*, second edn. Chapman & Hall, London
- Meul, M. & Van Meirvenne, M. (2003) Kriging soil texture under different types of nonstationarity. *Geoderma* **112**, pp. 217-233
- Millon, A., Bourrioux, J. L., Riols, C., & Bretagnolle, V. (2002) Comparative breeding biology of Hen Harrier and Montagu's Harrier: an 8-year study in north-eastern France. *Ibis* **144**, pp. 94-105
- Moilanen, A. & Hanski, I. (1998) Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* **79**, pp. 2503-2515
- Moisen, G. G. & Frescino, T. S. (2002) Comparing five modelling techniques for predicting forest characteristics. *Ecological Modelling* **157**, pp. 209-225
- Moller, J. & Waagepetersen, R. (2002) An Introduction to Simulation-Based Inference for Spatial Point Processes. *Spatial Statistics and Computational Methods* (ed Moller, J.), pp. 143-198. Springer, New York
- Moody, A. L., Thompson, W. A., de Bruijn, B., Houston, A. I., & Goss-Custard, J. D. (1997) The analysis of the spacing of animals, with an example based on oystercatchers during the tidal cycle. *Journal of Animal Ecology* **66**, pp. 615-628

- Moran, P.A.P. (1953) The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology. *Australian Journal of Zoology* **1**, pp. 291-298
- Morris, D.W. (1987) Ecological scale and habitat use. *Ecology* **68**, pp. 362-369
- Mougeot, F., Redpath, S. M., Leckie, F., & Hudson, P. J. (2003) The effect of aggressiveness on the population dynamics of a territorial bird. *Nature* **421**, pp. 737-739
- Mönkkönen, M. & Forsman, J. T. (2002) Heterospecific attraction among forest birds: a review. *Ornithological Science* **1**, pp. 41-51
- Muller, K.L., Stamps, J. A., Krishnan, V. V., & Willits, N. H. (1997) The effects of conspecific attraction and habitat quality on habitat selection in territorial birds (*Troglodytes Aedon*). *The American Naturalist* **150**, pp. 650-661
- Murrell, D.J., Travis, J. M. J., & Dytham, C. (2002) The evolution of dispersal distance in spatially-structured populations. *Oikos* **97**, pp. 229-236
- Myers, J.P., Connors, P. G., & Pitelka, F. A. (1979) Territory size in wintering sanderlings: the effects of prey abundance and intruder density. *The Auk* **96**, pp. 551-561
- Newton, I. (1998) *Population limitation in birds*. Academic Press,
- Newton, I., Marquiss, M., Weir, D. N., & Moss, D. (1977) Spacing of sparrowhawk nesting territories. *Journal of Animal Ecology* **46**, pp. 425-441
- Nickel, A.M., Danielson, B. J., & Moloney, K. A. (2003) Wooded habitat edges as refugia from microtine herbivory in tallgrass prairies. *Oikos* **100**, pp. 525-533
- Nilsson, I.N., Nilsson, S. G., & Sylvén, M. (1982) Diet choice, resource depression, and the regular nest spacing of birds of prey. *Biological Journal of the Linnean Society* **18**, pp. 1-9
- O'Sullivan, D. & Unwin, D. J. (2003) *Geographic information analysis*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken
- Oksanen, T., Schneider, M., Rammul, U., Hambäck, P. A., & Aunapuu, M. (1999) Population fluctuations of voles in North Fennoscandian tundra: contrasting dynamics in adjacent areas with different habitat composition. *Oikos* **86**, pp. 463-478
- Oli, M.K. (2003) Response to Korpimäki et al: vole cycles and predation. *Trends in Ecology & Evolution* **18**, pp. 495-496
- Orians, G.H. & Wittenberger, J. F. (1991) Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist* **137**, pp. S29-S49
- Osborne, P.E., Alonso, J. C., & Bryant, R. G. (2001) Modelling landscape-scale habitat use using GIS and remote sensing: a case study with great bustards. *Journal of Applied Ecology* **38**, pp. 458-471
- Ostfeld, R.S. (1988) Fluctuations and constancy in populations of small rodents. *The American Naturalist* **131**, pp. 445-452
- Palma, L., Beja, P., & Rodrigues, M. (1999) The use of sighting data to analyse Iberian lynx habitat and distribution. *Journal of Applied Ecology* **36**, pp. 812-824
- Parker, G.A. & Sutherland, W. J. (1986) Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. *Animal Behaviour* **34**, pp. 1222-1242
- Pärt, T. & Doligez, B. (2003) Gathering public information for habitat selection: prospecting birds cue on parental activity. *Proceedings of The Royal Society of London, series B* **270**, pp. 1809-1813

- Perry, J.N., Liebhold, A. M., Rosenberg, M. S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomulska, A., & Citron-Pousty, S. (2002) Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* **25**, pp. 578-600
- Petty, S.J., Anderson, D. I. K., Davison, M., Little, B., Sherratt, T. N., Thomas, C. J., & Lambin, X. (2003) The decline of common kestrels *Falco tinnunculus* in a forested area of northern England: the role of predation by northern goshawks *Accipiter gentilis*. *Ibis* **145**, pp. 472-483
- Petty, S.J., Lambin, X., Sherratt, T. N., Thomas, C. J., Mackinnon, J. L., Coles, C. F., Davison, M., & Little, B. (2000) Spatial synchrony in field vole *Microtus agrestis* abundance in a coniferous forest in northern England: the role of vole-eating raptors. *Journal of Applied Ecology* **37**, pp. 136-147
- Pélissier, R. & Goreaud, F. (2001) A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation. *Journal of Vegetation Science* **12**, pp. 99-108
- Pielou, E.C. (1960) A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. *Journal of Ecology* **48**, pp. 575-584
- Piersma, T., van Gils, J., de Goeij, P., & Van Der Meer, J. (1995) Holling's functional response model as a tool to link the food-finding mechanism of a probing shorebird with its spatial distribution. *Journal of Animal Ecology* **64**, pp. 493-504
- Porter, E.E. & Hawkins, B. A. (2003) The influence of varying spatial heterogeneity on the refuge model for coexistence of specialist parasitoid assemblages. *Oikos* **100**, pp. 241-250
- Preston, C.R. (1990) Distribution of raptor foraging in relation to prey biomass and habitat structure. *The Condor* **92**, pp. 107-112
- Pulliam, H.R. & Caraco, T. (1984) Living in groups: is there an optimal group size? *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (eds Krebs, J.R. & Davies, N.B.), pp. 122-147. Blackwell, Oxford
- Pusey, A.E. (2005) *Social systems*. Blackwell Publishing, Oxford
- Ranta, E. & Kaitala, V. (2000) Resource matching and population dynamics in a two-patch system. *Oikos* **91**, pp. 507-511
- Ranta, E., Kaitala, V., Lindström, J., & Linden, H. (1995) Synchrony in population dynamics. *Proceedings of The Royal Society of London, series B* **262**, pp. 113-118
- Ranta, E., Kaitala, V., & Lundberg, P. (1997) The Spatial Dimension in Population Fluctuations. *Science* **278**, pp. 1621-1623
- Ranta, E., Kaitala, V., & Lundberg, P. (1998) Population variability in space and time: the dynamics of synchronous population fluctuations. *Oikos* **83**, pp. 376-382
- Ranta, E., Kaitala, V., & Lundberg, P. (1999) Synchronicity in population systems: cause and consequence mixed. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, pp. 400-401
- Ranta, E., Lindström, J., Kaitala, V., Kokko, H., Linden, H., & Helle, E. (1997) Solar activity and hare dynamics: a cross-continental comparison. *The American Naturalist* **149**, pp. 765-775
- Raoul, F., Defaut, R., Michelat, D., Montadert, M., Pépin, D., Quéré, J. P., Tissot, B., Delattre, P., & Giraudoux, P. (2001) Landscape effects on the population dynamics of small mammal communities: a preliminary analysis of prey-resource variations. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **56**, pp. 239-252
- Real, L.A. & McElhany, P. (1996) Spatial pattern and process in plant-pathogen interactions. *Ecology* **77**, pp. 1011-1025
- Redpath, S.M., Arroyo, B. E., Etheridge, B., Leckie, F., Bouwman, K., & Thirgood, S. J. (2002) Temperature and hen harrier productivity: from local mechanisms to geographical patterns. *Ecography* **25**, pp. 533-540

- Reed, J.M. & Dobson, A. P. (1993) Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* **8**, pp. 253-256
- Reich, R.M., Joy, S. M., & Reynolds, R. T. (2004) Predicting the location of northern goshawk nests: modelling the spatial dependency between nest locations and forest structure. *Ecological Modelling* **176**, pp. 109-133
- Reseterits, W.J. (2005) Habitat selection behaviour links local and regional scales in aquatic systems. *Ecology Letters* **8**, pp. 480-486
- Richner, H. & Heeb, P. (1995) Is the information center hypothesis a flop? *Advances in the Study of Behavior* **24**, pp. 1-45
- Ripley, B.D. (1981) *Spatial statistics*. Wiley,
- Robertson, M.P., Peter, C. I., Villet, M. H., & Ripley, B. S. (2003) Comparing models for predicting species' potential distributions: a case study using correlative and mechanistic predictive modelling techniques. *Ecological Modelling* **164**, pp. 153-167
- Rolland, C., Danchin, E., & de Fraipont, M. (1998) The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: a comparative analysis. *The American Naturalist* **151**, pp. 515
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge
- Rouget, M. & Richardson, D. M. (2003) Inferring process from pattern in plant invasions: a semimechanistic model incorporating propagule pressure and environmental factors. *The American Naturalist* **162**, pp. 713-724
- Rowcliffe, J.M., Sutherland, W. J., & Watkinson, A. R. (1999) The functional and aggregative responses of a herbivore: underlying mechanisms and the spatial implications for plant depletion. *Journal of Animal Ecology* **68**, pp. 853-868
- Rushton, S.P., Ormerod, S. J., & Kerby, G. (2004) New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology* **41**, pp. 193-200
- Salamolard, M. (1997) Utilisation de l'espace par le Busard cendré *Circus pygargus*. Superficie et distribution des zones de chasse. *Alauda* **65**, pp. 307-320
- Salamolard, M. (1998) *Stratégie d'utilisation des ressources chez une espèce de rapace semi-colonial, le Busard cendré (Circus pygargus)*. Thèse de Doctorat, Université de Tours
- Salamolard, M., Butet, A., Leroux, A., & Bretagnolle, V. (2000) Responses of an avian predator to variations in prey density at a temperate latitude. *Ecology* **81**, pp. 2428-2441
- Sasvari, L. & Hegyi, Z. (1994) Colonial and solitary nesting choice as alternative breeding tactics in tree sparrow *Passer montanus*. *Journal of Animal Ecology* **63**, pp. 265-274
- Sekercioglu, C.H., Ehrlich, P. R., Daily, G. C., Aygen, D., Goehring, D., & Sandi, R. F. (2002) Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**, pp. 263-267
- Seoane, J., Bustamante, J., & Diaz-Delgado, R. (2003) Competing roles for landscape, vegetation, topography and climate in predictive models of bird distribution. *Ecological Modelling* **In Press, Corrected Proof**,
- Seoane, J., Vinueza, J., Diaz-Delgado, R., & Bustamante, J. (2003) The effects of land use and climate on red kite distribution in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation* **111**, pp. 401-414
- Sergio, F. & Bogliani, G. (1999) Eurasian hobby density, nest area occupancy, diet, and productivity in relation to intensive agriculture. *The Condor* **101**, pp. 806-817
- Sergio, F., Marchesi, L., & Pedrini, P. (2003) Spatial refugia and the coexistence of a diurnal raptor with its intraguild owl predator. *Journal of Animal Ecology* **72**, pp. 232-245

- Sergio, F. & Newton, I. (2003) Occupancy as a measure of territory quality. *Journal of Animal Ecology* **72**, pp. 857-865
- Sergio, F. & Penteriani, V. (2005) Public information and territory establishment in a loosely colonial raptor. *Ecology*
- Sergio, F., Rizzolli, F., Marchesi, L., & Pedrini, P. (2004) The importance of interspecific interactions for breeding-site selection: peregrine falcons seek proximity to raven nests. *Ecography* **27**, pp. 818-826
- Serrano, D., Forero, M. G., Donazar, J. A., & Tella, J. L. (2004) Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of lesser kestrels. *Ecology* **85**, pp. 3438-3447
- Serrano, D., Tella, J. L., Forero, M. G., & Donazar, J. A. (2001) Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues. *Journal of Animal Ecology* **70**, pp. 568-578
- Sherratt, J. A. (2001) Periodic travelling waves in cyclic predator-prey systems. *Ecology Letters* **4**, pp. 30-37
- Sherratt, T. N., Lambin, X., Petty, S. J., Mackinnon, J. L., Coles, C. F., & Thomas, C. J. (2000) Use of coupled oscillator models to understand synchrony and travelling waves in populations of the field vole *Microtus agrestis* in northern England. *Journal of Applied Ecology* **37**, pp. 148-158
- Sih, A., Englund, G., & Wooster, D. (1998) Emergent effects of multiple predators on prey. *Trends in Ecology & Evolution* **13**, pp. 350-355
- Smith, A. T. & Peacock, M. M. (1990) Conspecific attraction and the determination of metapopulation colonization rates. *Conservation Biology* **4**, pp. 320-323
- Smith, T. M. & Shugart, H. H. (1987) Territory size variation in the ovenbird: the role of habitat structure. *Ecology* **68**, pp. 695-704
- Solomon, M. E. (1949) The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* **18**, pp. 1-35
- Spitz, F., le Louarn, H., Poulet, A., & Dasonville, B. (1974) Standardisation des piégeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **28**, pp. 564-578
- Stamps, J. A. (1988) Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *The American Naturalist* **131**, pp. 329-347
- Steen, H. (1995) Untangling the causes of disappearance from a local population of root voles, *Microtus oeconomus*: a test of the regional synchrony hypothesis. *Oikos* **73**, pp. 65-72
- Steen, H., Ims, R. A., & Sørnerud, G. A. (1996) Spatial and temporal patterns of small rodent population dynamics at a regional scale. *Ecology* **77**, pp. 2365-2372
- Stenseth, N. C., Bjørnstad, O. N., & Saitoh, T. (1996) A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan. *Proceedings of The Royal Society of London, series B* **263**, pp. 1117-1126
- Stenseth, N. C., Bjørnstad, O. N., & Saitoh, T. (1998) Seasonal forcing on the dynamics of *Clethrionomys rufocanus*: modeling geographic gradients in population dynamics. *Researches on Population Ecology* **40**, pp. 85-95
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton
- Stephens, P. A. & Sutherland, W. J. (1999) Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, pp. 401-405

- Suarez-Seoane, S., Osborne, P. E., & Alonso, J. C. (2002) Large-scale habitat selection by agricultural steppe birds in Spain: identifying species-habitat responses using generalized additive models. *Journal of Applied Ecology* **39**, pp. 755-771
- Sutherland, W.J. (1996) *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press, Oxford
- Sutherland, W.J. & Koene, P. (1982) Field estimates of the strength of interference between oystercatchers. *Oecologia* **55**, pp. 108-109
- Tarof, S.A., Ratcliffe, L. M., Kasumovic, M. M., & Boag, P. T. (2004) Are least flycatcher (*Empidonax minimus*) clusters hidden leks? *Behavioral Ecology* **16**, pp. 207-217
- Teixeira, J. & Arntzen, J. W. (2002) potential impact of climate warming on the distribution of the Golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica*, on the Iberian Peninsula. *Biodiversity and conservation* **11**, pp. 2167-2176
- Thiollay, J.-M. & Bretagnolle, V. (2004) *Rapaces nicheurs de France: distribution, effectifs et conservation*. Delachaux & Niestlé,
- Thioulouse, J., Chessel, D., & Champely, S. (1995) Multivariate analysis of spatial patterns: a unified approach to local and global structures. *Environmental and Ecological Statistics* **2**, pp. 1-14
- Tilman, D. & Kareiva, P. (1997) *Spatial ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton
- Tognelli, M.F. & Kelt, D. A. (2004) Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography* **27**, pp. 427-436
- Tokeshi, M. (1999) *Species coexistence. Ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell science, Oxford
- Tregenza, T. (1995) Building on the Ideal Free Distribution. *Advances in Ecological Research* **26**, pp. 243-307
- Triplet, P., Stillman, R. A., & Goss-Custard, J. D. (1999) Prey abundance and the strength of interference in a foraging shorebird. *Journal of Animal Ecology* **68**, pp. 254-265
- Tucker, G.M. & Heath, M. F. (1994) *Birds in Europe: their conservation status*. BirdLife International, Cambridge
- Turchin, P. & Ellner, S. P. (2000) Living on the edge of chaos: population dynamics of fennoscandian voles. *Ecology* **81**, pp. 3099-3116
- Turchin, P. & Hanski, I. (1997) An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *The American Naturalist* **149**, pp. 842-874
- Turchin, P. & Hanski, I. (2001) Contrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parameterized models. *Ecology Letters* **4**, pp. 267-276
- Turcotte, Y. & Desrochers, A. (2005) Landscape-dependent distribution of northern forest birds in winter. *Ecography* **28**, pp. 129-140
- Venables, W.N. & Ripley, B. D. (2002) *Modern applied statistics with S*, 4 edn. Springer Verlag, New York
- Village, A. (1987) Numbers, territory-size and turnover of Short-eared Owls *Asio flammeus* in relation to vole abundance. *Ornis Scandinavica* **18**, pp. 198-204
- Villard, M.-A. & Maurer, B. A. (1996) Geostatistics as a tool for examining hypothesized declines in migratory songbirds. *Ecology* **77**, pp. 59-68
- Wadsworth, R.A., Collingham, Y. C., Willis, S. G., Huntley, B., & Hulme, P. E. (2000) Simulating the spread and management of alien riparian weeds: are they out of control? *Journal of Applied Ecology* **37**, pp. 28-38

- Wagner,R.H. (1997) Hidden leks: sexual selection and the clumping of avian territories. *Extra-pair mating tactics in birds*. (eds Parker,P.G. & Burley,N.), pp. 123-145. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Wagner,R.H., Danchin, E., Boulinier, T., & Helfenstein, F. (2000) Colonies as byproducts of commodity selection. *Behavioral Ecology* **11**, pp. 572-573
- Ward,M.P. & Schlossberg, S. (2004) Conspecific Attraction and the Conservation of Territorial Songbirds. *Conservation Biology* **18**, pp. 519-525
- Watson,J.E.M., Whittaker, R. J., & Dawson, T. P. (2004) Habitat structure and proximity to forest edge affect the abundance and distribution of forest-dependent birds in tropical coastal forests of southeastern Madagascar. *Biological Conservation* **120**, pp. 315-331
- Wiegand,T. & Moloney, K. A. (2004) Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* **104**, pp. 209-229
- Wiens,J.A. (1989) *The ecology of bird communities. Volume 1. Foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge
- Wiens,J.A. (2000) Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. *The ecological consequences of environmental heterogeneity* (eds Hutchings,M.J., John,E.A., & Stewart,A.J.A.), pp. 9-31. Blackwell Science Ltd, Oxford
- Wiklund,C.G. (1978) Increased breeding success for merlins *Falco columbarius* nesting among colonies of fieldfares *Turdus pilaris*. *Ibis* **121**, pp. 109-111
- Wilson,K., Bjornstad, O. N., Dobson, A. P., Merler, S., Poglayen, P., Randolph, S. E., Read, A. F., & Skorping, A. (2002) Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. *The ecology of wildlife diseases* (eds Hudson,P., Rizzoli,A., Grenfell,B.T., Heesterbeek,H., & Dobson,A.), pp. 6-44. Oxford University Press, Oxford
- Wood,S.N. & Augustin, N. H. (2002) GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling. *Ecological Modelling* **157**, pp. 157-177
- Wood,S.N. & Thomas, M. B. (1999) Super-sensitivity to structure in biological models. *Proceedings of The Royal Society of London, series B* **266**, pp. 565-570
- Wu,H. & Huffer, F. W. (1997) Modeling the distribution of plant species using the autologistic regression model. *Environmental and Ecological Statistics* **4**, pp. 49-64
- Ydenberg,R. (1987) Nomadic predators and geographical synchrony in microtine population cycles. *Oikos* **50**, pp. 270-272
- Yoccoz,N.G., Stenseth, N. C., Henttonen, H., & Prévot-Julliard, A.-C. (2001) Effects of food addition on the seasonal density-dependent structure of bank vole *Clethrionomys glareolus* populations. *Journal of Animal Ecology* **70**, pp. 713-720
- Zanette,L., Doyle, P., & Trémont, S. M. (2000) Food shortage in small fragments: evidence from an area-sensitive passerine. *Ecology* **81**, pp. 1654-1666
- Zuberogoitia,I. & Campos, L. F. (1998) Censusing owls in large areas: a comparison between methods. *Ardeola* **45**, pp. 47-53

Annexe 1

Article 1:

“Assessing the influence of environmental heterogeneity on patterns of nest spacing: a case study with two raptors”.

Thomas Cornulier, Vincent Bretagnolle.

Accepté dans *Ecography* avec quelques modifications

Annexe 2

Article 2:

“Contrasting the effects of habitat quality, resource availability and conspecific attraction at different scales on the spatial distribution of a raptor”

Thomas Cornulier, Beatriz E. Arroyo, Vincent Bretagnolle

Pour soumission à *Journal of Animal Ecology*.

Annexe 3

Article 3 :

“ Spatial interactions in two sibling raptors sharing common prey ”.

Thomas Cornulier, Beatriz E. Arroyo, Vincent Bretagnolle

Pour soumission à *Animal Behaviour*.