

Suivi des populations d'Aigles royaux dans les parcs nationaux français

Analyses et recommandations

Thierry Chambert¹, Aurélien Besnard²

¹Université de Montpellier, CEFE-CNRS, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier

²EPHE, CEFE-CNRS, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier

Rapport préparé pour les Parcs Nationaux français et
l'Agence Française pour la Biodiversité (AFB).



Citation : Chambert T. & Besnard A. 2019. Suivi des populations d'Aigles royaux dans les parcs nationaux français : analyses et recommandations. Rapport à l'AFB. Montpellier, France.

Résumé

L'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) est une espèce emblématique des parcs nationaux (PN) français, qui a fait l'objet d'un suivi depuis les années 1970's. Vu les faibles effectifs d'aigles initialement présents, les parcs avaient opté pour un suivi exhaustif de la reproduction des couples d'aigles occupant leur zone d'intervention. Avec le regain démographique de l'espèce, il est devenu de plus en plus difficile de maintenir un tel effort de suivi. De plus, la pertinence d'un suivi axé uniquement sur la reproduction des couples est peut être questionnée.

Les parcs souhaitent diminuer l'effort de suivi sur l'Aigle royal, tout en maintenant une veille efficace sur les populations. Pour les aider à atteindre leur objectif, nous avons réalisé un travail d'analyses des données historiques et d'exploration de stratégies d'échantillonnage afin de proposer des pistes de révision sur les protocoles de suivi de cette espèce. Les principaux résultats de nos travaux sont les suivants :

- Les courbes de détection (relation entre le temps de suivi et la probabilité de détection d'un couple) révèlent que l'effort requis pour maintenir un suivi exhaustif tout en s'assurant une probabilité de détection élevée, est intenable pour les PN alpins.
- Dans le PN des Cévennes, un suivi exhaustif est encore pertinent car (1) il y a encore peu de couples à suivre et (2) l'effort de suivi requis pour atteindre une probabilité de détection élevée est bien inférieur à ce qui est nécessaire pour les PN alpins.
- Il existe une relation inverse entre la taille de population d'aigles et la fécondité des couples (réponse de type densité-dépendante). Cela suggère que la productivité (fécondité) des aigles ne peut pas être considérée (seule) comme un indicateur fiable de l'état de santé de la population. Le suivi de la reproduction n'est donc pas la priorité.
- Les populations d'aigles royaux sont beaucoup plus sensibles aux perturbations affectant la survie (notamment la survie adulte) que celle qui impactent la reproduction. Il est donc important d'explorer la possibilité de suivre et d'estimer la survie des adultes. Nous avons lancé une étude pilote à cet effet se basant sur la génétique.
- Il est possible de détecter des déclin de population, de façon robuste, à partir d'un suivi non-exhaustif des couples et d'un effort relativement modéré.
- La meilleure stratégie pour détecter des déclin consiste à suivre 10-15 couples chaque année, et d'investir un effort de suivi suffisant, pour s'assurer la détection des couples actifs. La clé est de s'assurer d'avoir une probabilité de détection > 0.90 pour tous les couples suivis une année donnée. En fin de document, nous proposons des recommandations spécifiques pour chaque parc.

Sommaire

1	Contexte	4
2	Objectifs	6
3	Méthodes et analyses	7
3.1	Courbes de détection	8
3.2	Fécondité et densité dépendance	9
3.3	Modèles démographiques.....	10
3.3.1	Analyses de sensibilité : survie vs. fécondité	11
3.3.2	Trajectoires de populations.....	11
3.4	Tests de puissance	12
3.4.1	Scénarios	13
3.4.2	Simulations	14
4	Résultats	14
4.1	Courbes de détection	14
4.2	Fécondité et densité dépendance	17
4.3	Analyses de sensibilité.....	18
4.4	Trajectoires de populations.....	21
4.5	Tests de puissance	22
5	Bilan.....	25
5.1	Quel type de suivi?	25
5.2	Etude pilote pour la CMR	29
5.3	Recommandations spécifiques pour le suivi des couples	30
6	Schéma d'aide à la décision	31
6.1	Périmètres de quiétude.....	32
6.2	Veille sur les populations.....	32
6.3	Survie adulte.....	33
6.4	Déplacements.....	33
7	Bibliographie	34
	Annexe : Lexique terminologique « Aigle royal »	36

1 Contexte

En bref: Bien que le statut de conservation de l'Aigle royal se soient nettement améliorés depuis les années 1980, il y a toujours de forts enjeux sociaux autour de cette espèce dans les parcs nationaux. Il y a volonté de maintenir une veille sur l'espèce, tout en limitant l'effort de suivi à des niveaux raisonnables.

L'Aigle royal est une espèce emblématique des parcs nationaux français, ayant des enjeux sociaux forts pour le grand public. C'est donc une espèce qui se trouve souvent en tête de liste des travaux sur la hiérarchisation des enjeux de conservation avifaunistiques des parcs. Du 19^e siècle jusqu'aux années 1970's, les populations d'aigles avaient connues un fort déclin en France (Decorde and Ricau 2009). A cette époque, l'Aigle royal était considéré comme un nuisible et il subissait de nombreuses persécutions par l'Homme (tirs, empoisonnements et destruction des nids). En 1979, grâce à la Directive « Oiseaux » de l'Union Européenne, l'aigle est devenu une espèce protégée en France. Depuis, les populations ont connus un fort regain démographique, notamment dans les espaces protégés que sont les parcs nationaux (Figure 1).

Malgré tout, l'aigle royal reste exposé à certaines menaces anthropiques, notamment celles qui sont liées aux risques de collision avec les édifices qui entravent l'espace aérien (câbles, éoliennes). En effet, les infrastructures implantées en montagne comportent plusieurs types de câbles aériens (lignes électriques, remontées mécaniques) qui peuvent être à l'origine d'une mortalité importante chez certains oiseaux (grands rapaces, galliformes). Pour pallier à ces problèmes qui peuvent fortement impacter la survie des adultes et juvéniles, un programme d'inventaire et de visualisation des câbles aériens existe. Ce programme vise à limiter la mortalité des oiseaux grâce à des systèmes de protection, mis en place dans le cadre de partenariats entre les parcs et les gestionnaires d'infrastructures (tels que Enedis, le Réseau de Transport d'Electricité RTE, les régies électriques privées et les sociétés de remontées mécaniques qui opèrent sur les domaines skiables). Au-delà de ces risques de collision, l'empoisonnement, le saturnisme, le tir mais également le dérangement lors de la reproduction sont des menaces qui pèsent toujours (bien qu'elles se sont réduites au cours du 20^e siècle) sur les populations d'aigles, ainsi que de nombreux autres grands rapaces (Grand-duc, Gypaète barbu, etc.). C'est pourquoi l'Aigle et ces autres espèces bénéficient d'une attention particulière dans les dispositifs de veille sanitaire mise en œuvre par les parcs.

L'Aigle royal fait l'objet d'un suivi par les parcs depuis les années 1970's. Le marquage individuel des jeunes et des adultes étant très difficile (nids inaccessibles), et la relecture de bagues quasiment impossible, les parcs s'étaient naturellement lancés dans un suivi de la reproduction. Ce choix était d'autant plus naturel que l'Aigle royal est une espèce territoriale. Chaque couple reproducteur possède en général plusieurs aires sur son territoire, et il occupe souvent une aire différente d'une année sur l'autre. Le suivi s'était donc surtout axé sur la détection des couples, la découverte de leurs aires de reproduction (nids) et le suivi de l'élevage des jeunes au nid.

Vu les faibles effectifs initialement présents, les parcs avaient opté pour un suivi exhaustif des couples d'aigles, visant à déterminer le succès reproducteur de chaque couple connu et à découvrir tout nouveau couple territorial. Mais avec l'augmentation des tailles de populations (Figure 1), il est devenu de plus en plus coûteux et difficilement tenable de maintenir un suivi exhaustif, surtout pour les trois parcs nationaux alpins (PN Mercantour, Ecrins et Vanoise). En

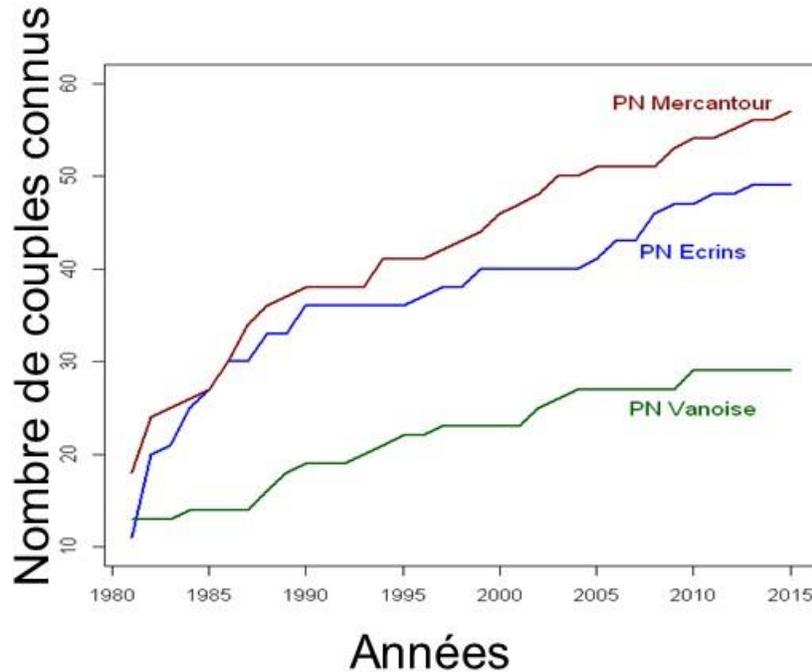


Figure 1. Regain démographique des populations d'aigles depuis 1981 dans trois parcs nationaux français : le PN Vanoise (en vert), le PN Ecrins (en bleu) et le PN Mercantour (en rouge). Ces données correspondent au nombre de couples installés connus.

2013, un rapport avait évalué l'effort de suivi à ~200 jours-agents par an et par parc (Pereira Dias 2013), soit environ 1500h. Cet effort, quasiment égal à un ETP (équivalent temps plein), était perçu comme trop élevé par les parcs (Pereira Dias 2013), en particulier pour une espèce dont le statut s'est considérablement amélioré.

Les parcs souhaitent donc diminuer l'effort de suivi alloué à l'Aigle royal, tout en maintenant une veille sur les populations, car ce rapace a toujours une forte valeur patrimoniale et reste une espèce protégée. Dans ce rapport, nous présentons les résultats du travail d'analyses et d'exploration que nous avons mené, afin de proposer des recommandations pour la révision des suivis sur l'Aigle royal, le but étant de minimiser l'effort de suivi, tout en valorisant au maximum les données récoltées.

2 Objectifs

En bref : Le suivi doit répondre à des objectifs clairs, avec un effort qui soit tenable dans la durée. Trois objectifs ont été identifiés : (1) limiter les dérangements au nid (périmètres de quiétude) ; (2) maintenir une veille sur les populations ; (3) mieux connaître les taux de survie adultes.

L'objectif des travaux présentés dans ce rapport est d'identifier des pistes d'amélioration pour rendre le suivi de l'Aigle royal plus performant, c'est-à-dire avoir un protocole :

- qui réponde à des objectifs clairs,
- dont l'effort soit tenable dans la durée, et
- qui fournisse des données exploitables dans le cadre d'analyses statistiques.

La première étape de notre travail a donc été de définir explicitement les objectifs du suivi. En concertation avec les chargés de missions des quatre parcs impliqués dans le projet, nous avons identifié les objectifs suivant :

- Maintenir la connaissance sur la localisation des aires de reproduction, pour l'établissement de périmètres de quiétudes (objectif 1 : « *périmètres de quiétude* »)
- Maintenir une veille sur les populations (objectif 2 : « *veille* »)
- Améliorer les connaissances sur l'espèce, notamment la survie adulte (objectif 3 : « *survie adulte* »)

En plus de ces trois objectifs, nous avons aussi systématiquement tenu compte, dans nos travaux, de la nécessité (1) de maintenir l'effort requis à un niveau raisonnable et (2) d'obtenir des données qui soient exploitables statistiquement.

Objectif 1 : Périmètres de quiétude

En période de reproduction, pour assurer la tranquillité d'un couple d'aigles jugé sensible, les parcs conseillent parfois aux usagers de respecter un périmètre de quiétude autour de l'aire de reproduction. Au sein de ce périmètre, l'usage de l'espace aérien et terrestre est limité. Un couple d'aigles change souvent d'aire de reproduction, au sein de son territoire, d'une année sur l'autre. L'objectif visé ici par le suivi est simple : il s'agit de trouver l'aire de reproduction active d'un couple, une année donnée, de façon à pouvoir établir le périmètre de quiétude. L'idée est aussi de maintenir un certain niveau de connaissance, au cours des années, sur la localisation des différentes aires d'un couple ; c'est-à-dire de s'assurer que chaque couple soit suivi assez fréquemment pour éviter de perdre cette connaissance.

On peut rarement compter sur une probabilité de détection de 100% de toutes les aires. C'est illusoire et ce serait trop coûteux. Pour calibrer le suivi vis-à-vis de cet objectif, nous l'avons donc reformulé de la façon suivante : « maximiser la probabilité de détection des aires de reproduction actives des couples suivis ». Comme seuil de probabilité de détection visée, nous avons décidé

d'utiliser 95% dans un premier temps. Ce chiffre peut bien sûr plus tard être révisé si l'on se rend compte qu'un seuil de 95% serait trop coûteux à atteindre.

Objectif 2 : Veille sur les populations

C'est l'objectif central du suivi, et de ce fait celui sur lequel nous nous sommes principalement appuyés dans les analyses pour aboutir à des recommandations sur la calibration de l'effort de suivi. Une « veille » signifie que l'objectif est de pouvoir détecter les fluctuations de la population, notamment les baisses d'effectifs, ici, car l'Aigle royal est une espèce protégée. Nous avons précisé cet objectif en répondant à deux questions : (1) quelle amplitude de déclin veut-on être en mesure de détecter ? (2) sur quel pas de temps ? Bien que la réponse à ces questions doive avant tout refléter l'intention du gestionnaire, nous avons aussi mené une étude de simulations pour aider à y répondre. Les simulations ont mis en évidence qu'une surmortalité annuelle d'environ 5% (*soit un déclin de 20% sur 5 ans*) engendrerait une extinction de la population au bout d'environ 50 ans. On peut donc considérer qu'un suivi qui permettrait de détecter un tel déclin au bout de 5 ans serait satisfaisant puisqu'il laisserait suffisamment de temps pour agir et enrayer le phénomène avant que la population s'approche de l'extinction. Pour la suite, nous avons donc utilisé cette valeur de **déclin de 20% sur 5 ans** comme référence pour calibrer l'effort pour cet objectif de *veille des populations*.

Objectif 3 : Survie adulte

Il s'agit ici d'améliorer les connaissances, au sens large, sur les paramètres démographiques de l'espèce. L'Aigle royal étant une espèce très longévive, la survie adulte est le paramètre qui a le plus d'influence sur la dynamique des populations (à relier à la notion de sensibilité démographique). Il nous a donc paru tout naturel de cibler ce paramètre en priorité, d'autant plus que la fécondité est déjà bien documentée dans les données historiques (suivi de la reproduction). Pour répondre à cet objectif, nous avons donc évalué les options de suivi qui permettraient d'estimer la survie adulte. Ces efforts ont abouti au lancement d'une étude pilote visant à tester la faisabilité d'un suivi de type capture-marquage-recapture, reposant sur l'identification individuelle des aigles à partir d'analyses génétiques de plumes collectées au nid. Cette étude pilote est décrite en fin de document, en section 2.

3 Méthodes et analyses

En bref: Nous avons combiné analyses statistiques, simulations et tests de puissance pour explorer les possibilités d'amélioration du suivi. Les différentes analyses qui ont été menées sont décrites en détails dans chaque sous-partie.

Pour évaluer les pistes d'amélioration du suivi, nous avons exploré et comparé :

- l'utilisation de différentes métriques (voir définition des termes en Annexe) pour l'état de santé de la population : nombre de couples, taux de fécondité, survie annuelle
- différents types de suivis (suivi des couples, suivi de la reproduction, suivi par capture-marquage-recapture) pour obtenir les données nécessaires à l'estimation de chacune de ces métriques, et
- différentes stratégies de répartition de l'effort de suivi (*ex.*, nombre de territoires suivis vs. temps de suivi alloué à chaque territoire).

Pour évaluer ces différentes stratégies, nous avons combiné des approches d'analyses statistiques, de simulations et des tests de puissance. L'analyse statistique des données existantes nous a notamment permis d'estimer la relation entre l'effort de suivi et la détection des couples (courbes de détection) et de tester un effet densité dépendance sur la fécondité. Les simulations ont servi à réaliser des analyses de sensibilité démographique et à explorer les trajectoires de populations attendues en réponse à différents scénarios de perturbations. Les tests de puissances statistiques nous ont, quant à eux, permis de comparer différentes stratégies de suivi pour l'objectif de veille et de déterminer l'effort optimal à allouer à ces suivis.

3.1 Courbes de détection

En bref : La performance du suivi repose principalement sur « notre » capacité à détecter les couples et leurs aires de reproduction sur le terrain. Nous avons donc estimé la relation entre effort de suivi (temps de recherche) et probabilité de détection à partir des données existantes.

La fiabilité de tous les types de suivis envisagés repose sur notre capacité à déterminer si un couple d'aigles occupe un territoire donné une année donnée. Cette détermination du statut d'occupation se base principalement sur la découverte de l'aire de reproduction active du couple en début de saison. Pour déterminer l'effort optimal à allouer à un suivi, il faut donc connaître la relation entre le temps de recherche des aires et la probabilité de découvrir (détecter) l'aire occupé. En effet, plus on passe de temps d'observation sur le terrain, pendant la période d'installation des couples, plus on aura de chance de trouver l'aire active d'un couple : la probabilité de détection augmente avec l'effort.

Cette relation *effort-détection* n'étant pas connue *a priori*, il a été nécessaire de l'estimer à partir des données (effort + observations) disponibles. Historiquement, les données de temps de recherche et d'observation sur l'aigle n'ont été enregistrées par aucun des parcs, car ils n'en avaient alors pas l'utilité. Nous avons donc demandé aux parcs de collecter ces informations pour la saison 2018, ce qui a été fait par le PN du Mercantour et le PN des Cévennes. Pour le PN des Ecrins, nous avons utilisés les données du nombre de visites réalisées par territoire chaque année (2010 -2017), en considérant que chaque visite correspondait à 2h30 de suivi en moyenne. Du fait de cette hypothèse, l'estimation de la courbe de détection est moins fiable pour le PN Ecrins.

Pour le PN de la Vanoise, nous nous sommes basés sur la courbe de détection du PN Ecrins car ces deux territoires ont des configurations (topographique, etc.) assez similaires. On peut donc penser que la relation entre effort de suivi et détectabilité est assez similaire, entre ces deux parcs, en tout cas bien plus qu'avec le PN du Mercantour ou le PN des Cévennes.

L'estimation de la relation effort-détectabilité est basée sur un modèle exponentiel du type « time to first detection » (temps avant la première détection ; Garrard et al. 2008). Les paramètres de ce modèle sont estimés avec la méthode du maximum de vraisemblance (Burnham and Anderson 2002).

3.2 Fécondité et densité dépendance

En bref : A partir des données historiques du PN des Ecrins, nous avons évalué l'évolution de la fécondité des aigles à mesure que le nombre de couples augmentait (relation de densité dépendance). La fécondité correspond ici au nombre de jeunes à l'envol par couple territorial, chaque année.

Les données historiques de suivi de reproduction du PN des Ecrins ont été analysées afin (i) d'estimer les taux de fécondité annuels des couples d'aigle et (ii) tester s'il existe un effet de densité dépendance sur la fécondité. Ici, la fécondité est définie comme le nombre moyen de jeunes à l'envol produit par couple. La densité dépendance correspond à une relation (négative) entre la fécondité et le nombre de couples territoriaux installés (taille de population). En présence de densité dépendance, on s'attend à observer une diminution de la fécondité des couples à mesure que la population croît. Ces effets de densité dépendance sont en général dus à la compétition pour les ressources, telles que la nourriture ou l'habitat de reproduction (Carrete et al. 2006, Bretagnolle et al. 2008). Chez une espèce fortement territoriale comme l'Aigle royal, la densité dépendance peut aussi être liée à l'hétérogénéité des territoires (Ferrer and Donazar 1996, Fasce et al. 2011). En effet, lors d'une phase de recolonisation, les premiers couples vont sélectionner les meilleurs territoires, et donc avoir une fécondité élevée. A mesure que la population croît, les nouveaux arrivants occupent les territoires de moindre qualité, et ils ont donc une fécondité moins bonne. A l'échelle de la population, on observera donc une baisse de fécondité à mesure que la taille de la population augmente.

Pour cette analyse, nous avons utilisé les données sur le succès de reproduction (nombre de jeunes à l'envol) de couples suivis dans le PN des Ecrins, de 1981 à 2015. Pendant cette période, la population d'aigles territoriaux du PN des Ecrins a augmenté, graduellement, de 11 à 49 couples connus (cf. Figure 1). Nous n'avons pas pu utiliser les données des autres parcs car il y avait trop d'incertitude sur les 0 dans la base de données. En effet, l'absence de suivi ou la non-détection d'un couple (= statut reproducteur inconnu, donc potentiellement un « faux 0 ») n'avait pas été clairement distinguée des observations avérées d'échec reproducteur (un « vrai 0 »). L'analyse de ces données aurait fourni des résultats biaisés, chose qui a été confirmée lors de nos essais

d'analyses de ces données. Seul le PN des Ecrins possédait les données adéquates, c'est-à-dire que les « vrais 0 » (= pas de jeune à l'envol) était distincts des évènements de non-détection ou non-suivi sur le long terme.

Pour analyser les données, nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes généralisés. Les données de nombre de jeunes à l'envol ont été modélisées avec une loi de distribution de Poisson. Les tests d'adéquation ont confirmé la validité de ce choix ($\chi^2 = 718$, $df = 915$, $P > 0.99$; $\hat{c} = 0.78$). Dans un premier temps, nous avons estimé le taux de fécondité moyen, en utilisant un modèle faisant l'hypothèse d'une fécondité constante. Puis, pour tester la densité dépendance, nous avons modélisé une relation entre la fécondité et le nombre de couples installés chaque année.

3.3 Modèles démographiques

En bref : Nous avons réalisé des simulations de la dynamique d'une population d'aigles afin d'évaluer (1) dans quelle mesure la population est sensible aux changements de survie et de fécondité et (2) si le suivi des couples territoriaux était un bon moyen de suivre les tendances de la population dans son ensemble.

Nous avons réalisé plusieurs études de simulations afin de mieux comprendre le comportement démographique d'une population d'Aigles royaux selon différents scénarios de perturbation. Tout d'abord, afin de déterminer le paramètre démographique le plus pertinent à suivre, nous avons évalué la sensibilité démographique d'une population d'aigles à des baisses de survie et de fécondité. On sait que chez l'aigle les variations de survie (surtout chez les adultes) ont un impact démographique plus important que les variations de fécondité, mais nous avons souhaité évaluer ce phénomène de façon précise et quantitative. Ensuite, nous avons souhaité évaluer dans quelle mesure le suivi des individus reproducteurs (couples territoriaux) étaient représentatif des tendances de la population dans son ensemble, c'est-à-dire incluant les juvéniles, les immatures et les adultes non territoriaux qui peuvent être relativement nombreux dans les populations d'espèces longévives.

Le modèle de simulation démographique utilisé est similaire à celui du rapport de Yoccoz & Gaillard (2013). Il inclut de la stochasticité démographique et comporte 5 classes d'âges. Nous avons en effet considéré que l'âge adulte (première reproduction possible) était atteint à 5 ans (Whitfield et al. 2004, Yoccoz and Gaillard 2013). Les classes du modèle d'âges sont donc les suivantes : juvéniles de 1 à 4 ans (4 classes) et adultes (5 ans et plus). Ce modèle tient aussi compte de la forte territorialité de l'espèce, ce qui impose une limite stricte sur le nombre d'individus reproducteurs. Dans la plupart des scénarios (sauf indiqué autrement), nous avons considéré l'existence d'un total de 50 territoires. Il ne peut donc pas y avoir plus de 100 aigles reproducteurs (= 50 couples territoriaux) à un temps donné. Lorsque tous les territoires sont occupés, tout nouvel adulte recruté dans la population est alors considéré comme un « flotteur », c'est-à-dire un aigle sans territoire (Sergio et al. 2009). Dès qu'un adulte reproducteur meurt et qu'une place

se libère au sein d'un territoire, elle est rapidement prise par un aigle issu du pool des flotteurs (Lenda et al. 2012). Les flotteurs constituent donc une réserve d'adultes qui viennent « combler » la mortalité des reproducteurs.

Les valeurs références de survie utilisées pour les simulations sont issues de la littérature (Whitfield et al. 2004, Sergio et al. 2006, Eaton et al. 2007). Ces valeurs sont de $S_a = 0.94$ pour la survie adulte, $S_j = 0.82$ pour la survie juvénile (de 1 an à 5 ans) et de $S_0 = 0.72$ pour la survie la première année. La valeur référence de fécondité est de 0.57 jeune à l'envol par couple. Cette valeur est issue des estimations obtenues à partir de l'analyse des données du PN des Ecrins (cf. section 4.2). A partir de ces valeurs démographiques, nous avons pu déterminer les proportions stables de chaque classe d'âge pour une population à l'équilibre démographique. Ces proportions sont les suivantes : juvéniles de 1 an (10%), de 2 ans (8%), de 3 ans (6%), de 4 ans (5%), adultes (5 ans et plus) reproducteurs (48%), adultes flottants (24%).

3.3.1 Analyses de sensibilité : survie vs. fécondité

Pour évaluer l'impact respectif des baisses de survie et de fécondité, nous avons simulé des trajectoires de populations d'Aigles royaux sur 100 ans. Nous partons d'une population à l'équilibre démographique, puis nous appliquons dès la première année une perturbation engendrant une certaine baisse de survie ou de fécondité. Nous suivons ensuite les variations et le devenir de la population, et estimons à partir de 1000 simulations répétées :

- le temps d'extinction : nombre moyen d'années écoulées avant l'extinction totale de la population ;
- le temps de quasi-extinction : la quasi-extinction est défini par une taille de population de <10 individus (toutes classes d'âges incluses) ou <2 couples reproducteurs ;
- le temps au bout duquel la population a diminué de moitié.

Nous avons évalué les scénarios de perturbation suivant : baisse de survie (ou fécondité) annuelle de 5%, 10%, 15%, 50% et 90%. Ces baisses s'appliquent aux valeurs références décrites ci-dessus (survie = 0.94, fécondité = 0.57). Par exemple, pour une baisse de 10% de la survie, celle-ci sera de 0.85, au lieu de 0.94 (calcul : $0.94 \times (1 - 10\%) = 0.85$). Ces scénarios de baisse ont été évalués sur des populations d'aigle initiales de 5, 10, 25 et 50 couples territoriaux. En tout, 40 scénarios différents ont donc été évalués.

3.3.2 Trajectoires de populations

Pour évaluer si le suivi des couples territoriaux sont un bon moyen de suivre les tendances de la population totale (échantillon représentatif), nous avons simulé la trajectoire d'une population suite à une baisse de survie adulte de 10% ($S_a = 0.85$). Nous avons ensuite comparé la trajectoire de la population totale à celle des effectifs d'aigles territoriaux seulement. Pour ces simulations, nous sommes partis d'une population de 50 couples, à l'équilibre démographique. Cela signifie que tous les territoires sont initialement occupés (« saturation » des territoires), et qu'il existe

déjà un pool de flotteurs. Dans une telle population, il y a donc 100 adultes territoriaux, 50 adultes flotteurs, et 59 juvéniles, soit une population totale de 209 aigles. Nous avons simulé la trajectoire sur 50 ans, en utilisant les valeurs références décrites plus haut pour tous les paramètres démographiques.

3.4 Tests de puissance

En bref : Des tests de puissance statistique ont été réalisés pour trouver les stratégies optimale de suivi des couples dans le cadre de la veille sur les populations. Une stratégie est définie par (1) le nombre de territoires suivi chaque année (plan d'échantillonnage tournant), et (2) le temps de suivi alloué à chaque territoire (probabilité de détection).

Pour déterminer un plan d'échantillonnage optimal pour le suivi des couples, dans le cadre de l'objectif de *veille sur les populations*, nous avons eu recours à des tests de puissances statistiques couplés à des simulations. La puissance statistique est une mesure du degré (%) de certitude avec lequel on est en mesure de détecter un effet donné. Ici, il s'agit de pouvoir détecter un déclin de population de 20% sur un pas de temps de 5 ans (= objectif de *veille* tel que défini en partie 2). Notre capacité à détecter un tel déclin (20% sur 5 ans) va dépendre du plan d'échantillonnage utilisé, c'est-à-dire de l'effort total annuel alloué au suivi et de la façon dont cet effort annuel est réparti entre les territoires d'aigles. En particulier, sur ce dernier point, pour un effort annuel donné, il s'agit de trouver la répartition optimale entre :

- le nombre de territoires suivi chaque année (on se place dans le cadre d'un plan d'échantillonnage tournant, voir ci-dessous)
- le temps de suivi alloué à chaque territoire qui détermine la probabilité de détecter un couple et donc la fiabilité des données obtenues (cf. parties 3.1, 4.1 et Figure 2).

La puissance minimale que nous visons est de 85% (au seuil $\alpha = 15\%$), c'est-à-dire que l'on veut que le plan d'échantillonnage choisi permette de détecter le déclin qui se produit avec un taux de réussite de 85%. Autrement dit, on accepte un risque de 15% de rater ce déclin (risque de type 2 : faux négatif). Le fait d'utiliser un seuil de significativité du test statistique (α) de 15% signifie que l'on accepte également un risque de 15% de détecter un déclin alors qu'il n'y en a pas (risque de type 1 : faux positif). Nous avons choisi de placer le niveau de probabilité de ces deux risques d'erreur (type 1 et type 2) au même seuil en suivant les recommandations de la littérature à ce sujet (Di Stefano 2003).

Ici, nous avons considéré que le vrai déclin (de 20% sur 5 ans) était correctement détecté si l'estimation de ce dernier était égale ou supérieure à une baisse de 10% sur 5 ans. Les analyses de puissance ont été conduites à partir de simulations. Pour chaque scénario évalué, la puissance statistique est estimée en calculant, sur un total de 1000 simulations, la fréquence à laquelle le déclin est correctement estimé (significatif au seuil de 15% et égale ou supérieur à 10% sur 5 ans).

3.4.1 Scénarios

Les différents scénarios évalués varient selon trois modalités :

- (1) le nombre de couples initialement présents dans un parc,
- (2) le nombre de territoires suivis chaque année, et
- (3) le temps de terrain alloué par territoire suivi.

Le nombre de couples présents dans un parc est une variable que l'on ne contrôle pas dans la réalité, mais elle est importante à inclure car elle influence la puissance statistique. En effet, la taille d'échantillon disponible et sa représentativité (fraction de territoires suivis) en dépendent. On parlera donc de *scénarios écologiques*, par opposition aux *scénarios d'échantillonnage*, sur lesquels on a un contrôle total. Nous avons évalué des scénarios écologiques allant de 10 à 70 couples. Le fait d'évaluer cette large gamme nous a permis d'obtenir des recommandations spécifiques à la situation de chaque parc, mais cela permettra aussi d'adapter l'effort de suivi dans le futur, en fonction de l'évolution démographique des populations d'aigles.

Les scénarios d'échantillonnage sont définis par les deux autres variables (point 2 et 3 ci-dessus), c'est-à-dire le nombre de territoires suivis chaque année et l'effort de suivi par territoire.

Vu le nombre important de territoires connus et occupés dans trois des parcs (PN Ecrin, Vanoise et Mercantour ; >40 territoires occupés en 2019), il est coûteux et pas forcément utile de suivre tous les couples chaque année. Il a donc semblé judicieux d'évaluer l'efficacité de *plans d'échantillonnage tournants*. Dans un plan d'échantillonnage tournant, seule une partie des territoires connus est suivie chaque année, mais la fraction suivie change d'une année sur l'autre, de sorte que tous les territoires aient été visités après plusieurs années (rotation sur X années). Par exemple, pour 30 couples territoriaux, si le suivi suit une rotation sur 3 ans, on suivra 10 territoires différents (30/3) chaque année. Au bout des 3 ans, les 30 territoires auront été visités, et le suivi reprendra au début l'année 4. Le PN Mercantour, par exemple, utilise déjà un plan d'échantillonnage tournant, défini sur une rotation de 3 ans. Nous avons évalué des stratégies d'échantillonnage avec rotation allant de 1 à 5 ans. Une rotation sur 1 an correspond à un suivi exhaustif car tous les couples sont suivis chaque année. La rotation maximale considérée était de 5 ans pour éviter une perte trop importante de connaissances locales sur l'apparition de nouvelles aires, un risque qui s'accroît quand on augmente le délai entre les deux visites (années) consécutives pour un même territoire.

Le temps de suivi par territoire détermine la probabilité de détection du couple et de son aire, d'après la relation « effort – détectabilité » (*cf.* parties 3.1, 4.1 et Figure 2). Cette variable doit être considérée comme un effort *maximum* à allouer à chaque territoire pour la recherche et la découverte du couple et de son aire de reproduction active. Autrement dit, ce *temps de suivi par territoire* est le temps au bout duquel on abandonne la recherche d'un couple et de son aire de reproduction s'ils n'ont pas encore été détectés. Bien souvent, un couple sera trouvé avant d'avoir atteint ce seuil de temps de suivi, l'effort effectivement dépensé sera donc inférieur. Nous

avons évalué des valeurs de temps de suivi variables selon les parcs, mais correspondant toutes à des probabilités de détection allant de 50% à 99% (cf. courbes de détection estimées, Figure 2).

La combinaison des différentes valeurs testées pour chacune des trois modalités nous a conduits à évaluer plusieurs centaines de scénarios.

3.4.2 Simulations

Une fois ces trois modalités définies, pour un scénario donné, chaque simulation est conduite de la façon suivante. Dans un premier temps, une trajectoire de population d'aigles, déclinant à un taux de 20% tous les 5 ans, est simulée en tenant compte de la stochasticité démographique; c'est-à-dire que le nombre exact d'évènements de naissances et de mortalité varie d'une simulation à l'autre. La procédure de simulation utilisée modélise explicitement la dynamique de survie et reproduction de chaque individu et chaque territoire (modèle individu-centré). Ensuite, c'est le processus d'observation qui est simulé, aboutissant à la production d'un jeu de données de détections/non-détection des couples. Dans cette étape, les différentes phases du processus de recherche-détection des aires sur le terrain sont simulées de la façon suivante: (i) on tire aléatoirement les territoires à suivre chaque année, selon la rotation définie ; (ii) le processus de détection est modélisé d'après (i) la courbe de détection estimée et (ii) le temps (seuil) de suivi défini. Les données de détection/non-détection qui en résultent sont ensuite utilisées pour estimer le taux de déclin sur un pas de temps de 5 ans. Nous calculons aussi, pour chaque année de suivi, le temps total de suivi qui a été nécessaire (effort annuel total).

Ce modèle de simulation est reproduit 1000 fois pour chaque scénario. C'est à partir de ces 1000 simulations que la puissance de chaque scénario est calculée. Pour chaque scénario écologique, le plan d'échantillonnage optimal correspond à l'option la moins coûteuse, et ne dépassant pas 500 heures de suivi par an, permettant d'atteindre une puissance $\geq 85\%$.

4 Résultats

4.1 Courbes de détection

En bref : Les courbes de détections estimées montrent la relation entre effort de suivi et probabilité de détection des couples. Dans le PN des Cévennes, la détection des couples requiert moins d'effort que dans les parcs alpins. La connaissance de ces courbes de détection est cruciale pour l'optimisation des suivis. Il existe encore peu de données sur l'effort ; il sera important de continuer à les récolter dans le futur.

Les courbes de détection de chaque parc sont présentées sur la Figure 2. Ces courbes représentent le lien entre le temps de prospection sur un territoire et la probabilité de découvrir

l'aire active d'un couple. Le temps de suivi par territoire nécessaire pour atteindre une probabilité de détection donnée est aussi résumé dans la Table 1.

Pour le PN du Mercantour (Figure 2-A), l'estimation du temps de suivi moyen nécessaire pour trouver l'aire occupée est de **14h**. Bien sûr pour certains territoires, il faudra moins de 14h de recherche pour découvrir l'aire active du couple en question. Pour certains, il faudra plus. Pour atteindre un taux de détection de 0.95 (soit 95%), il faut **41h** de suivi. Cela signifie que *si un territoire est occupé*, on aura 95% de chance d'avoir détecté le couple et trouvé son aire de reproduction au bout de 41h de suivi. Si aucun signe d'activité du couple n'a été détecté au bout de 41h, il est donc fort probable qu'il n'y pas de reproduction sur ce territoire cette année-là.

Pour le PN des Cévennes (Figure 2-B), le temps moyen pour trouver l'aire occupée est estimé à **10h**, soit 4h de moins que pour le PN du Mercantour. Pour s'assurer d'un taux de détection de 0.95, il faudra **29h** de suivi seulement.

Pour le PN des Ecrins (Figure 2-C) et le PN de la Vanoise (Figure 2-D), le temps moyen de découverte des aires actives est de **22h**, ce qui est considérablement plus élevé que pour les deux autres parcs. Cela s'explique sûrement par la topographie et la nature du terrain dans le PN Ecrins (nous rappelons que ces estimations sont basées sur les données du PN Ecrins seulement). Pour s'assurer d'un taux de détection de 0.95, il faudra **65h** de prospection par territoire.

Table 1. Temps de suivi par territoire nécessaire pour atteindre des seuils de probabilité de détection spécifiques (de 0.5 à 0.95), pour chacun des parcs. A noter que les valeurs pour le PN de la Vanoise sont issues des estimations obtenues sur le PN des Ecrins.

Probabilité de détection visée	Effort par territoire (h)			
	PN Cévennes	PN Mercantour	PN Ecrins	PN Vanoise
0.50	7	9	15	15
0.55	8	11	17	17
0.60	9	12	20	20
0.65	10	14	23	23
0.70	12	16	26	26
0.75	13	19	30	30
0.80	15	22	35	35
0.85	18	26	41	41
0.90	22	31	50	50
0.95	29	41	65	65

A partir des courbes de détection, il est possible d'anticiper, pour chaque parc, l'effort annuel requis pour remplir l'objectif 1 relatif aux « zones de quiétudes » (Table 2). Pour un même niveau de détectabilité, un effort moins important sera requis dans le parc national des Cévennes que pour les parcs nationaux alpins (Ecrin, Mercantour, Vanoise) où la topographie est plus marquée. Par exemple, pour le PN des Cévennes, si l'objectif est de trouver l'aire de tous les couples connus (une quinzaine à l'heure actuelle), et que l'on vise une probabilité de détection de 0.95, alors on peut anticiper un effort annuel d'environ 150h, ce qui semble tout à fait raisonnable. En revanche, pour les trois parcs alpins, qui comptent plus de 40 couples connus chacun, l'effort annuel requis pour tendre à l'exhaustivité serait de plus de 800h de suivi. Pour le PN du Mercantour (~60 couples), l'effort serait de 806h environ. Pour le PN de la Vanoise, cet effort annuel s'approcherait des 850h. On note cependant plus d'incertitude sur ce chiffre, car c'est pour le PN de la Vanoise que la courbe de détection est la moins bien renseignée (cf. section 3.1). Pour le PN des Ecrins enfin, qui compte près de 50 couples d'aigles, il faudrait investir plus de 1000h au total, soit près de 2/3 d'un ETP.

Table 2. Effort annuel total attendu pour la découverte des aires actives de 10 à 50 couples, en visant une probabilité de détection de 0.95. Ce tableau illustre l'effort à anticiper pour l'objectif 1. A noter que les valeurs pour le PN de la Vanoise sont issues des estimations obtenues sur le PN des Ecrins.

Nb de territoires à suivre	Effort annuel total (h)			
	PN Cévennes	PN Mercantour	PN Ecrins	PN Vanoise
10	97	134	212	212
15	145	202	319	319
20	193	269	425	425
25	241	336	531	531
30	290	403	637	637
35	338	470	744	744
40	386	538	850	850
45	435	605	956	956
50	483	672	1062	1062
60	579	806	1275	1275
70	676	941	1487	1487

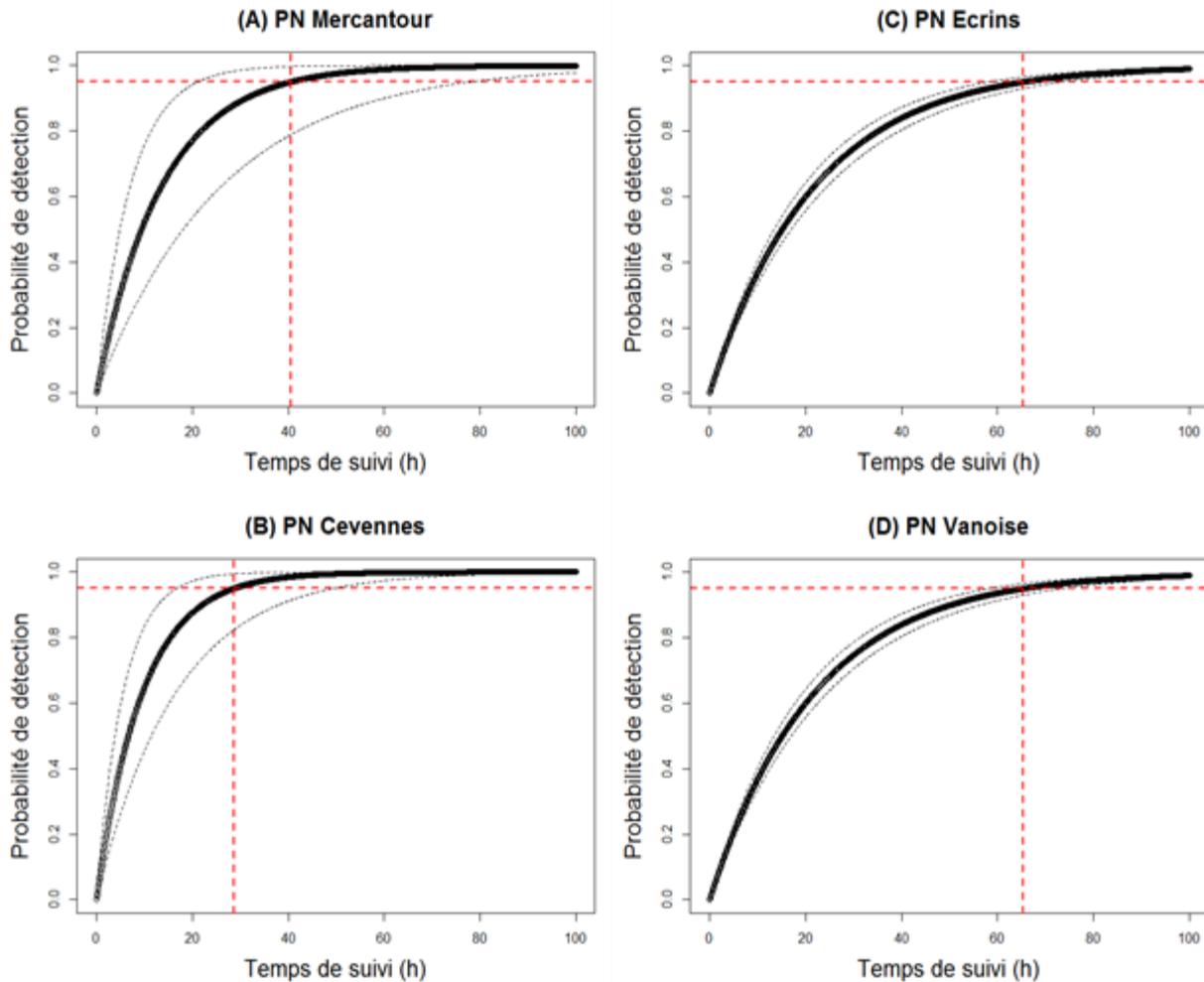


Figure 2. Courbes de détection pour chacun des quatre parcs. La courbe de détection fait le lien entre le temps de suivi (recherche d'un couple et de son aire) et la probabilité de détection de l'aire de reproduction active d'un couple. La courbe noire représente la relation moyenne estimée à partir des données, et les pointillés noirs montrent l'intervalle de confiance à 95%. Les lignes droites en tirets rouges montrent le point auquel la détection atteint un seuil de 0.95. A noter que la courbe pour le PN Vanoise a été construite avec les données du PN Ecrins (cf. texte).

4.2 Fécondité et densité dépendance

En bref : La fécondité des aigles a connu une diminution en parallèle de l'augmentation des couples. Une fécondité élevée n'est donc pas le signe d'une population bien portante. Il est donc recommandé de ne pas utiliser ce critère comme indicateur de l'état de santé de la population.

La fécondité moyenne dans le parc des écrins a été estimée à 0.57 (SE = 0.025) jeune produit par couple, chaque année. Nous avons toutefois aussi constaté une forte variance annuelle et une tendance générale à la baisse de la fécondité au cours du temps (Figure 3). Le test statistique de

la relation entre fécondité et taille de population était clairement significatif ($\beta = -0.014$, 95% CI = $[-0.022, -0.007]$, $z = -3.73$, $P = 0.001$). Bien qu'on ne puisse pas certifier de relation de cause à effet (seulement la corrélation), ce résultat suggère fortement la présence d'un effet de densité dépendance sur la fécondité des aigles, un phénomène qui a également été mis en évidence dans d'autres populations d'Aigles royaux, notamment en Espagne et en Italie (Carrete et al. 2006, Fasce et al. 2011).

Ces résultats indiquent qu'une fécondité élevée n'est pas nécessairement le signe d'une population bien portante, et *vice versa*. L'utilisation de la fécondité comme un indicateur de l'état de santé de la population présente donc un risque d'interprétation erronée. Nous recommandons de ne pas utiliser ce paramètre (seul) comme indicateur.

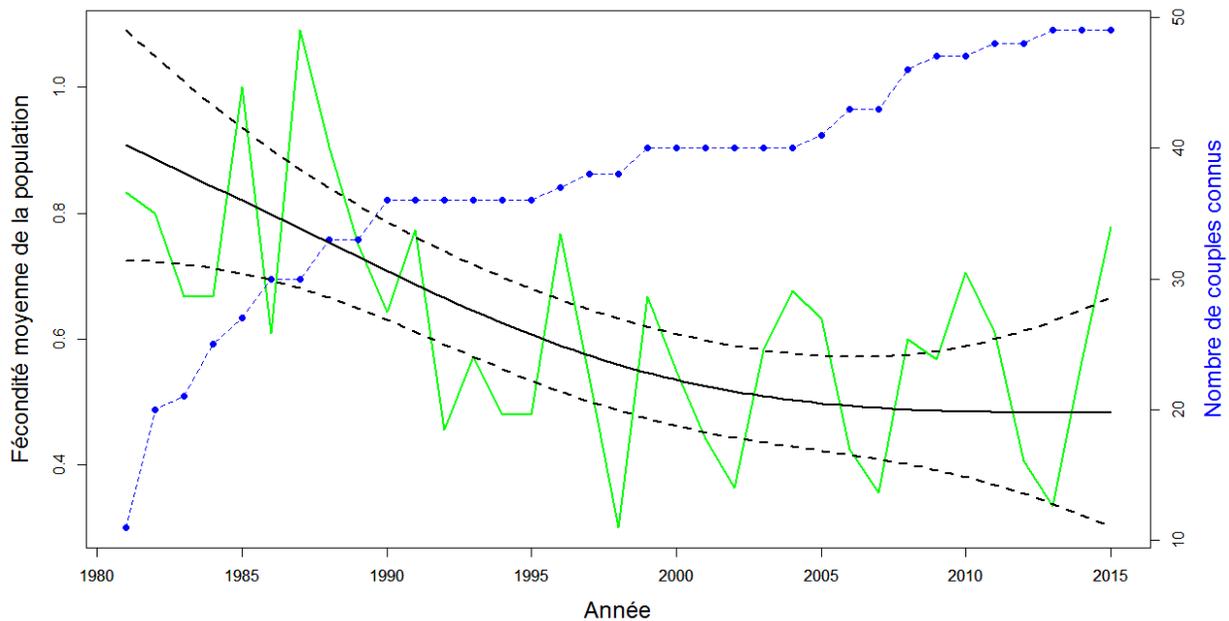


Figure 3. Evolution de la fécondité moyenne de la population (courbes verte et courbe noire) et du nombre de couples (courbe bleue) dans le PN des Ecrins, de 1981 à 2015. La courbe verte correspond aux valeurs brutes de fécondité annuelle, tandis que la courbe noire correspond à la fécondité moyenne estimée par un modèle additif généralisé (avec intervalle de confiance à 95% en pointillés).

4.3 Analyses de sensibilité

En bref : L'aigle royal est beaucoup plus sensible aux variations de survie que de fécondité. Une baisse de survie adulte de 10% aura le même impact démographique (déclin) qu'une baisse de fécondité de 82%. Ce phénomène est bien connu chez les espèces longévives.

Comme attendu, nos analyses montrent qu'une baisse de la survie adulte aurait des conséquences beaucoup plus marquées sur la population qu'une baisse de la fécondité. La Figure 4 et la Table 3 montrent quelques exemples de résultats qui illustrent bien ce phénomène. Pour une population initiale de 25 couples, toute perturbation entraînant une baisse de survie annuelle de 10% causerait l'extinction totale de la population en 43 ans environ. Le temps de quasi-extinction serait de 26 ans, et la population aurait diminué de moitié après seulement 15 ans. Une baisse de fécondité de même intensité (-10%), n'aurait que très peu de conséquences sur la dynamique de la population sur un pas de temps de 100 ans. Même une baisse de 15% n'aurait que peu de conséquences (Figure 4). Une baisse de 50% de la fécondité aurait un effet notable (extinction totale au bout de 94 ans), mais toujours bien plus faible que celui d'une baisse de survie adulte de seulement 10%. Pour arriver à un effet équivalent, il faudrait que la fécondité chute de 82%.

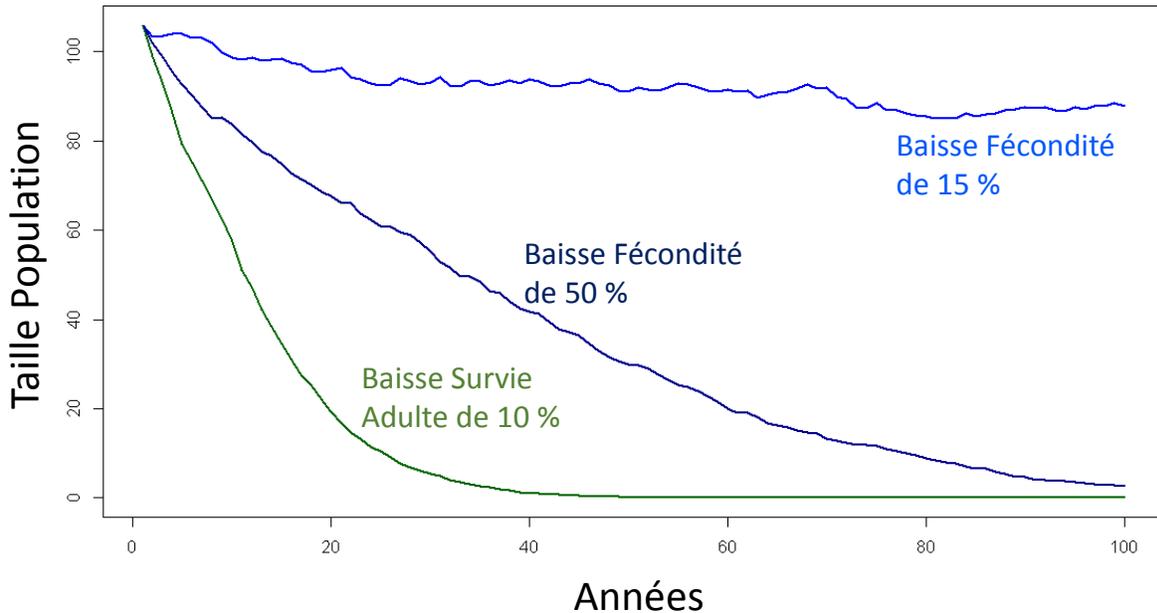


Figure 4. Comparaison des effets d'une baisse de survie à des baisses de fécondité sur la démographie d'une population d'Aigles royaux. Trajectoires moyennes attendues sur 100 ans, pour une population initiale de 25 couples territoriaux.

Table 3. Effet de différents niveaux de baisse de survie et de fécondité sur le temps avant (i) extinction, (ii) quasi-extinction et (iii) diminution de 50% de la population initiale.

Nombre initial de couples territoriaux	Paramètre affecté	% baisse	Temps avant extinction totale	Temps avant quasi-extinction	Temps avant diminution de 50%
25	fécondité	5%	> 100	> 100	> 100
25	fécondité	10%	> 100	> 100	> 100
25	fécondité	15%	> 100	> 100	> 100
25	fécondité	50%	94	70	51
25	fécondité	90%	80	41	26
25	survie	5%	72	47	32
25	survie	10%	43	26	15
25	survie	15%	32	18	10
25	survie	50%	11	7	3
25	survie	90%	4	3	2

La Table 4 montre les conséquences d'une baisse de survie pour différentes tailles de population initiales, allant de 5 à 50 couples. On voit que même pour une large population (50 couples) à l'équilibre, une baisse de survie de seulement 5% causerait son extinction totale en moins de 100 ans (82 ans exactement). Pour les petites tailles de population, on voit que toute baisse de survie aurait vite des conséquences dramatiques.

Ces résultats mettent donc l'accent sur l'importance de déceler les baisses de survie adulte, si l'on souhaite mener une veille efficace de l'espèce. Cela peut se faire via l'estimation directe de la survie adulte, idéalement, avec des techniques de marquage-recapture par exemple ; ou bien, par le suivi (type comptages) des adultes, mais avec certaines limites (*cf.* sections 4.4 et 5.1).

Table 4. Effet démographique d'une baisse de la survie adulte (5% et 10%) selon la taille de population initiale (nombre de couples).

Nombre initial de couples territoriaux	Baisse de survie adulte	Temps avant extinction totale	Temps avant quasi-extinction	Temps avant diminution de 50%
50	5%	82	55	33
25	5%	72	47	32
10	5%	62	34	28
5	5%	50	21	24
50	10%	48	30	15
25	10%	43	26	15
10	10%	36	18	13
5	10%	32	11	13

4.4 Trajectoires de populations

En bref : Avec un suivi des couples territoriaux, il peut exister un délai de plusieurs années dans notre capacité à détecter un déclin dû à une baisse de survie. C'est « l'effet flotteurs ». La mortalité des aigles territoriaux sera temporairement comblée par les aigles non territoriaux (flotteurs) qui viendront remplacer les sites vacants, et ce, jusqu'à l'épuisement du pool de flotteurs.

La simulation de trajectoires de population (Figure 5) suite à une baisse de survie adulte de 10% met en évidence un décalage temporel entre :

- la baisse de la population totale (toutes classes d'âges incluses), qui débute dès la première année de perturbation,
- et la baisse du nombre d'aigles territoriaux, qui débute plusieurs années plus tard.

Ce délai s'explique par ce que nous appelons l'« effet flotteurs ». La diminution de la survie adulte va causer, dès le départ, la mort d'aigles territoriaux mais ceux-ci seront très vite remplacés, tant qu'il existe des flotteurs dans la population. Il faut donc d'abord que le pool de flotteurs s'épuise, avant que l'on commence à observer une chute du nombre d'aigles territoriaux dans la population. Ce phénomène se produit dès lors qu'il existe des flotteurs dans la population.

Dans la Figure 5 ci-dessous, qui illustre ce phénomène, nous sommes partis d'une population initiale de 50 couples, à l'équilibre démographique, soit une population totale d'un peu plus de 200 aigles (toutes classes d'âge incluses). Dans un tel scénario, si la survie baissait de 10%, il y aurait un délai de 8 à 9 ans avant de pouvoir commencer à observer une diminution des effectifs d'aigles territoriaux. La durée de ce délai dépend de l'état initial de la population.

Ce résultat met en évidence la limite d'un protocole se focalisant uniquement sur le suivi des couples : on court le risque qu'un phénomène de surmortalité ne soit pas détecté avant plusieurs années. Il faut cependant relativiser ce risque, car il est lié à la présence de nombreux flotteurs, ce qui est le signe d'une population bien portante. Dans une population réduite (ou en phase de recolonisation), vu qu'il existe des territoires non occupés, cet *effet flotteurs* ne se produira pas. Dans ce cas, le suivi des couples semble donc tout à fait approprié. C'est sûrement le cas pour le PN Cévennes, dont la population d'aigle royal est encore relativement faible (<20 couples), et pour lequel les territoires potentiels ne sont probablement pas encore tous occupés. Pour les trois autres parcs, dont le taux d'occupation par les couples est sûrement proche de son maximum (40 - 60 couples), ce phénomène semble plus vraisemblable, bien que l'on ne sache rien sur le nombre de flotteurs.

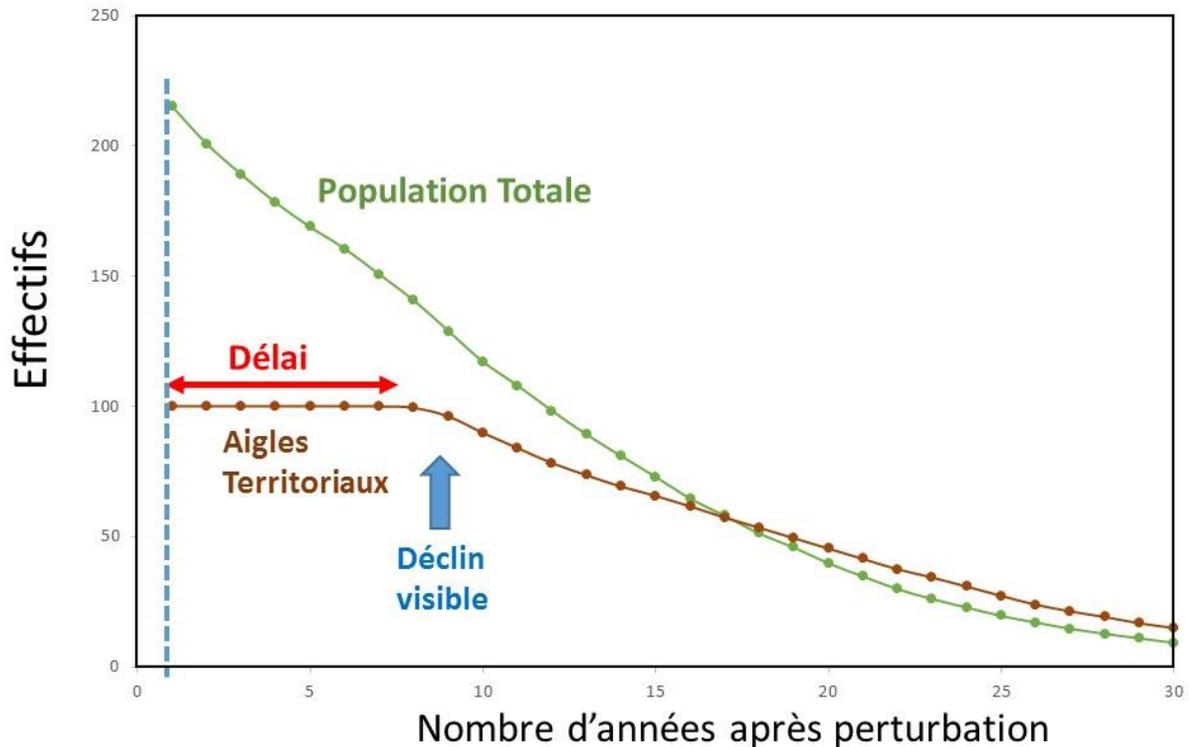


Figure 5. Trajectoire de population suite à une baisse de survie de 10%. La courbe verte représente la population totale (toutes classes d'âges incluses). La courbe marron représente les effectifs d'aigle territoriaux. On remarque que le déclin de ces derniers est décalé par rapport au déclin de la population totale (délai de 8-9 ans). La ligne verticale en pointillés bleu représente la première année de perturbation.

4.5 Tests de puissance

En bref : Les tests de puissance ont permis d'identifier les stratégies optimales de suivi des couples. Des recommandations propres à chaque parc sont fournies en fin de document (section 5.3). Globalement, ces stratégies consistent à suivre entre 8 et 15 couples chaque année, avec un effort par territoire permettant d'assurer une détectabilité élevée (> 0.90).

Une illustration des résultats obtenus sur la puissance statistique est fournie en Figure 6. Vu que plusieurs centaines de scénarios ont été évalués, nous ne faisons ici qu'un résumé des résultats globaux. On voit, d'après la Figure 6, que la puissance statistique augmente avec le temps de suivi alloué par territoire (comme on s'y attend) et qu'elle diminue à mesure que l'on augmente la longueur du cycle de rotation de l'échantillonnage tournant (courbes de couleurs différentes).

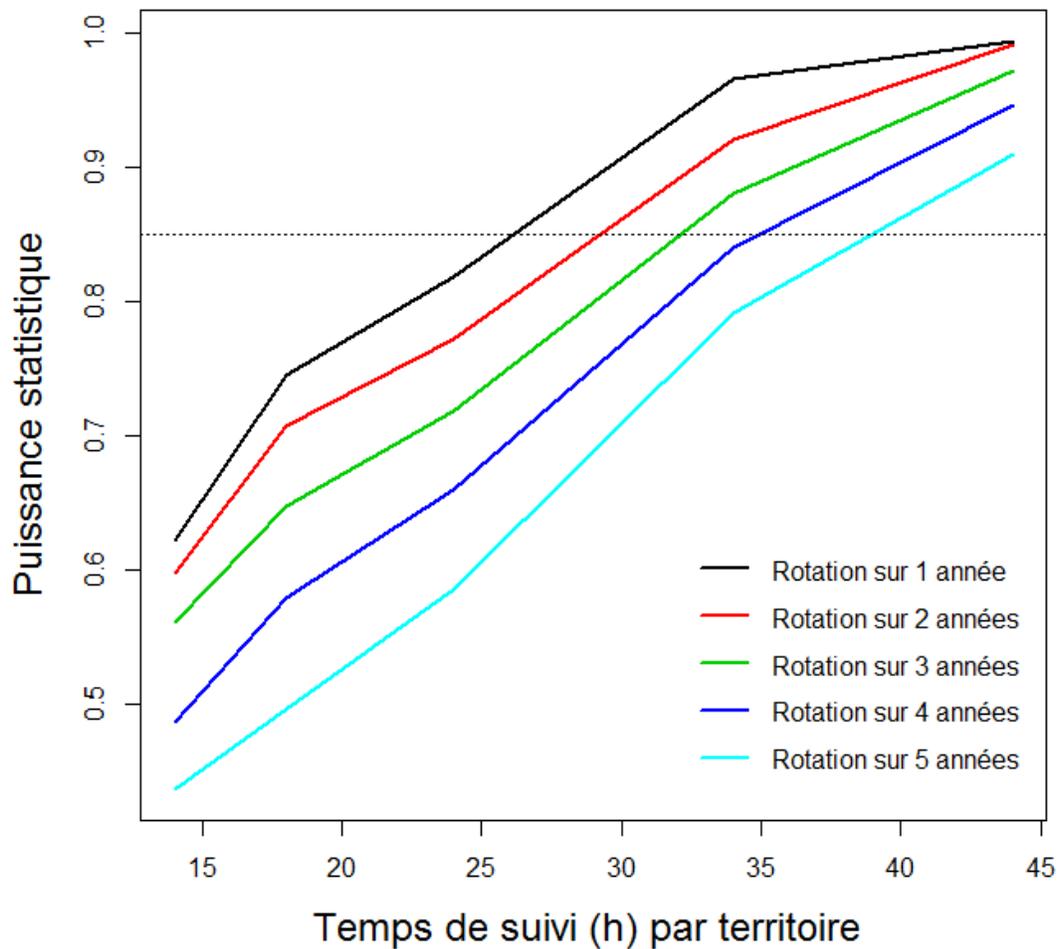


Figure 6. Illustration des résultats des analyses de puissance statistique. Les résultats montrés sur ce graphe correspondent à un scénario (hypothétique) de suivi d'une population de 40 couples, dans le PN des Cévennes. La ligne pointillée horizontale marque le seuil de puissance de 85%.

A partir de l'ensemble des résultats des tests de puissance, il nous a été possible de déterminer les modalités de suivi requises (temps de suivi et cycle de rotation) pour atteindre le seuil de puissance de 85% que l'on s'était fixé. A partir de cela, nous avons pu identifier les plans d'échantillonnage optimaux, c'est-à-dire ceux qui minimisent l'effort de suivi tout en assurant ce seuil de puissance de 85%. Les plans d'échantillonnage optimaux pour des tailles de population allant de 10 à 70 couples sont présentés dans la Table 5.

A partir de ce tableau, les parcs peuvent chacun déterminer le plan d'échantillonnage qui convient le mieux à leur situation actuelle (voir aussi nos recommandations spécifiques en section 5.3), et ils pourront adapter cet effort en fonction de l'évolution des populations d'aigle dans le futur.

Les nombres d'heure de suivi (par territoires et annuel) qui apparaissent dans ce tableau sont indicatifs, et ils n'ont pas vocation à être strictement limitant. Ils représentent une base de

réflexion quantitative pour chaque parc, à qui il appartiendra d'adapter l'effort selon leurs contraintes logistiques, et selon leur connaissance plus fine de chaque territoire (contraintes topographiques, d'accès, etc.). Nous insistons sur le fait que ces chiffres sont des valeurs moyennes, issues de courbes de détection qui ont été estimées à partir des rares données d'effort qui étaient disponibles en 2019. Dans le futur, avec l'accumulation de plus de données d'effort lors des suivis annuels, il sera possible de raffiner ces estimations (diminution de l'incertitude sur la courbe de détection), voire d'estimer des courbes de détection spécifiques à chaque territoire.

Nous notons que les valeurs d'effort annuel total *attendu* sont inférieures au produit entre (i) le nombre de territoires à suivre et (ii) l'effort (*seuil*) de suivi par territoire. Par exemple, dans le cas du PN des Cévennes, pour une population de 15 couples territoriaux, l'effort seuil recommandé est de 22h par territoire. L'effort de suivi annuel (total) *attendu* est de seulement 138h, ce qui en effet est inférieur au produit : $15 \times 22h = 300h$. Ceci s'explique par le fait que tous les territoires ne nécessiteront pas d'être suivi 22h. Pour beaucoup d'entre eux, le couple et l'aire de reproduction active seront découverts avant d'avoir atteint le seuil de 22h. Ce phénomène est pris en compte dans les simulations grâce aux courbes de détections spécifiques à chaque parc, et il est donc reflété dans les valeurs estimées d'effort total *attendu*.

Table 5. Résultats de l'analyse d'optimisation du plan d'échantillonnage pour le suivi des couples.

Nombre de Couples	Rotation sur	Nombre de territoires suivis par an	PN Cévennes		PN Mercantour		PN Ecrins (et Vanoise)		Puissance (>85%)
			Effort max par territoire (h)	Effort annuel (h)	Effort max par territoire (h)	Effort annuel (h)	Effort max par territoire (h)	Effort annuel (h)	
10	1 an	10	24	94	34	130	55	206	88%
15	1 an	15	22	138	31	191	50	303	92%
20	2 ans	10	38	99	53	138	85	219	89%
25	3 ans	8	38	79	53	111	85	175	87%
30	3 ans	10	38	99	53	138	85	219	87%
35	4 ans	9	38	89	53	124	85	197	85%
40	4 ans	10	38	99	53	138	85	219	88%
45	4 ans	11	38	109	53	152	85	241	92%
50	5 ans	10	38	99	53	138	85	219	88%
60	5 ans	12	38	119	53	166	85	263	91%
70	5 ans	14	38	139	53	193	85	307	94%

5 Bilan

5.1 Quel type de suivi?

En bref : Le suivi des couples reste la meilleure option, à l'heure actuelle, pour la veille des populations. Le suivi de la survie serait une option très performante, mais il existe des difficultés opérationnelles. Sa faisabilité est à l'étude. Le suivi de la reproduction est intéressant mais pas crucial. Un suivi GPS serait intéressant à envisager pour en apprendre plus sur les déplacements, comportements et sources de mortalité. Là aussi, certaines difficultés opérationnelles existent.

Pour maintenir une veille sur les populations d'Aigles royaux (objectif 2), trois principaux types de suivis ont été envisagés : (1) un suivi de la reproduction qui nous permet d'estimer les taux de fécondité ; (2) un suivi CMR (capture-marquage-recapture) qui permet d'estimer la survie adulte ; et (3) le suivi des couples territoriaux qui nous informe sur le nombre de reproducteur dans la population. L'ensemble de nos travaux ont permis de dresser les conclusions suivantes, au sujet de chacune de ces options :

- *La fécondité : un indicateur peu fiable*

Les analyses de sensibilité montrent clairement que la fécondité a beaucoup moins d'influence que la survie (surtout celle des adultes) sur la dynamique des populations d'aigles. De plus, nos analyses de densité dépendance sur la fécondité à partir des données historiques du PN des Ecrins (section 4.2) montrent une relation inverse entre le taux de succès reproducteur (nombre de jeunes à l'envol par couple) et la taille de la population. Autrement dit, la fécondité est plus faible quand la taille de population d'aigles est plus importante. La fécondité ne devrait donc pas être utilisée comme un indicateur de l'état de santé de la population.

Toutefois, vu le peu d'effort additionnel requis pour suivre la reproduction des couples, une fois leur aire active découverte, il peut être intéressant de continuer à suivre ce paramètre. Notamment, la connaissance des taux de fécondité s'avère utile lorsque l'on souhaite simuler des trajectoires de populations, que ce soit pour des analyses de sensibilités ou des analyses de viabilité de population (cf. section 3.3).

- *La survie : un paramètre clé*

Les résultats de nos modèles de simulation démographiques (sections 4.2 et 4.4) montrent que la survie adulte est le paramètre le plus important au regard de la persistance des populations d'aigle sur le long terme. Il est donc fortement recommandé d'étudier la possibilité de suivre et d'estimer ce paramètre pour mieux rendre compte de l'état de santé des populations d'aigles. Ce fait, pressenti très tôt dans nos travaux, nous avait d'ailleurs mené à définir cela comme un 3^e objectif: « estimation de la survie adulte ».

De plus, nous savons qu'un suivi de type capture-marquage-recapture (CMR) permettant l'estimation de la survie annuelle serait bien plus efficace que le suivi des couples pour détecter l'effet d'une perturbation entraînant une surmortalité des aigles (ex : collisions avec des éoliennes, ligne haute tension, etc.). Nos analyses de puissance (cf. section 3.4) nous ont en effet permis de montrer que, dans le cas d'une population de 50 couples subissant une surmortalité de 10% (Figure 7), il faudrait seulement 4 ans pour détecter cet effet à partir d'un suivi CMR, contre plus de 7 ans (soit le double) avec un suivi des couples territoriaux. Nous nous basons ici encore sur un seuil de puissance statistique de 85% pour la détection de l'effet de surmortalité.

L'estimation de la survie nécessite un suivi de type CMR, ce qui suppose de pouvoir identifier et suivre les aigles *individuellement*. Comme mentionné en introduction, il serait très difficile et inefficace d'envisager un suivi CMR « classique » basé sur la pose de marques artificielles externes, telles que des bagues alphanumérique en plastique (Darvic®). Bien que la capture des aigles soit faisable (on le fait pour les équiper de balises GPS), elle reste compliquée et coûteuse. La relecture des bagues alphanumériques serait ensuite très difficile, et elle ne fournirait que très peu de données. Un suivi CMR par baguage classique n'est donc pas recommandable dans le cas de l'Aigle royal.

Une alternative possible serait d'utiliser l'identification individuelle à partir de marqueurs génétique (microsatellites), une méthode qui est de plus en plus utilisée dans les suivis de faune sauvage (Woods et al. 1999, Ernest et al. 2000). Un des avantages de cette technique est qu'elle fournit une méthode d'identification non-intrusive car le matériel génétique peut souvent être récolté sans capturer (à partir de résidus de poils, plumes, fèces), et donc sans stresser, les individus (Horváth et al. 2005). L'utilisation de matériel génétique issus de plumes trouvés au nid est une technique qui a été utilisée avec succès dans d'autres populations d'aigles, notamment chez l'Aigle impérial (*Aquila heliaca*) en Aise Centrale (Rudnick et al. 2005). Dans le cas de l'Aigle royal, cette technique semble être la meilleure option pour espérer faire un suivi CMR. Nous avons donc démarré, en janvier 2019 une étude pilote visant à évaluer la faisabilité d'un suivi CMR à partir de collectes de plumes trouvés au nid, dont l'extraction d'ADN permettrait ensuite l'identification des individus. Cette étude pilote, en cours, est décrite plus bas, dans la section 5.2.

- *Nombre de couples : le suivi de base*

Le suivi des couples reste l'approche de base pour maintenir une veille des populations, mais les résultats de nos travaux ont mis en évidence une limite importante, qu'il faudra garder à l'esprit, à ce type suivi. En cas de perturbation provoquant une surmortalité des adultes, le seul suivi des couples ne serait en mesure de détecter une baisse qu'avec un délai de plusieurs années. En effet, la présence d'adultes flotteurs viendrait combler la perte d'aigles territoriaux jusqu'à l'épuisement du pool de flotteurs. C'est ce que nous avons appelé « l'effet flotteurs », décrit en section 4.4. Cet artefact ne se produit cependant que dans les populations bien portantes, où tous les territoires ou presque sont déjà occupés, et quand il existe des flotteurs dans la

population. Pour les populations à faible effectifs, encore loin de leur point de « saturation territoriale », ce problème ne devrait pas se poser.

Cette limite est notamment une des raisons qui incitent à l'estimation de la survie (voir paragraphe précédent). Des métriques alternatives ont été envisagées pour palier à cet effet flotteur, mais elles se sont toutes avérées infaisables ou sous-optimales. Par exemple, nous avons considéré l'estimation du ratio « nombre de flotteurs / nombre de couples ». Mais nous avons rejeté cette option car (1) le suivi des flotteurs est quasiment infaisable sur le terrain et (2) un article scientifique sur l'Aigle royal a récemment mis en lumière que ce ratio était un mauvais indicateur de l'état d'une population (Monzón and Friedenber 2018).

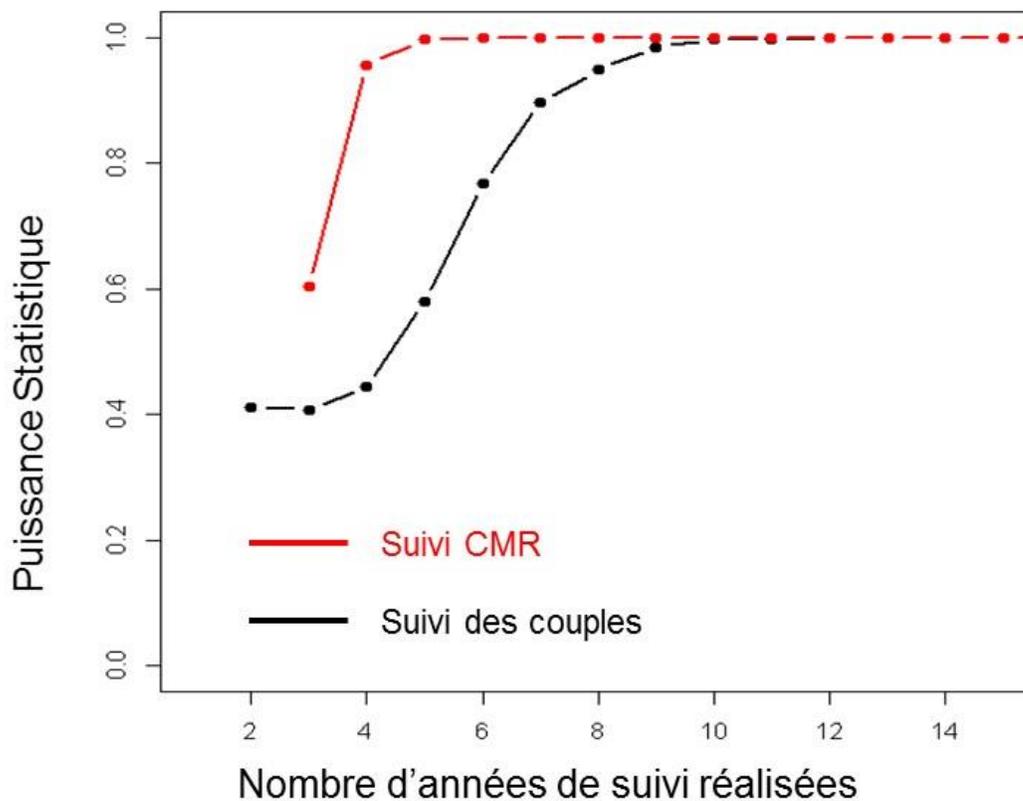


Figure 7. Puissance statistique en fonction du nombre d'années de suivi réalisés pour (1) un suivi de type CMR (rouge) et (2) un suivi des couples (noir). Le test d'hypothèse évalué correspond à la détection d'une baisse (de survie ou d'effectifs, respectivement) dans le cas d'un déclin dû à une baisse de survie annuelle de 10%.

- *Suivi satellitaire : des données très précises, mais à coût élevé*

L'utilisation de balises GPS pour le suivi fin du mouvement des animaux a explosé au cours des 10 dernières années. Pour les grands rapaces, la pose de balises autonomes, rechargées en continue grâce à un panneau solaire intégré, est tout à fait envisageable (Figure 8). En effet, le poids relatif de la balise par rapport au poids de l'oiseau (notamment adulte) est assez faible (<5%). Grâce à l'autonomie de charge de ces balises, il est possible de collecter des points de localisation GPS à une fréquence élevée (plusieurs points par minute). De plus, les données recueillies peuvent être régulièrement transmises par satellite, permettant un suivi des oiseaux quasiment en temps réel.

L'avantage majeur du suivi satellitaire est qu'il fournit des données très précises sur la localisation d'un animal pendant plusieurs mois voir années. Pour l'Aigle royal, le déploiement de GPS pourrait permettre d'approfondir les connaissances relatives aux comportements de vol (accéléromètre embarqué), à certains paramètres démographiques (survie, recrutement), aux grands patrons de mouvements (migration, dispersion, prospection) et à la localisation des aires de reproduction. Par exemple, un suivi satellitaire mené depuis 2012 dans le Massif Central, à l'initiative de Christian Itty (Figure 8), a permis de documenter les mouvements de prospection et de dispersion de jeunes après l'envol. Il y a de bons espoirs de voir certains de ces jeunes s'installer au sein d'un territoire et commencer à se reproduire d'ici un an ou deux, et donc d'en apprendre plus sur le recrutement des aigles au sein d'une population, un paramètre démographique encore très mal connu. Alors que le suivi traditionnel des couples ne peut nous informer sur la dynamique « locale » (à l'échelle d'un massif au mieux) d'une population d'aigles, un tel suivi satellitaire à large échelle pourrait permettre de mieux comprendre les dynamiques de dispersion et d'échanges entre différents massifs.

Dans le cadre de la veille sur l'Aigle royal, le suivi satellitaire peut aussi s'avérer fort intéressant pour étudier la réponse comportementale (évitement ?) et le risque de mortalité des aigles face à certaines menaces anthropiques, notamment les éoliennes et les câbles aériens (remontées mécaniques, lignes très haute tension, ...). Par exemple, un suivi satellitaire des aigles royaux a été mis en place dans la vallée de la Durance pour étudier l'impact d'une ligne très haute tension du réseau RTE (Réseau de Transport d'Electricité).

Le déploiement de GPS pourrait aussi permettre l'intervention sur les oiseaux équipés en cas de blessure. Enfin, cet outil peut aussi avoir vocation à communiquer et sensibiliser le grand public.

Le déploiement d'une balise GPS présente cependant des inconvénients :

- Il nécessite la capture physique de l'animal. Bien que la procédure soit globalement peu intrusive, elle engendre nécessairement un stress de plusieurs minutes (environ 15-20 minutes de manipulation) sur l'oiseau.
- Le coût relativement élevé d'une balise satellitaire (~1000 à 2000 € HT).
- Le coût de l'intervention (achat matériel + temps agents consacré à l'opération + acquisition de la compétence cordiste et/ou capture par les agents). En effet, capturer un aigle nécessite soit d'accéder au nid (pour équiper les jeunes) soit d'appâter les adultes,

au sol. L'accès à certains nids peut s'avérer très difficile en milieu rupestre ou arboricole, et l'appâtage au sol est quant à lui susceptible de présenter un faible taux de succès.

Du fait de ce coût important et des difficultés opérationnelles rencontrées, les suivis via technologies GPS ne peuvent concerner que quelques individus dans une population. De plus, les individus équipés ne sont en général pas choisis de façon aléatoire. Même si la quantité de donnée récoltée sur chaque individu est très importante, il est alors délicat d'extrapoler les résultats à l'échelle de la population (ou au-delà). L'apport de connaissances fourni par les balises ne concerne que les individus équipés et non pas l'ensemble des individus de la population (inférence limitée).

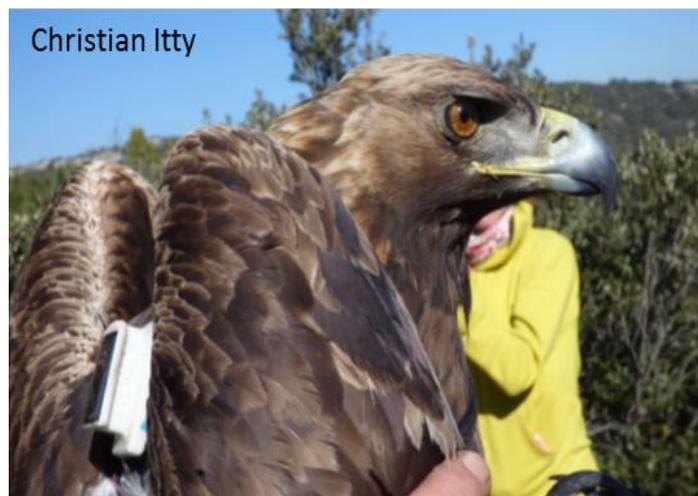


Figure 8. Aigle royal équipé d'une balise GPS. Programme Personnel de Baguage n°579 – CRBPO-MNHN, porté par Christian Itty (BECOT).
Crédit photo : Christian Itty.

5.2 Etude pilote pour la CMR

En bref : Une étude test pour estimer la survie est en cours. Elle vise à évaluer la faisabilité d'un suivi CMR, à partir d'analyses génétiques sur des plumes récoltées au nid. La première phase consiste à tester la fiabilité de la méthode génétique pour l'identification individuelle des aigles. Des échantillons génétiques sont en cours d'analyses dans un laboratoire spécialisé.

Cette étude pilote vise à évaluer la fiabilité de la méthode d'identification individuelle à partir de l'analyses de marqueurs génétique (microsatellites) extraits de plumes trouvées au nid. Pour que cette méthode soit utilisable dans le cadre d'un suivi CMR, il faut d'abord s'assurer :

- 1) qu'il est possible d'extraire de l'ADN exploitable à partir d'échantillons de plumes, partiellement dégradées, trouvées dans les fonds de nid après l'envol des jeunes ;
- 2) que les résultats des analyses de microsatellites fournissent des identités non ambiguës ;
- 3) que l'identité établie correspond bien à celle d'un adulte qui occupe le nid en question.

Pour cette étude, nous avons contracté un laboratoire privé (Antagène) pour réaliser une analyse microsatellite sur deux types d'échantillons provenant : (1) de plumes de mue, perdues ou enlevées par les oiseaux eux-mêmes, et trouvées dans les fonds de nid ; la provenance de ces plumes est donc inconnue ; et (2) de plumes prélevées directement sur des aigles (adultes et poussins) lors de captures réalisées pour la pose de balises GPS. La provenance (individu) de ce 2^e type de plumes est donc connue, et permettra le recoupement et la validation de l'identité obtenue à partir des plumes de fond de nid. Les échantillons nous ont été gracieusement fournis par Christian ITTY, titulaire d'un programme de baguage sur l'Aigle royal dans le massif central, ayant démarré en 2012. Dans le cadre de ce programme, des plumes avaient été prélevées dès la réalisation des premières opérations de baguage, pour le sexage et d'autres analyses génétiques complémentaires.

Si les tests sont concluants, cette approche permettrait d'estimer la survie des adultes sans causer de dérangements sur les individus, la collecte des plumes au nid se faisant après l'envol des jeunes. En termes d'effort cependant, vu que l'accès aux nids est nécessaire, il n'est pas dit qu'un suivi de ce type soit vraiment efficace (rentable), ni même vraiment réalisable, notamment pour les parcs alpins où la topographie pose de grandes difficultés pour certaines aires de reproduction. On pourrait choisir de seulement cibler les nids les plus accessibles, mais au risque de fortement baisé l'échantillonnage. De plus, la faisabilité d'un tel suivi CMR, qui suppose de bien connaître les aires de reproduction, repose entièrement sur un suivi des couples et de leur reproduction. En effet, pour pouvoir s'assurer de collecter assez de matériel génétique il faut au préalable avoir détecté les aires de reproduction actives. A tout cela s'ajoute le coût des analyses génétiques en laboratoire. Le coût total d'un tel suivi est donc nécessairement assez élevé. Sa faisabilité réelle reste donc à évaluer.

5.3 Recommandations spécifiques pour le suivi des couples

Les résultats des tests de puissance (section 4.5) nous ont permis de dresser les recommandations suivantes pour chaque parc.

- Pour le parc national du **Mercantour**, qui héberge près de 60 couples d'aigles, l'optimum consiste à faire une **rotation sur 5 ans** (soit **12 territoires suivis par an**), en allouant un effort seuil de **53 heures** par territoire, pour un effort total attendu d'environ **166 heures** de suivi par an.
- Pour le parc national des **Ecrins**, qui compte une cinquantaine de couples, le suivi optimal consisterait également à faire une **rotation sur 5 ans** (**~10 territoires suivi par an**) et

d'allouer un effort seuil de **85 heures** par territoire, pour un effort total attendu de **220 heures**.

- Pour le parc national de la **Vanoise**, qui se base sur la courbe de détection du PN Ecrins, le suivi optimal serait : une **rotation sur 4 ans (~10 territoires suivi par an)** et d'allouer un effort seuil de **85 heures** par territoire, pour un effort total attendu de **220 heures**.
- Pour le parc national des **Cévennes**, qui compte une quinzaine de couples, le suivi optimal consisterait à mener un **suivi exhaustif** (rotation sur 1 an), en allouant un effort *seuil* de **22 heures** par territoire (soit une probabilité de détection de 0.9). L'effort annuel total attendu pour ce parc est de **138h de suivi environ**.

En plus de ces recommandations, il est sera très important de mesurer et de noter le temps de suivi réalisé sur chaque territoire. Nous recommandons donc d'intégrer un module de saisi du temps de recherche des couples et aires de reproduction pour que cette information soit systématiquement enregistrée. Elle est essentielle pour améliorer l'estimation des courbes de détection dans le futur. Ce point a déjà été discuté avec les parcs, et il a été mis en place pour plusieurs d'entre eux. Nous souhaitons malgré tout le rappeler ici.

6 Schéma d'aide à la décision

Nous présentons un schéma d'aide à la décision afin de guider les parcs dans leur choix de suivi, pour l'Aigle royal, en fonction de leur(s) objectif(s) prioritaire(s).

Ce schéma fait écho aux éléments de réflexion développés dans ce rapport et il s'appuie donc sur la séquence suivante :



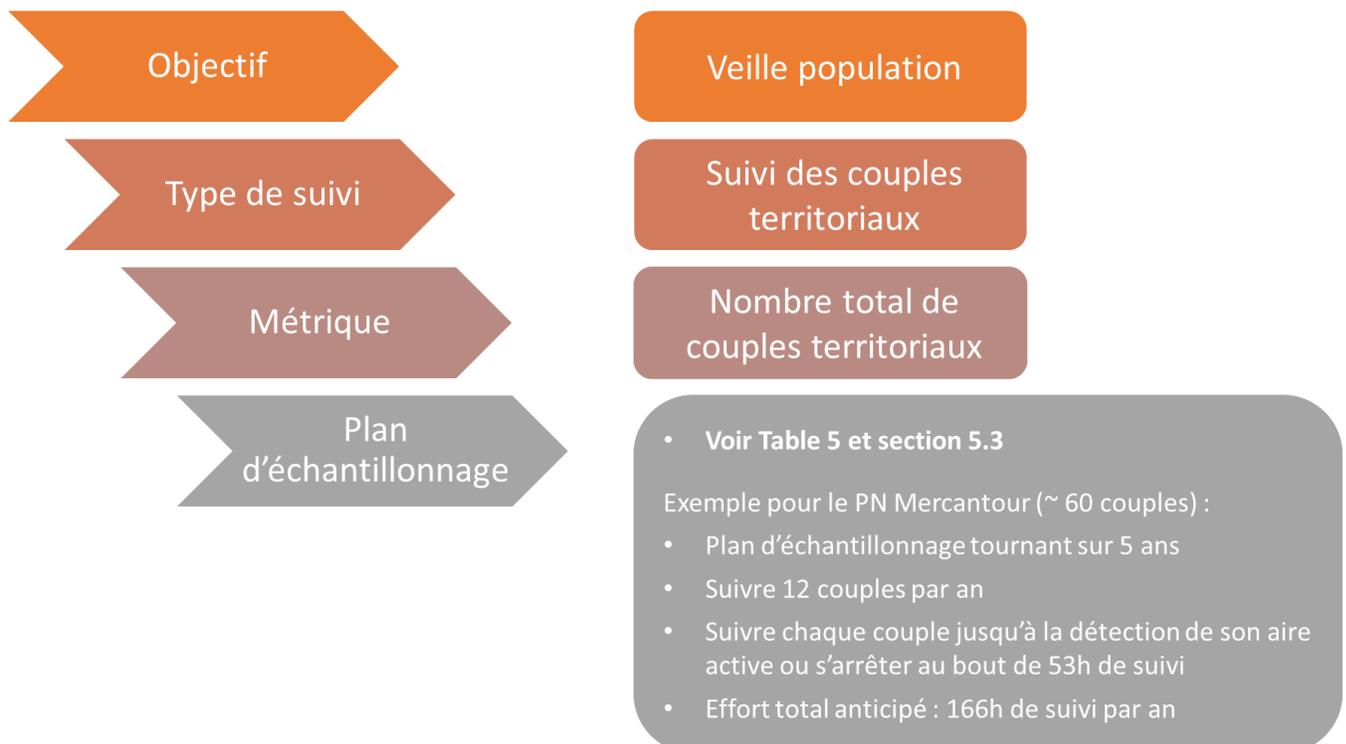
Nous le déclinons pour les 4 objectifs suivants :

1. Périmètres de quiétude
2. Veille sur les populations
3. Connaissance de la survie adulte
4. Documentation des déplacements des aigles

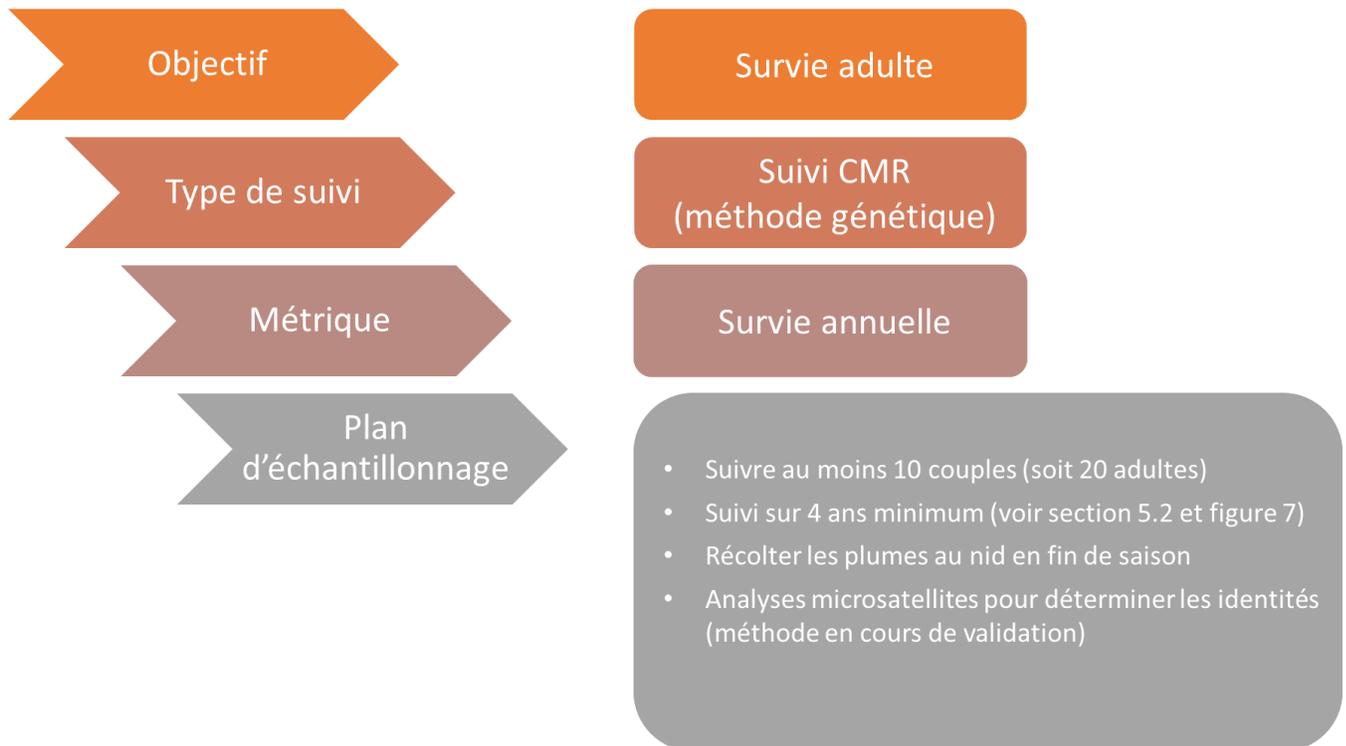
6.1 Périmètres de quiétude



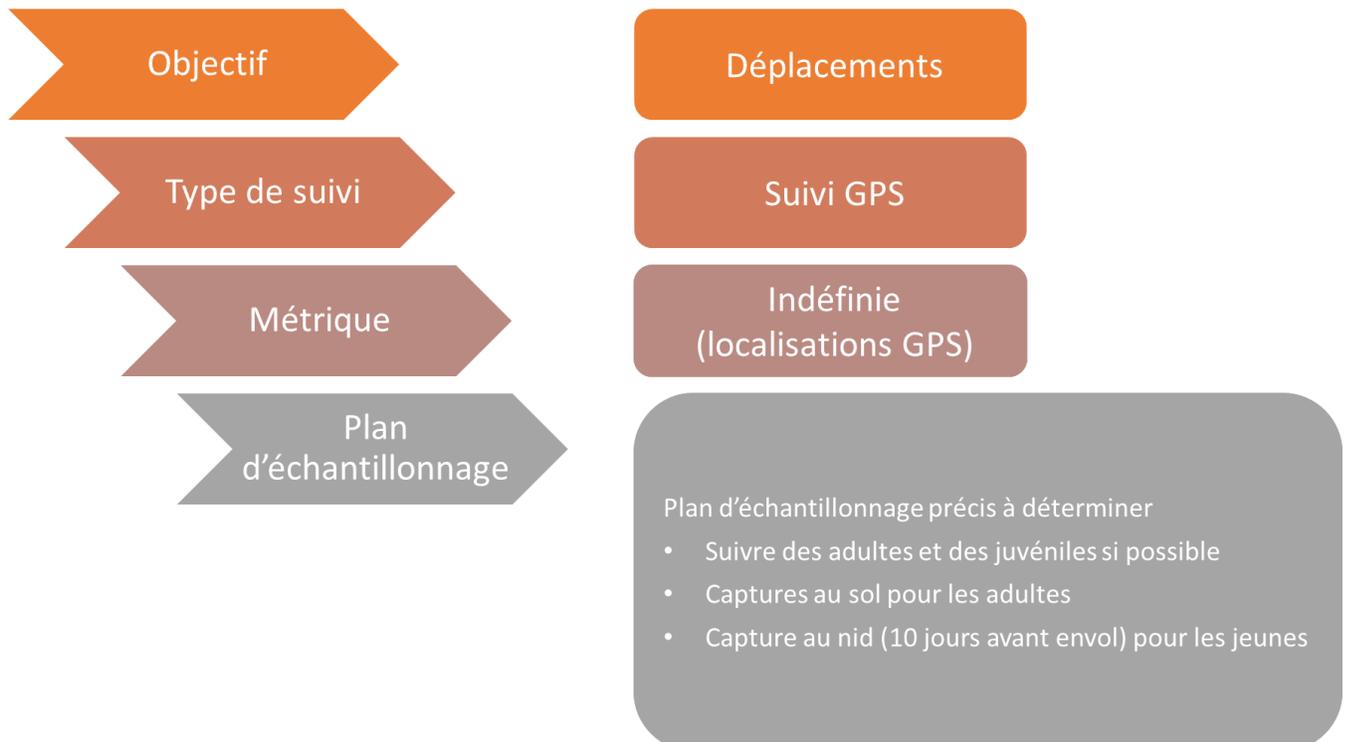
6.2 Veille sur les populations



6.3 *Survie adulte*



6.4 *Déplacements*



7 Bibliographie

- Bretagnolle, V., F. Mougeot, and J.-C. Thibault. 2008. Density dependence in a recovering osprey population: demographic and behavioural processes. *Journal of Animal Ecology* 77:998–1007.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference, a practical information–theoretic approach. 2nd edn, New–York.
- Carrete, M., J. A Sánchez-Zapata, J. L Tella, J. M Gil-Sánchez, and M. Moleón. 2006. Components of breeding performance in two competing species: habitat heterogeneity, individual quality and density-dependence. *Oikos* 112:680–690.
- Decorde, V., and B. Ricau. 2009. L’Aigle royal: Biologie histoire et conservation. Situation dans le Massif central. Biotope.
- Eaton, M. A., I. A. Dillon, P. K. Stirling-Aird, and D. P. Whitfield. 2007. Status of Golden Eagle *Aquila chrysaetos* in Britain in 2003. *Bird Study* 54:212–220.
- Ernest, H. B., M. C. T. Penedo, B. P. May, M. Syvanen, and W. M. Boyce. 2000. Molecular tracking of mountain lions in the Yosemite Valley region in California: genetic analysis using microsatellites and faecal DNA. *Molecular Ecology* 9:433–441.
- Fasce, P., L. Fasce, A. Villers, F. Bergese, and V. Bretagnolle. 2011. Long-term breeding demography and density dependence in an increasing population of Golden Eagles *Aquila chrysaetos*. *Ibis* 153:581–591.
- Ferrer, M., and J. A. Donazar. 1996. Density-dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of Spanish imperial eagles. *Ecology* 77:69–74.
- Garrard, G. E., S. A. Bekessy, M. A. McCARTHY, and B. A. Wintle. 2008. When have we looked hard enough? A novel method for setting minimum survey effort protocols for flora surveys. *Austral Ecology* 33:986–998.
- Horváth, M. B., B. Martínez-Cruz, J. J. Negro, L. Kalmár, and J. A. Godoy. 2005. An overlooked DNA source for non-invasive genetic analysis in birds. *Journal of avian biology* 36:84–88.
- Lenda, M., B. Maciusik, and P. Skórka. 2012. The evolutionary, ecological and behavioural consequences of the presence of floaters in bird populations. *North-Western Journal of Zoology* 8.
- Monzón, J. D., and N. A. Friedenberg. 2018. Metrics of population status for long-lived territorial birds: A case study of golden eagle demography. *Biological Conservation* 220:280–289.
- Pereira Dias, S. 2013. Evaluation des protocoles de suivi de la reproduction des populations d’Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) dans les parcs nationaux français.
- Rudnick, J. A., T. E. Katzner, E. A. Bragin, E. O. Rhodes, and A. J. Dewoody. 2005. Using naturally shed feathers for individual identification, genetic parentage analyses, and population

- monitoring in an endangered Eastern imperial eagle (*Aquila heliaca*) population from Kazakhstan. *Molecular Ecology* 14:2959–2967.
- Sergio, F., J. Blas, and F. Hiraldo. 2009. Predictors of floater status in a long-lived bird: a cross-sectional and longitudinal test of hypotheses. *Journal of Animal Ecology* 78:109–118.
- Sergio, F., P. Pedrini, F. Rizzolli, and L. Marchesi. 2006. Adaptive range selection by golden eagles in a changing landscape: A multiple modelling approach. *Biological Conservation* 133:32–41.
- Di Stefano, J. 2003. How much power is enough? Against the development of an arbitrary convention for statistical power calculations. *Functional Ecology* 17:707–709.
- Whitfield, D. ., A. . Fielding, D. R. . Mcleod, and P. . Haworth. 2004. Modelling the effects of persecution on the population dynamics of golden eagles in Scotland. *Biological Conservation* 119:319–333.
- Woods, J. G., D. Paetkau, D. Lewis, B. N. McLellan, M. Proctor, and C. Strobeck. 1999. Genetic tagging of free-ranging black and brown bears. *Wildlife Society Bulletin*:616–627.
- Yoccoz, N. G., and J. Gaillard. 2013. Analyse des données récoltées sur la population d’Aigle royal du Parc National des Ecrins et propositions concernant le suivi de cette population.

Annexe : Lexique terminologique « Aigle royal »

Définition des termes utilisés pour décrire les composantes de la démographie (classes d'âges, etc.) et reproduction chez l'Aigle Royal. Ce lexique a été constitué à partir de l'article de *Steenhof et al.* (2017). Une définition de chaque terme est fournie, ainsi que la traduction en anglais (entre parenthèses, en fin de définition).

Population, Classes d'individus, d'âge

Jeune (ou Aiglon). Juvénile qui n'est pas encore émancipé (i.e., qui n'a pas encore quitté le territoire de ses parents). Ce terme décrit donc tout juvénile depuis l'éclosion jusqu'à l'émancipation. Ce terme englobe donc les stades 'poussin' et 'jeune à l'envol' (voir les définitions plus bas).

(*Young*)

Immature. Individu émancipé qui n'a pas encore atteint la maturité sexuelle (Age > 5ans).

(*Immature*)

Adulte. Individu qui a atteint la maturité sexuelle, donc est en mesure de se reproduire (Age 5+).

(*Adult*)

Adulte territorial. Adulte qui a sécurisé un territoire de reproduction, et le défendant activement. Il peut être en couple ou seul, s'il est en attente de remplacer un conjoint mort.

(*Territorial bird/adult*)

Adulte non-territorial. Adulte qui n'a pas sécurisé de territoire de reproduction. On peut aussi l'appeler un **flotteur adulte**.

(*Non-territorial bird/adult*)

Couple territorial. Deux adultes, en couple, ayant sécurisé et défendant activement un territoire de reproduction.

(*Territorial Pair*)

Couple reproducteur. Couple ayant tenté une reproduction (i.e., pondu au moins un œuf) l'année en question. (Définition de Fasce et al. 2011).

(*Breeding Pair*)

Flotteur. Aigle, immature ou adulte, n'ayant pas sécurisé de territoire de reproduction. Ce sont donc les immatures + les adultes non-territoriaux.

(*Floater*)

Flotteur Adulte. Aigle, immature ou adulte, qui n'a pas sécurisé de territoire de reproduction.
(Adult Floater)

Habitat de reproduction

Territoire occupé. Territoire de reproduction habité par un couple territorial qui y défend des aires de reproduction.
(Occupied Nesting Territory)

Territoire vacant. Territoire qui a été occupé dans le passé (récent), mais n'est actuellement *plus occupé ni défendu* (i.e., pas occupé par un couple territorial et pas défendu par un adulte territorial seul).
(Vacant Nesting Territory)

Territoire semi-vacant. Territoire qui a été occupé par un couple territorial dans le passé (récent), mais n'est actuellement défendu plus que par un seul adulte territorial.
(Semi-Vacant Nesting Territory)

Territoire potentiel. Zone géographique, n'ayant pas récemment été occupée ni défendu, qui pourrait devenir un territoire de reproduction.
(Potential Territory)

Aire (ou Aire de reproduction). Toute structure de nidification construite par les aigles pour potentiellement accueillir la ponte d'œufs et l'élevage de poussin, qu'elle soit actuellement occupée ou non. (= nid)
(Nest)

Site (de reproduction). Le substrat sur lequel se trouve une aire de reproduction (= nid) ou bien la localisation spatiale (e.g., coordonnées GPS) d'une aire.
(Nesting Site)

Site potentiel (de reproduction). Substrat propice à l'accueil d'une aire de reproduction, mais sur lequel il n'y a actuellement aucune structure de nidification établie.
(Potential Nesting Site)

Aire fréquentée. Aire sur laquelle il y a une activité, de recharge, de copulation ou de parade, mais pas encore de ponte n'a été effectué. L'aire est définie comme *fréquentée* pour une saison de reproduction donnée.
(Attended Nest)

[Contr.] **Aire non-fréquentée.** Aire sur laquelle il n'y a une activité, de recharge, de copulation ou de parade, et aucune ponte n'a eu lieu pour la saison de reproduction en question.

Aire occupée. Aire sur laquelle une ponte a été effectuée. Elle est donc définie comme *occupée* pour une saison de reproduction donnée.

(Occupied Nest)

[Contr.] **Aire non-occupée.** Aire sur laquelle aucune ponte n'a encore eu lieu pour la saison de reproduction en question. Soit parce qu'il est encore trop tôt en saison pour la ponte, soit parce la ponte a eu lieu sur une autre aire de ce territoire (voir « Aire alternative non-occupée »)

Aire alternative. Une, parmi plusieurs aires potentielles au sein d'un territoire, qui est actuellement non-occupée.

(Alternative Nest)

Aire relictuelle. Ancienne aire qui n'est plus en état d'être occupée.

(Relictual Nest)

Phénologie de la reproduction

Saison (de reproduction). Période qui s'étend du début des parades nuptiales jusqu'à l'émancipation (dispersion) du jeune.

(Nesting Season = Breeding Season)

Période d'élevage. Période qui s'étend de la ponte jusqu'à l'envol de l'aiglon.

(Rearing period)

Couple couveur. Couple territorial ayant pondu au moins un œuf, pour la saison en question.

(Egg-Laying Pair)

Couple non-couveur. Couple territorial n'ayant pas pondu d'œuf, pour la saison en question.

(Non-Laying Pair)

Poussin. Jeune au nid, avant envol. De l'éclosion jusqu'à envol.

(Nestling)

Jeune à l'envol. Jeune avec plumage complet, qui a volontairement quitté le nid, mais n'est pas encore émancipé, c'est-à-dire qu'il n'a pas encore dispersé hors du territoire de ses parents. C'est donc la période depuis l'envol jusqu'à émancipation. Après émancipation, on parlera d'immaturation (voir définition plus haut).

(Fledgling)

Termes et métriques du succès de reproduction

Tentative de reproduction (*évidence d'une —*). Lorsqu'au moins un œuf a été pondu. Toute activité impliquant qu'au moins un œuf a été pondu (couvaision, éclosion, présence de poussins, etc.).

(*Nesting Attempt = Breeding attempt*)

Succès (de reproduction). Quand au moins un poussin a été élevé jusqu'à l'envol (ou jusqu'à un âge = 80% de l'âge d'envol, soit 51 jours ; voir justification par Steenhof et al., 2017).

(*Breeding success*)

Echec (de reproduction). Quand il y a eu tentative de reproduction (i.e., au moins un œuf a été pondu), mais il y a eu échec avant envol ou avant 51 jours.

(*Breeding Failure*)

Jeune produit. Poussin qui a été élevé jusqu'à l'envol (ou qui a atteint au moins 80% de l'âge d'envol, soit 51 jours). Définition restreinte utilisée pour définir les métriques de reproduction (ci-dessous).

Taux de succès = Nombre de couples en succès / Nombre de couples **territoriaux**.

Il s'agit donc de la proportion de succès, relative à tous les couples territoriaux. Ici, on ne limite pas la définition aux couples ayant pondu. Valeur définie annuellement, car il y a une seule saison de reproduction par an.

(*Breeding Success, Nesting Success, Success Rate*)

Taux de succès relatif = Nombre de couples en succès / Nombre de couples **reproducteurs** (i.e., ayant tenté une reproduction, c'est-à-dire pondu un œuf)

Il s'agit de la proportion de succès, relative seulement aux couples territoriaux ayant pondu un œuf. Valeur définie annuellement, car il y a une seule saison de reproduction par an.

(*Relative Nesting Success, Relative Success Rate*)

Productivité = Nombre de jeunes produits / Nombre de couples territoriaux.

Il s'agit donc d'une moyenne, relative à tous les couples territoriaux, de jeunes produits, pour une saison donnée. Valeur définie annuellement, car il y a une seule saison de reproduction par an. La différence avec le Taux de Succès est qu'ici la valeur peut être > 1, car chaque couple territorial peut avoir une contribution > 1 (valeur non binaire). On compte tous les jeunes produits, ce n'est pas une proportion.

(*Productivity, Breeding Output – per Pair*)

Productivité relative = Nombre de jeunes produits / Nombre de couples **reproducteurs** (i.e., ayant tenté une reproduction, c'est-à-dire pondu un œuf)
(*Relative Productivity, Relative Breeding Output – per Pair*)

Productivité par adulte reproducteur = Nombre de jeunes produits / Nombre d'adultes territoriaux. C'est la moitié de la valeur de productivité par couple.
(*Productivity, Breeding Output – per nesting adult*)

Fécondité (stricte) = Nombre de femelles produites / Nombre de femelles reproductrices. Avec l'hypothèse d'un sex ratio de 1:1, c'est la même chose que la productivité par adulte reproducteur, soit la moitié de la valeur de productivité par couple. Une formule utile est donc :
Fécondité = 0.5 * (Nombre de jeunes produits / Nombre de couples territoriaux)
(*Fecundity – s.s. [sensu stricto]*)

Taille moyenne de couvée à l'envol. Nombre de jeunes à l'envol / Nombre de couples en succès. Métrique qui peut être utilisée pour comparer les couples en succès (i.e., sachant qu'un couple est en succès, combien de jeunes à l'envol a-t-il produit ?)
(*Brood Size at Fledging*)

Références citées en Annexe

- Fasce, P., Fasce, L., Villers, A., Bergese, F. & Bretagnolle, V. (2011). Long-term breeding demography and density dependence in an increasing population of Golden Eagles *Aquila chrysaetos*. *Ibis*, **153**, 581–591.
- Steenhof, K., Kochert, M.N., McIntyre, C.L. & Brown, J.L. (2017). Coming to Terms About Describing Golden Eagle Reproduction. *Journal of Raptor Research*, **51**, 378–390.