



HAL
open science

Dynamiques spatiale et démographique de la pie bavarde *Pica pica* en France : implications pour la gestion

François Chiron

► **To cite this version:**

François Chiron. Dynamiques spatiale et démographique de la pie bavarde *Pica pica* en France : implications pour la gestion. Ecologie, Environnement. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2007. Français. NNT: . tel-00153362

HAL Id: tel-00153362

<https://theses.hal.science/tel-00153362>

Submitted on 10 Jun 2007

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

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

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE



Année : 2007

N° attribué par la bibliothèque :

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Discipline : ECOLOGIE

présentée et soutenue publiquement par

François CHIRON

le 23 février 2007

Dynamiques spatiale et démographique de la pie bavarde

***Pica pica* en France : implications pour la gestion**

JURY

Mr BRETAGNOLLE Vincent , CNRS (CEBC)	Rapporteur
Mr KERY Marc , Professeur Swiss Ornithological Institute	Rapporteur
Mr JULLIARD Romain , Maître de Conférence MNHN	co-Directeur de thèse
Mr THIOLLAY Jean-Marc , CNRS	co-Directeur de thèse
Mr BAGUETTE Michel , Professeur MNHN	Examineur
Mlle DOUCENE Nélia , Dir. espaces verts Dpt de la Seine-Saint-Denis	Examinatrice
Mr MIGOT Pierre , Dir. adjoint des études et de la recherche ONCFS	Examineur

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE



Année : 2007

N° attribué par la bibliothèque :

THÈSE

**pour obtenir le grade de
DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Discipline : ECOLOGIE**

présentée et soutenue publiquement par

François CHIRON

le 23 février 2007

**Dynamiques spatiale et démographique de la pie bavarde
Pica pica en France : implications pour la gestion**

JURY

Mr BRETAGNOLLE Vincent , CNRS (CEBC)	Rapporteur
Mr KERY Marc , Professeur Swiss Ornithological Institute	Rapporteur
Mr JULLIARD Romain , Maître de Conférence MNHN	co-Directeur de thèse
Mr THIOLLAY Jean-Marc , CNRS	co-Directeur de thèse
Mr BAGUETTE Michel , Professeur MNHN	Examinateur
Mlle DOUCENE Nélia , Dir. espaces verts Dpt de la Seine-Saint-Denis	Examinatrice
Mr MIGOT Pierre , Dir. adjoint des études et de la recherche ONCFS	Examinateur

Table des matières

INTRODUCTION	1
Transformation générale des paysages	1
L'émergence d'une écologie urbaine	1
Approches habituelles pour l'étude des populations d'oiseaux en ville	2
Implications pour la gestion	3
Applications aux populations dites à risques	5
Articulation des niveaux d'observation	7
Enjeux local et général de cette thèse.....	10
Objectifs / La thèse a été structurée en quatre parties :	11
Partie I / Méthodes générales.....	11
Partie II / Des dynamiques contrastées entre habitats.....	11
Partie III / Écologie des populations	11
Partie IV / Implications pour la gestion	11
Partie I /	13
Méthodes générales	13
Chap1-Modèle biologique.....	14
1.1/Distribution, évolution et écologie des populations.....	15
1.1.1-Distribution et habitat.....	15
1.1.2-Evolution récente des populations	17
1.1.3-Opportunisme alimentaire.....	19
1.1.4-Structuration et fonctionnement spatial des populations	20
1.1.5-Mouvement, dispersion	21
1.1.6-Démographie.....	22
1.2/Perception de l'espèce et statut juridique	26
1.2.1-Evolution des perceptions sur la pie	26
1.2.2-Statut juridique et réglementation du droit de chasse de la pie	28
Chap2-Données et méthodes générales d'étude.....	30
2.1/Echelles d'études	30
2.1.1/Dimension spatiale	30

2.1.2/Dimension temporelle	34
2.1.3/Niveaux biologiques.....	34
2.2/Échantillonnages des populations d'oiseaux.....	35
2.2.1-Suivis en France.....	36
2.2.2-Suivis locaux	40
2.3/Échantillonnages de l'habitat et de la structure du paysage.....	46
2.3.1-Suivi du paysage en France (programme TERUTI)	46
2.3.2-Suivi de l'habitat en France (STOC)	47
2.4/Hétérogénéité des données liés aux suivis	48
2.4.1-Généralités	48
2.4.2/La correction par la détectabilité	49
2.4.3-Applications au cas des pies (suivis STOC et COMMUNAUTE).....	50
2.5/Modélisations de la dynamique de populations de pies	50
2.5.1-Variations de la présence et de l'abondance de pies	50

Partie II / 53

Des dynamiques contrastées entre habitats 53

Chap1-Variations de distributions 55

1.1/Introduction.....	55
1.2/Méthodologie.....	56
1.2.1-Dynamiques à l'échelle du paysage :	56
1.2.2-Dynamiques à l'échelle des espaces verts :	57
1.2.3-Densité de pies dans les parcs urbains	58
1.2.4-Dynamiques à l'échelle du territoire :	59
1.3/résultats :	61
1.3.1-A l'échelle du paysage.....	61
1.3.2-A l'échelle des espaces verts urbains.....	66
1.3.3-Densité de pies dans les parcs urbains	67
1.3.4-A l'échelle des territoires.....	69

Chap2-Variations démographiques 70

2.1/Introduction.....	70
2.2/Méthodologie.....	71
2.2.1-Fécondité	71
2.2.2-Survie	72
2.3/Résultats	77

2.3.1-Variations de la biologie de la reproduction entre habitats	77
2.3.2-Survie :	79
Chap3-Discussion	84
Partie III /	91
Écologie des populations de pies	91
Chap1-Facteurs d'évolution et processus écologiques	92
1.1/Introduction.....	92
1.2/Méthodologie.....	96
1.2.1-Ressources	96
1.2.2-Régulation des populations	101
1.3/Résultats	112
1.3.1-Ressources	112
1.3.2-Régulation des populations	115
Chap2-Densité-dépendance.....	126
1.1/Introduction.....	126
1.2/Méthodologie.....	127
1.3/Résultats	128
Chap3-Discussion	130
Quelles forces écologiques font évoluer les populations de pies ?	130
Quel est le lien entre l'abondance de pies et les processus locaux (démographiques et écologiques) ?	138
Partie IV /	141
Implications pour la gestion	141
Chap1-Impacts écologiques de la pie sur les oiseaux	145
1.1/ Introduction.....	145
1.2/ Méthodes	146
1.2.1-Impact sur les populations d'oiseaux	146
1.2.2-Impact sur les communautés d'oiseaux.....	151
1.3/ Résultats :	153
1.3.1-Impact sur les populations d'oiseaux.....	153
1.3.2-Impact sur les communautés d'oiseaux.....	157

1.4/ Discussion et implications pour la gestion.....	159
1.5/ Compléments de résultats sur l'impact de la pie sur les oiseaux d'eau :.....	163
Chap2-Réponses des populations au piégeage	167
2.1/ Quel est le rôle de la compensation ?.....	167
2.2/ Quel est l'effet de la chronologie du prélèvement entre années sur le succès du piégeage ?	168
2.3/ Méthodes	169
2.3.1-Modèle déterministe.	169
2.3.2-Modèle stochastique.....	169
2.4/ Résultats	172
2.4.1-Succès du piégeage suivant la période en reproduction :.....	172
2.4.2-Effets des stratégies inter-annuelles.....	176
Chap3-Implications pour la gestion.....	177

ANNEXES (Figures, Tableaux, Articles)

BIBLIOGRAPHIE DE LA THESE

REMERCIEMENTS

J'adresse toute ma reconnaissance et mon estime à *Romain Julliard* pour m'avoir guidé au quotidien à travers les méandres scientifiques de la thèse. Je remercie chaleureusement *Jean-Marc Thiollay* pour avoir enrichi ce travail de son expérience et *Denis Couvet* pour m'avoir offert cette opportunité de thèse et son suivi attentif.

Ce projet est à l'initiative du Département de la Seine-Saint-Denis et a été initié par la Direction des Espaces Verts. Il a été mené à terme grâce à l'aide des multiples services du Département (études recherches et développement, communication, parcs urbains, information géographique). Il s'appuie donc sur la participation précieuse du personnel des parcs urbains, chefs de services, animateurs et techniciens. Grâce à l'effort de toutes ces personnes, la nature en ville existe, riche et accessible au plus grand nombre.

Cette thèse s'est nourrie des remarques de différents acteurs de la conservation en France ; *Philippe Clergeau, Catherine Maurisson, Pierre Migot, Nélia Doucène, Claire Poinot et François Sarazin*. Merci pour leurs conseils et leur disponibilité. Elle s'est appuyée sur les compétences techniques et scientifiques d'*Alexandre Robert* pour la partie modélisation, de *Pierre Fiquet* et d'*Olivier Dehorter* pour leurs talents d'ornithologues et de *Frédéric Jiguet* pour son aide au SIG. Je suis amplement reconnaissant à tous mes stagiaires, pour leurs efforts non mesurés et leurs qualités humaines indispensables à ce travail (*Julie Bézard, Héléne Cavagna, Natacha Ferrer, Ghani, Grégoire Leroy, Aurélia Spinau, Emeline Trochut*).

En Seine-Saint-Denis, aucune donnée n'existait au début du projet. Divers partenaires m'ont apporté leur soutien pour la capture et le baguage des pies (Espace-Faune-Flore), et pour le suivi ultérieur (La Ligue pour la Protection des Oiseaux et le Centre Ornithologique de la Région Ile-de-France). Au-delà des limites de ce département, le CORA Drôme (*Sébastien Blache*), le Centre Permanent d'Initiatives à l'Environnement Chaîne des Terrils (*Philippe Cannesson*) et la Réserve Naturelle de la

Baie de Seine (*Pascal Provost*) ont fait du projet un enjeu local dont les résultats ont aussi bénéficié à ma thèse. Je leur suis ici amicalement reconnaissant. La moitié de cette thèse se base sur le travail remarquable des réseaux de suivis 'STOC' et 'Piégeurs'. Mes remerciements s'adressent à tous les participants de ces réseaux, motivés et désireux d'en savoir toujours plus.

Durant cette thèse, j'ai aussi eu la chance de croiser le chemin de personnes dont l'angle d'observation de la nature est différente mais avec le même objectif de faire partager au plus grand nombre sa beauté (2 films sur la pie ont été réalisés par *Eliza Gajewski* et *Elinor Vernhes*).

Merci aux Ministères en charge de l'environnement et de l'agriculture et aux Fédérations Départementales des Chasseurs. Merci à la Direction Générale de l'Aviation Civile (*Jean-Luc Briot*) et en particulier à l'équipe de la prévention du risque aviaire des Aéroports de Paris (*Jérôme Guillosou*, Bourget et Roissy-Charles-de-Gaulle).

Je remercie personnellement *Cindy Adolphe, Franz Barth, Julien Birard, Joanne Clavel, Rodolphe Dauvin, Jean-Christophe Delattre, Vincent Devictor, Georges Fourquet, Anne-Sophie Gadot, Vincent Gibaud, Christian Kerbirou, Pascaline Legouar, Nicolas Lescureux, Harold Levrel, Romain Lorrilière, Frédéric Malher, Gauthier Malherbe, Laetitia Marouze, Rémy Montabord, Sandrine Mor, Sébastien Nys, Olivier Paikine, Julie Riegel, Alexandre Robert, Laurent Thibedore, Maxime Zucca et tous les autres* qui ont participé de près ou de loin à ce projet. Un grand merci chaleureux à toutes les personnes du laboratoire et du Muséum m'ayant supporté ou réconforté pendant cette thèse et avant. Enfin, ma dernière pensée est pour mes parents et mon frère qui m'ont tous les deux permis et inspiré l'envie de faire de la recherche.

Introduction



INTRODUCTION

Transformation générale des paysages

Les paysages changent de structure et de fonction en réponse à des événements de perturbation (Forman 1995). Ces événements et ces changements peuvent être mineurs comme catastrophiques, d'origine naturelle ou anthropique, et à court ou long terme. Ainsi, les perturbations sont une composante naturelle de tous les types de paysage. L'homme est un agents parmi d'autres de cette transformation en modifiant les paysages actuels, notamment par le processus d'urbanisation.

Du point de vue du paysage, l'urbanisation a trois conséquences majeures : la fragmentation et la perte d'habitat, et l'apparition d'un nouvel écosystème, urbain (Alberti 2005). La fragmentation conduit au morcellement de l'habitat transformé en unités plus petites et plus isolées les unes des autres (Andrén 1994). Elle est associée à une réduction globale de la surface couverte par l'habitat fragmenté (perte d'habitat), et une altération de sa qualité (Haila 2002). Du point de vue de la conservation, ce processus change de façon directe et indirecte la faune et la flore (Marzluff 2001, Mckinney 2006). Mais cette transformation se fait au profit d'autres types de milieux et donc d'espèces de sorte que l'urbanisation n'est pas en soi mauvaise pour les écosystèmes (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Du point de vue de la recherche, l'urbanisation et les nouvelles conditions de vie qu'elle crée ont ouvert de nombreuses perspectives fondamentales et appliquées visant à comprendre la façon dont le vivant s'adapte (du gène à l'écosystème, l'homme compris) (Mcdonnell and Pickett 1990, Grimm et al. 2000, Pickett et al. 2001).

Paradoxalement, nous voyons seulement depuis peu les débuts de l'écologie urbaine, discipline héritée de l'écologie mais spécifique par les questions posées dans les écosystèmes urbains. Cette thèse s'intéresse aux dynamiques spatiale et démographique d'une espèce commune, la pie bavarde *Pica pica*, dans un paysage en cours d'urbanisation. Elle décrit les interactions entre l'évolution du paysage et les autres processus écologiques (compétition, prédation, ressources alimentaires, piégeage...). Et elle présente les applications (impact écologique, outils d'aide à la gestion) liées à l'évolution des populations de pies dont la gestion suscite beaucoup de controverses.

L'émergence d'une écologie urbaine

A ce jour, l'écologie urbaine est plus un vaste champ de questions que de réponses car elle est relativement récente. Historiquement, elle rassemblait dans les années 1970-80 les géographes, les sociologues et les urbanistes, autour de projets interdisciplinaires, et peu les écologues (Young and Wolf 2006). L'écologie en ville a été

marginalisée car elle n'était pas considérée comme une priorité de la recherche en écologie, l'effort étant concentré sur les écosystèmes peu anthropisés (Miller and Hobbs 2002). Aujourd'hui, les hommes occupent tous les écosystèmes (jusqu'aux 'hotspots' de biodiversité, Unchs 1996) et ils sont une source significative de transformation de l'habitat (directement ou indirectement, e.g. par la consommation de ressources non renouvelables Rees and Wackernagel 1996). Les échelles de transformation sont donc autant locales que globales. La recherche scientifique pour les écosystèmes anthropisés a émergé (*i.e.* les écosystèmes agricoles, exploitées, urbains...Rosenzweig 2001, Ferrière 2004). Dans ce cadre, l'intérêt environnemental des villes est de plus en plus reconnu (intérêts en terme de biodiversité, de valeurs culturelles et éducatives... Millenium Ecosystem Assessment 2005). Il a conduit à fonder les concepts d'une véritable écologie urbaine (Pickett et al. 1997) qui ne s'arrête pas seulement aux seules limites géographiques de la ville, avec le passage de l'écologie en ville à l'écologie des villes (Collins et al. 2000). Il s'agit de comprendre les flux d'énergie et de matière dont est dépendant la vie en ville.

Approches habituelles pour l'étude des populations d'oiseaux en ville

Les conséquences de l'urbanisation sur les composantes et les processus biophysiques sont complexes. Typiquement, l'urbanisation conduit à l'altération de l'habitat, des processus écologiques, des interactions biotiques et accroît la fréquence et l'intensité des perturbations (Sukopp et al. 1995, Marzluff 2001, Alberti 2005). Peu de travaux existent sur la réponse du vivant et ces derniers se sont focalisés sur les communautés d'espèces, en décrivant la richesse et la diversité taxonomiques (Dickman 1987, Clergeau et al. 1998, Macintyre 2000, Clergeau et al. 2006a). Ces travaux montrent par exemple que les communautés urbaines d'espèces sont plus souvent différentes là où le degré de perturbations est le plus faible et plus souvent similaires dans les habitats les plus perturbés, conduisant dans ce dernier cas à un appauvrissement de la typicité de l'assemblage en espèces (Chace 2004). Ces patrons s'expliquent par les extinctions locales de la grande majorité des espèces natives suite à la transformation des habitats et à leur remplacement par des espèces non-natives (*i.e.* une espèce non originaire de la région ou du pays). Ce processus est décrit sous le terme d'homogénéisation biotique (Blair 2001, McKinney 2006).

Pour la gestion, l'approche communautaire a ses limites si elle n'est pas associée à une compréhension de la démographie à l'origine des variations de richesse. Globalement pour les oiseaux, les populations d'espèces capables d'exploiter les habitats urbains deviennent généralement plus denses et stables par le biais de mécanismes

démographiques densité-dépendants¹ (Marzluff 2001). L'extinction locale d'espèces peut être le résultat d'une baisse de la fécondité et de la survie. L'isolement spatial des espaces verts au sein d'une matrice urbaine peut aussi limiter leur recolonisation. Ainsi globalement les écosystèmes urbains sont moins riches en espèces, mais plus productifs par l'adaptation de quelques espèces d'oiseaux qui deviennent très abondantes.

Les facteurs spécifiques à la ville favorables aux populations d'oiseaux sont généralement moins nombreux que ceux entraînant leur déclin (Marzluff 2001). L'accroissement de la disponibilité alimentaire est le facteur principal parmi ceux favorisant les espèces. De meilleures conditions climatiques et une prédation réduite (y compris les persécutions par l'homme) seraient moins déterminantes (Marzluff 2001). En revanche, la perte d'habitats de qualité (liée à la complexité végétale par exemple), la réduction de la taille des espaces verts, l'accroissement des interfaces entre habitats, la végétation exotique et les risques de prédation sont communément associés au déclin des espèces d'oiseaux en réponse à l'urbanisation.

Étudier population et communauté, simultanément, est essentiel pour comprendre comment les communautés sont assemblées et se maintiennent. Par ailleurs, l'articulation de ces 2 niveaux est pertinente pour imaginer des mesures de gestion.

Implications pour la gestion

L'écart entre l'offre et la demande de nature en ville : l'objectif finalisé de ces recherches est l'aide à la gestion car la transformation des habitats est la principale cause de déclin de la biodiversité (avec le réchauffement climatique, Raven 2002, Thomas et al. 2004, Millenium Ecosystem Assessment 2005). La rapidité de l'expansion urbaine et son caractère irréversible en font un cas majeur de transformation qui justifie un engagement plus marqué des sciences de la conservation. Du retard à développer les concepts et les outils d'une science nouvelle s'est créé un écart entre la demande exprimée par la société pour plus de nature en ville et l'offre limitée des scientifiques et des gestionnaires (Berdoulay and Soubeyran 2002)².

Dans ce but, ces derniers se sont engagés dans des programmes de restauration, de conservation et de gestion des espaces et des espèces, le tout représentant un effort économique conséquent. Cependant, un certain nombre de contingences bloque l'action des gestionnaires. La spécificité des écosystèmes urbains rend difficile la concrétisation d'une telle politique 'verte'. En général, les habitats y sont fragmentés, très entretenus,

¹ Impliquant une meilleure fécondité et une meilleure survie par rapport aux populations des autres habitats.

² Les scientifiques n'ont réagi qu'à partir de l'« appel de Heidelberg ». C'est un « acte de foi » formulé par les plus importants scientifiques à la veille du sommet de Rio. Il précise la place centrale que doit jouer le scientifique dans la résolution des problèmes de gestion et de développement des ressources naturelles.

perturbés par une forte pollution, par l'introduction d'espèces non-natives, et des transferts de matière importants. L'écart entre l'offre et la demande de nature justifie donc plus d'engagement des scientifiques en écologie urbaine afin de trouver les moyens de gestion qui puissent accompagner cette demande du public. Si cette dernière a été un facteur de développement et d'évolution de l'écologie urbaine, il serait naïf de considérer que cette discipline ne se soit construite qu'en fonction de la demande sociale (Young and Wolf 2006). Le retard prouve que l'écologie des villes reste fortement dépendante et attachée aux concepts propres de l'écologie classique, moins féconde pour faire naître les concepts d'une écologie propre à la ville.

La 'nature' en ville ou ce qui s'en rapproche est porteuse d'un grand nombre de valeurs (esthétique, écologique, économique, éducative...), ce qui en a fait un symbole de la qualité de vie et de durabilité (Lynch 1981, Bolund and Hunhammar 1999, MA 2003, Andersson 2006). Agir en sa faveur est devenu un choix de société auquel doivent aujourd'hui répondre les gestionnaires de cette nature.

Principes d'action : la gestion dans les espaces urbains est spécifique dans le sens où la ville implique un jeu d'interactions complexes entre systèmes humain et biologique (Butler et al. 2003). Mais ces interactions évoluent car l'étalement urbain rend dynamiques les populations, leurs perceptions et les attitudes de l'Homme vis-à-vis de la nature. Ces attitudes sont aussi déterminées par les dimensions culturelle et symbolique de ces espèces. Ces interactions conduisent vers une attirance ou un rejet de certaines espèces qui est souvent lié à leur abondance (Lemoine and Sauvage 1997, Clergeau 1997). Quelles conséquences pour la gestion ? Les fortes variations d'abondance de certaines espèces en ville les définissent comme une ressource naturelle à protéger ou à l'inverse comme un nuisible à contrôler. Ces changements, accentués en ville, feraient naître des conflits avec l'Homme soit en raison de l'omniprésence d'espèces considérées comme envahissantes soit par l'absence d'une nature pourtant désirée. Dans les deux cas, les efforts de conservation sont coûteux. Une même espèce pourrait aussi faire l'objet d'actions successives contradictoires (mesures de conservation suivies de son contrôle car étant devenue trop abondante). La place du gestionnaire est stratégique car il se situe à l'interface des systèmes naturels et humains. Concrètement, il est crucial de développer les outils adaptés d'aide à la décision à son échelle pour minimiser les conflits homme/nature sur du long terme (maintien d'une résilience du système socio-écologique, Berkes and Folke 1998, Gunderson and Holling 2002).

La demande du public doit être prise en compte dans les décisions de gestion. Une démarche participative des usagers des espaces urbains permet une appropriation des concepts liés à l'environnement, et permet d'aboutir à un consensus dans les décisions

prises (Lal et al. 2002). Vouloir impliquer la public part aussi du principe que le savoir lié à la gestion est aussi détenu par les individus, indépendamment des gestionnaires. Reconnaître la place de ce savoir local (*i.e.* au sens de profane, non scientifique) peut conduire à un processus de co-apprentissage en matière de biodiversité pour renforcer la gestion. L'approche par co-apprentissage est nouvelle en ville (pour les parcs urbains voir Borgstrom 2003) et n'a pas fait l'objet de cette thèse mais notre réflexion pour la gestion tient compte de certaines de ces recommandations.

Applications aux populations dites à risques

Quelque soit l'habitat, une espèce 'à risques' est définie comme 'pouvant poser des problèmes à l'homme ou à son environnement' (Clergeau 1997) et '*that necessitate preventive action*' (Feare 1991). Cette expression est une alternative moderne à la désignation d'espèce 'nuisible', ce dernier terme ne répondant plus à la sensibilité et aux connaissances actuelles acquises en écologie (Micoud 1998, Devulpillieres 2004b). Si l'emploi de 'nuisible' est aujourd'hui obsolète dans son sens populaire (notion péjorative et figée), il revêt encore un sens juridique au moment du classement d'espèces dont les populations sont susceptibles d'être régulées. Par la suite, nous lui donnerons seulement ce sens.

Définition des risques : globalement, le cadre de définition des risques est précis : les risques sont de natures économique, sanitaire et écologique. En ville par exemple, les conflits sont anciens (avec le rat Pimentel et al. 2000, avec le pigeon Buijs and Van Wijnen 2001, ou avec les termites Frankie and Ehler 1978) ou récents (avec le goéland Cadiou et al. 1997, et l'étourneau Clergeau and Mennechez 1997). Les dégâts sont dues à des salissures, des dégradations diverses et des dérangements sonores. Pour les carnivores, les implications peuvent être économiques (dégâts des fouines dans les habitations) et épidémiologiques (dernièrement les risques liées à la grippe aviaire). En pratique les analyses de risques sont complexes et laissent souvent part à la subjectivité. En effet, elles sont dépendantes de nos sociétés et des individus qui la composent (citadins et ruraux pourront réagir différemment à un même problème). L'évolution des mentalités semble aussi lente par rapport aux connaissances acquises (communication difficile et information inadaptée).

Implications pour la gestion : certainement, la plus grande source d'erreurs dans la gestion des risques est due à l'absence de méthodes et d'outils d'évaluation appropriés. Ceci est notamment vrai pour les risques d'ordre écologique. A défaut d'outils, la régulation des populations donne lieu en France à des controverses récurrentes, entre pro et détracteurs, particulièrement en ce qui concerne les petits prédateurs

(Devulpillieres 2004b). Quelques soient le contexte, les gestionnaires ont besoin d'outils d'aide à la décision supplémentaires afin d'évaluer ces risques et leur devenir. Ces outils sont généralement manquants à ce jour. Le plus souvent, ces connaissances sont produites par avis d'experts mais des indicateurs de risques écologiques pourraient se révéler plus efficaces en étant produits à partir de l'échange d'expériences entre scientifiques et acteurs locaux en vue de lancer des processus d'apprentissage collectifs (Levrel 2006).

La gestion peut se justifier par le niveau de risques. Dans ce cas, il est important de savoir ce qui marche et ne marche pas. D'une manière générale, trop de plans d'action manquent d'évaluation. Pullin et collaborateurs (Pullin et al. 2004) montrent par exemple que ceux-là sont surtout basés sur des anecdotes, l'expérience personnelle et l'interprétation de pratique de gestion traditionnelle. Les savoirs locaux en matière de biodiversité sont importants et de mieux en mieux intégrés (Bérard et al. 2005), mais il ne suffisent pas toujours. Le manque d'évaluation et le manque de traduction des résultats de la recherche vers la gestion induit une répétition des mêmes schémas d'action au cours du temps ou entre structures, et ne favorise pas les propositions alternatives. Paradoxalement, les responsables de la gestion ont la volonté d'appliquer les fruits de la recherche mais les décideurs n'ont pas forcément le temps et les moyens d'y accéder. Les scientifiques s'impliquant peu, il n'existe souvent pas de structures relais apportant une aide à la décision. Egalement, les informations sont parfois insuffisantes, de nature fragmentée, inadaptées ou anciennes. Comment améliorer le processus d'aide à la décision ? C'est précisément l'intégration de protocole d'étude, de gestion et de suivi afin de tester systématiquement certains choix d'action, qui permettront une adaptation des plans de conservation par apprentissage (Balmford et al. 2005). La recherche améliore ce processus en proposant un fonctionnement des populations, dont le devenir peut être projeté dans le temps suivant différents scénarii de gestion. La gestion doit être pensée dans ce sens là, c'est à dire selon un processus d'évolution adaptatif et basé sur des faits scientifiques (Pullin et al. 2004).

La gestion des risques liés à la biodiversité s'est d'abord imposée dans les milieux agricoles en raison de dégâts sur les cultures (Clergeau 1997). Aujourd'hui, les risques sont envisagés en ville. Cette ouverture sur les milieux urbains est notamment due à une réflexion sur les échelles d'action. L'exemple de l'étourneau est typique. Cette espèce pose des problèmes économiques sur les cultures en France (Clergeau 1997). Dans un premier temps, le contrôle des nuisances et des populations d'étourneaux n'avaient lieu que dans ces habitats. Par la suite, la gestion a été étendue aux espaces urbains où trouvent de plus en plus refuge les oiseaux pour la formation des dortoirs par exemple.

Cette présence pose en plus des problèmes sanitaires. Parce que les populations d'étourneaux dépendent quotidiennement de cet habitat, la gestion doit en tenir compte pour préciser à quelles échelles agir. La gestion intégrée des populations nécessite donc la connaissance du fonctionnement spatial et de l'écologie des espèces.

Articulation des niveaux d'observation

Principes : l'écologie théorique cherche à analyser les interactions entre les êtres vivants et leur environnement. Cela nécessite de s'intéresser aux processus qui s'expriment à des niveaux multiples (spatial, temporel et biologique). Les implications théoriques et philosophiques de tels travaux amènent parfois à repenser radicalement le fonctionnement du vivant (e.g. le passage d'une vision réductionniste à une vision émergente des processus biologiques, Wilson 1998, Gunderson and Holling 2002). D'un point de vue finalisé, comprendre les patrons et les processus qui les gouvernent à plusieurs niveaux est une clé importante pour développer les principes d'une gestion performante. En écologie, l'étendue spatiale à laquelle une espèce répond à son environnement peut être définie par :

a-Le *spatial extent* : la surface la plus large de l'habitat à laquelle un individu, ou une population, est sensible.

b-Le *grain* : la résolution minimale à laquelle cet individu n'est plus sensible aux éléments du paysage (Wiens 1990).

Bien souvent, les travaux d'écologie font état de relations entre un individu, une population ou une communauté et des facteurs biophysiques mesurés à une échelle comprise entre ces 2 limites (*'extent'* et le *'grain'*). On tient pour vrai une relation qui s'exprimerait à une telle échelle, souvent choisie plus ou moins arbitrairement. Mais que conclure de l'absence de relation ? est-ce la conséquence d'une résolution d'échelle inadaptée ou d'une indépendance réelle entre les systèmes étudiés ? Faire référence à une échelle donnée souligne un point essentiel : il n'y a pas d'échelle d'observation unique correcte qui puisse décrire populations et écosystèmes. Le problème n'est donc pas tant de choisir la bonne échelle d'observation mais de reconnaître qu'un changement a lieu à plusieurs échelles en un même instant ou lieu. Dans ce travail, c'est l'articulation entre ces différentes échelles qui occupe notre attention. Nous souhaitons comprendre comment les effets de l'environnement observés à une échelle locale (un site, un parc urbain...) ont des conséquences plus globales sur la dynamique de populations.

La combinaison des échelles est une approche puissante pour comprendre les processus qui conduisent au déclin, au maintien ou à l'expansion géographique des populations. Pour cela, il paraît intéressant de comparer les rôles des processus locaux (fécondité,

survie) et plus globaux, c'est à dire impliquant une échelle d'observation plus large (dispersion). Si les processus locaux 'dominent', alors la dynamique des populations à plus large échelle spatiale est une extrapolation raisonnable de la dynamique locale. A l'inverse, si les processus à plus large échelle 'dominent' alors ils sont le résultat d'un fonctionnement incluant des migration/dispersion, soit par un fonctionnement des populations locales en métapopulation (Pulliam 1988) soit comme le résultat de la sélection d'habitat (Kluyver et Tinbergen 1953). La connaissance des processus qui génèrent les populations à plusieurs échelles spatiales révèle le degré de synchronie entre populations plus ou moins distantes. Ce savoir est crucial pour comprendre la réponse des populations aux changements de leur environnement (e.g. la fragmentation des paysages, Pautasso 2006).

L'articulation des échelles permet de lier 'micro-écologie', écologie du paysage et 'macro-écologie' des populations (Watkinson et al. 2003). Au travers de la question des processus (locaux et plus globaux), nous nous intéressons aux liens entre l'abondance locale et totale (i.e. à plus large échelle spatiale) et aux liens entre la présence locale et la distribution nationale d'une espèce. Cette question fait l'objet d'une large littérature et de débats sur les hypothèses expliquant les relations entre l'occupation locale et la distribution, et entre les abondances locales et régionale d'une espèce (Gaston et al. 1999, Gaston et al. 2000). Enfin, les approches multi-échelles nous donnent l'opportunité de discuter de la sélection (Hostetler 2001) et de la qualité d'habitat chez la pie, qui furent surtout traitées dans les milieux non-urbanisés (Birkhead, 1991). L'ensemble de cette réflexion a été appliquée à la pie pour comprendre les patrons de distribution et les mécanismes spatiaux reliés (facteurs et processus).

Implications pour la gestion : ces connaissances sont une base théorique indispensable pour la gestion. Suivant l'importance relative des processus locaux par rapport à ceux agissant à une échelle plus large, il est possible de mieux appréhender les effets de changements environnementaux (e.g. l'urbanisation et la régulation des populations) sur les abondances et les présences d'espèces à une échelle donnée. Par exemple, ces éléments permettent de comprendre les échelles de réponses des populations à la structure et à la composition du paysage. Cette compréhension est une des clés pour aménager l'environnement afin de repousser ou d'attirer certaines espèces.

Pour une meilleure application des résultats à la gestion, une connaissance des acteurs et de leur rôle est indispensable. La gestion est la combinaison de décisions prises par différents acteurs agissant à différentes échelles. Par exemple, un paysage est la combinaison de décisions à l'échelle locale par les individus (un propriétaire, déterminé par ses choix et préférences), à l'échelle d'un quartier sous l'influence de règles

économiques et sociales notamment, et à l'échelle plus large du paysage entier qui est organisé par les projets d'urbanistes et les choix politiques (Hostetler 2001). De la même façon, les pratiques de gestion des espèces nuisibles en France sont décidées à plusieurs niveaux de hiérarchie. Les espèces susceptibles d'être classées nuisibles et régulées sont d'abord définies nationalement par le ministère en charge de l'environnement (à l'échelle d'un pays). L'autorisation de réguler une espèce de cette liste est donnée par les services territoriaux de chaque département et pour le territoire entier (~5000km²). Enfin, la décision de contrôle est individuelle (un piègeur par exemple) et appliquée à l'échelle d'une commune (~10km²). Par conséquent, la structure d'un paysage ou la gestion d'une espèce est la combinaison de décisions prises à plusieurs échelles spatiale et humaine. Cette compréhension est importante pour ajuster les échelles de plans de gestion aux niveaux où sont prises les décisions (en tenant compte aussi de leur hiérarchisation). Pour la pie, les échelles de décision sont connues. Dans cette thèse, notre réflexion a porté sur l'articulation de ces échelles avec le fonctionnement spatial et temporel des populations pour essayer de proposer une gestion multi-échelle cohérente conciliant le contrôle local des populations avec une conservation de l'espèce à une plus large échelle.

En théorie comme en pratique, les échelles possibles de gestion sont multiples. Elles peuvent être excessivement larges dans le cas de contrôle de populations : par exemple un programme à venir d'extermination des corneilles domestiques indiennes (*Corvus splendens*), espèce posant des problèmes écologiques (Soh et al. 2002), a été planifié à l'échelle de l'Afrique du sud entière (Gsip 2006). Dans d'autres cas, la gestion peut s'appliquer aux habitats contigus à ceux où une espèce pose problèmes (Clergeau 1997). Elle peut s'appliquer à certaines sous-populations dans le cas d'un fonctionnement en métapopulation (Novaro et al. 2005). A une échelle locale, peu de travaux existent sur les stratégies temporelles de limitation des effectifs d'une population. Dans le cas de la pie, notre réflexion a porté sur l'importance dans une année de la phénologie de reproduction et de la régularité des actions de gestion entre années. Notre finalité est avant tout de fournir aux gestionnaires une information leur permettant de réaliser si nécessaire un contrôle efficace des populations dans un contexte urbain (*i.e.* suivant les risques posés par la pie). La planification du contrôle dans le temps est cruciale pour prévoir efficacement les conséquences d'une gestion sur l'état de conservation d'une population. Dans le cas contraire, les actions de gestion (de contrôle ou de protection) peuvent conduire à l'opposé des objectifs souhaités (Destephano and Deblinger 2005).

Enjeux local et général de cette thèse

Enjeu local : le programme de recherches 'pies', né en 2003, illustre les enjeux liés à cette réflexion. La thèse est partie d'une demande locale du Département de la Seine-Saint-Denis. Cette demande exprime, malgré la forte volonté du Département, les conditions difficiles de gestion de la biodiversité en ville.

Les fortes abondances de pies présentes dans la quasi totalité des espaces verts du département de la Seine-Saint-Denis (Lissignol-Husté 2005) inquiètent les gestionnaires. Selon l'avis général, l'omniprésence de la pie était un obstacle au maintien des populations de passereaux et d'oiseaux d'eau en raison de sa trop grande prédation sur les couvées et les nichées. Pour cette raison, les pies furent piégées pour limiter les risques écologiques sur les autres espèces. Même si cette méthode de contrôle des populations est brutale, elle a été tolérée par le public qui en général n'apprécie pas la pie (Lemoine and Sauvage 1997).

Sans aucune preuve de l'impact de la pie dans les parcs urbains, 774 pies furent tuées de 1998 à 2001 (13% du prélèvement annuel régional Mora 2000). Le classement de la pie dans la liste des espèces nuisibles était un des arguments par défaut du piégeage. Pour autant, les effectifs de pies n'ont pas baissé. Pour cette raison et à cause du mécontentement de certaines associations de protection de la nature concernant les méthodes employées, le piégeage fut stoppé. Le Muséum fut alors interpellé par le Département de la Seine-Saint-Denis, afin d'engager un programme de recherche-action³ sur la problématique de contrôle des populations de pies dans les parcs urbains pour tester l'impact de la pie sur les oiseaux, évaluer l'importance de la ressource alimentaire d'origine humaine dans le maintien des forts effectifs et proposer des moyens efficaces de contrôle des populations.

Cadre général : cette thèse s'intègre dans les thématiques générales de l'équipe du CRBPO/MNHN sur les espèces communes (*i.e.* les plus observées). Le caractère général de cette thèse implique notamment que le champ d'ouverture des questions est volontairement vaste même s'il réduit de fait la précision des réponses apportées. Aussi, si elle est ancrée en écologie, cette thèse chevauche plusieurs disciplines mais elle n'aborde pas les questions liées aux sciences sociales soulevées par la problématiques des espèces à risques. Par conséquent, elle reste dans le cadre de l'écologie *en ville* et non d'une véritable écologie urbaine (*i.e.* écologie *des villes*) qui suppose une approche interdisciplinaire des questions de recherche (élargie aux sciences sociales, Alberti et al. 2003).

³ Recherche et action sont deux pendants des sciences de la conservation, l'action demandant une traduction concrète des résultats de la recherche.

Elle est profondément tournée vers la gestion d'un territoire, en l'occurrence la Seine-Saint-Denis. Cependant, plusieurs réseaux ont été mobilisés pour 'élargir les échelles' de réflexion et donner le recul nécessaire à la gestion en traitant les dynamiques des pies à l'échelle de la France.

Objectifs / La thèse a été structurée en quatre parties :

Partie I / Méthodes générales

1/Nous présentons d'abord l'écologie de la pie en insistant sur les éléments de la littérature qui suscitent le plus de débat concernant cette espèce. A partir de son écologie, nous expliquons rapidement la perception générale de la pie par l'homme, et en particulier en ville, susceptible d'expliquer les attitudes à son encontre.

2/Nous montrons comment les réseaux sur lesquels s'appuie notre approche multi-échelles ont été mobilisés et quelle fut la démarche adoptée pour corriger les biais inhérents à tout suivi.

3/Enfin, nous développons la méthode originale d'étude des dynamiques spatiales de la pie en fonction de l'évolution du paysage.

Partie II / Des dynamiques contrastées entre habitats

1/Nous faisons un premier état des lieux de l'état de conservation des populations de pies (au travers des distributions et de la dynamique spatiale en France) afin de révéler les contrastes d'utilisation par la pie de la ville et de la campagne à plusieurs échelles spatiales.

2/Ensuite, nous cherchons un lien possible entre ces distributions et les variations de paramètres de reproduction et de survie pour tester l'hypothèse d'un effet des processus intrinsèques locaux ou plus globaux sur la distribution de l'espèce.

Partie III / Écologie des populations

1/Nous étudions les processus de l'environnement (facteurs et mécanismes) qui déterminent les patrons de distribution et les dynamiques d'évolution de la pie (ressources, piégeage et compétition (*et parasitisme*)).

2/En ville, nous cherchons si la population a atteint un seuil d'autorégulation et une stabilisation des effectifs.

Partie IV / Implications pour la gestion

1/Sujet à de nombreuses controverses, nous évaluons ici les conséquences écologiques de la rapide colonisation des villes par ce prédateur opportuniste, sur la reproduction et les dynamiques d'évolution des communautés d'oiseaux.

2/Sur cette base et la modélisation du devenir de la population, plusieurs scénarios de gestion des populations sont discutés afin de proposer des méthodes efficaces, durables et éthiques dans les parcs urbains.

3/Enfin, nous discutons plus largement du processus de gestion des espèces nuisibles en France, mettant en lumière dysfonctionnements et solutions afin de concilier contrôle et conservation de cette espèce.

Partie I /

Méthodes générales



Partie I / Méthodes générales
Chap1-Modèle biologique



Systématique :

Ordre des *Passeriformes*
Famille des *Corvidae*
Genre *Pica*
Espèce *P. pica*
13 sous-espèces

Statut en France :

Nicheuse sédentaire

Biométrie :

Longueur totale : 41-44 cm
Envergure : 48-53 cm
Poids : 190-250 g

Identification du sexe :

Mâle plus grand
Plumage identique

Seule la femelle couve

Identification de l'âge :

Coloration des ailes

Au vu de sa distribution (Europe, Asie et Amérique du nord), il est étonnant que peu ait été écrit jusque dans les années 1980 sur le comportement de cette espèce. La monographie de Tim Birkhead (1991) *The magpies* vient combler ce retard et montre l'intérêt pour l'écologie d'une espèce commune. Paradoxalement, sa proximité vis-à-vis de l'homme, sa 'visibilité' et son comportement prédateur en ont toujours fait une espèce pleine d'anecdotes, étant à la fois remarquée et décriée. Elle est ainsi devenue largement présente dans l'imaginaire collectif [Birkhead 1991, Sax 2005). Dans cette partie, nous voulons faire le lien entre ce que l'on sait d'une espèce et la perception que l'homme en a. Inversement, si l'écologie d'une espèce détermine en partie son image, l'idée que l'on se fait d'elle va à son tour agir sur notre comportement, sur notre façon d'interagir avec elle, et indirectement modifier son écologie. Nous pensons que cette relation est importante en conservation pour comprendre les interactions entre une espèce et son environnement. Pour comprendre ces interactions, notamment dans un contexte urbain, nous verrons en quoi la pie représente un bon modèle d'étude.

1.1/Distribution, évolution et écologie des populations.

La pie est un petit corvidé territorial en période nuptiale et plus social en période inter-nuptiale, où il est capable de se rassembler en groupe plus ou moins important et en dortoir.

1.1.1-Distribution et habitat

La distribution actuelle de la pie bavarde *Pica pica* dans la zone paléarctique va de l'Irlande à la Péninsule du Kamchatka, à l'est de la Russie. La pie bavarde nord américaine est identifiée comme une sous-espèce '*P.p.hudsonia*', originaire d'Asie et ayant recolonisé le continent américain après la dernière glaciation (-40 000 ans, Birkhead, 1991). En Eurasie, l'espèce regroupe plusieurs sous-espèces (carte 1) dont *P.p. galliae* présente majoritairement en France. Dans son aire de distribution, la pie a une occupation continue d'ouest en est et du nord au sud, ce qui en fait un oiseau commun.

Sédentaire, c'est une espèce commune

de la campagne (cultures, prairies, paysages ouverts avec haies et buissons) (Yeatman-Berthelot and Jarry 1995). Néanmoins, la pie est associée aux activités humaines, ce qui en fait une espèce commensale de l'homme (Jerzak 2001). Elle niche de préférence à proximité des habitations où elle atteint ses plus fortes densités (Balanca 1984a, Bossema et al. 1986).

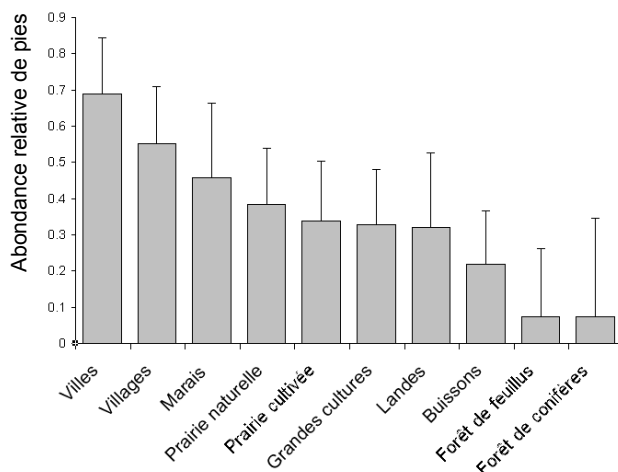


Figure 1 : Abondance relative de pies par point d'écoute suivant l'habitat (cf suivi STOC, chap 2)



Carte 1 : distribution des deux espèces appartenant au genre *Pica* : la Pie bavarde (*Pica pica*) et la Pie à bec jaune (*Pica nuttalli*). Les sous-espèces de *Pica pica* représentées sont *mauritanica* (1), *asirensis* (4), *camtschatica* (5), *galliae* (6), *bottanensis* (12) et *hudsonia* (13). Les autres non-représentées sont *melanotos* (2), *pica* (3), *fennorum* (7), *bactriana* (8), *hemileucoptera* (9), *leucoptera* (10), *sericea* (11). D'après T. Birkhead (1991) et les illustrations de D. Quinn

1.1.2-Evolution récente des populations

Durant les 50 dernières années, la pie a colonisé certaines villes européennes dans les limites de son aire de distribution, et en dehors (Jerzak 2001), atteignant de fortes densités par rapport à la campagne. En France, elle arrive en Normandie dans la ville de Caen à la fin des années 1970 (Collette 1989), ce qui coïncide avec son arrivée à Paris où elle est devenue abondante dans les espaces verts (Jarry 1991). Elle y était inconnue au début du 20^e siècle (Etoc 1913) puis considérée en expansion dans la région à partir des années 1970 par Normand et Lesaffre (Normand and Lesaffre 1977). Les raisons de cette colonisation commencent à être comprises. Globalement, les causes (facteurs et mécanismes) seraient surtout locales (*i.e.* en réponse aux changements environnementaux en ville). Les éléments de la ville seraient responsables de tendances contrastées entre habitats urbains et non-urbains. Ces changements combinent notamment une réduction des densités de corneille noire *Corvus corone* (donc du taux de prédation sur la pie Baeyens 1981a), l'importance des ressources alimentaires ([*e.g.* Balanca 1984b, Takeishi 1995), un plus grand nombre de sites de nidification (Jerzak 1995) et l'adaptation de la pie à l'homme (Birkhead 1991, Jerzak 2001). Au travers d'une revue de la littérature européenne, Jerzak (2001) note l'extension de l'aire de distribution aux villes du nord de la Russie, situées au nord de la limite de distribution historique de la pie. Cette colonisation est-elle seulement la conséquence d'une modification favorable de l'environnement urbain, ou la conséquence indirecte de changements plus larges (*e.g.* climatiques) sur la biologie des pies ? Cette question n'est pas résolue mais en Angleterre on a noté l'avancement de la date moyenne de ponte de 29 jours entre 1966 et 2003 (British Trust for Ornithology 2006b). Un tel changement pourrait être la conséquence indirecte du réchauffement climatique (McCleery and Perrins 1998, Walther et al. 2002). Quelle que soit la cause de cette évolution, ces variations montrent le changement rapide de la biologie de la reproduction de cette espèce à large échelle spatiale et à moyen terme (sous 30 ans).

La colonisation récente des milieux urbains est remarquée chez beaucoup d'autres corvidés en Europe Gregory and Marchant 1995, Jokimaki and Huhta 2000, Marzluff et al. 1994, Soh et al. 2002, amenant à un renforcement des populations et à des extensions d'aires parfois problématiques (*e.g.* le corbeau familial indien Soh et al. 2002) et cela même si certains auteurs montrent un déclin général des espèces de ce groupe).

En Europe, la population de pies nicheuses est estimée entre 6.5 et 14 millions de couples, et en croissance de 1970 à 1990 (+22.1%, carte 2). Bien que la

plupart des populations européennes sont stables ou en croissance entre 1990 et 2000, les effectifs de pays 'clés' comme la France et la Russie déclinent fortement de sorte que l'espèce déclinerait dans l'ensemble. Néanmoins, ce déclin est à relativiser compte tenu de la croissance avant 1990, donnant à l'espèce un statut de conservation toujours favorable à cette échelle (Birdlife International 2004).

Récemment, la population nationale a été estimée à 2 224 000 couples de pies ($se \pm 290 000$) (Henry *com.pers.*). Rapporté à l'Europe, cet effectif est important (~de 16 à 34% de la population européenne) et même si l'effectif national de pies est en déclin (Jiguet 2001, figure 2). En effet, le suivi des oiseaux nicheurs (Suivi Temporel des Oiseaux Communs-STOC mis en place en 1989 par le CRBPO) indique une baisse de 68% des effectifs sur la période 1989-2001. Sur la même période, la baisse moyenne établie pour les 100 espèces d'oiseaux les plus communes (*i.e.* les plus visibles) est de 10%. Comparé à cette moyenne, le déclin de la pie est donc exceptionnel.

Malgré le déclin rapide de la pie, celui-ci ne remet pas en cause (du moins à ce jour) son statut d'espèce commune en France. En revanche, le contraste entre les fortes densités de pies observées en ville et le déclin national mesuré par le STOC est l'objet de nos interrogations, constituant un des noeuds de la thèse. Cette recherche n'est donc pas orientée vers la conservation d'une espèce en déclin mais vers la compréhension des réponses contrastées de la pie aux activités et pratiques humaines.



Carte 2 : Effectifs et tendances des populations de pies en Europe. Globalement la pie conserve un statut de conservation favorable à cette échelle (Birdlife International 2004).

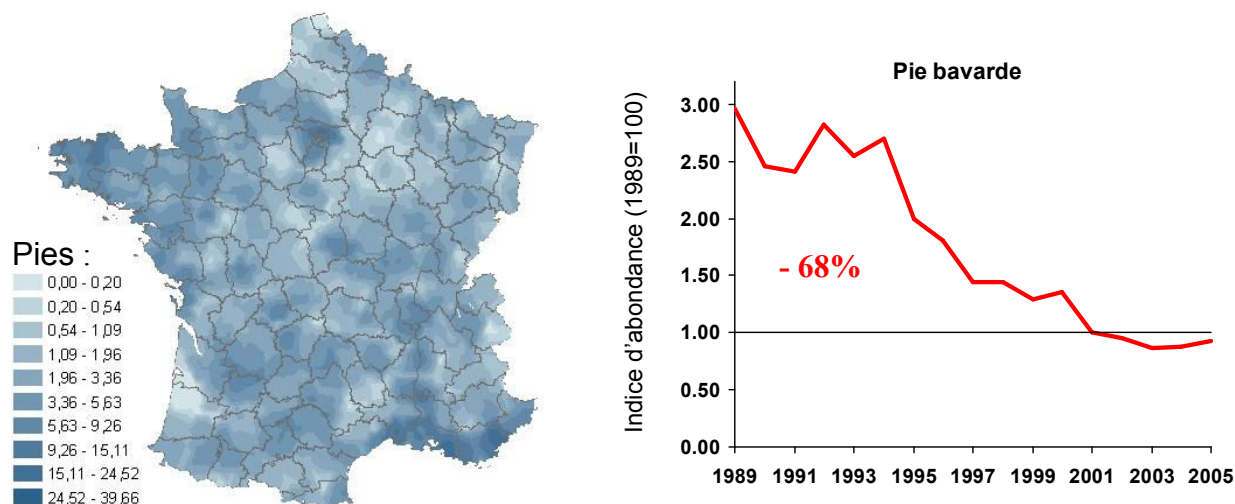


Figure 2 : Abondance relative de pies par carré STOC (moyenne 2001/2005) et déclin

1.1.3-Opportunisme alimentaire

Le régime alimentaire est un élément important du rôle d'une espèce dans l'écosystème, pour comprendre la sélection d'habitats et certains aspects de la dynamique de populations. Comme nous l'avons vu, la pie exploite une gamme d'habitats variés, ce qui diversifie son régime alimentaire. Ce dernier a été étudiée autant en milieu rural qu'en milieu urbain (e.g. Holyoak 1968, Tatner 1983, Balanca 1984b, Birkhead 1991). Omnivore, la pie s'adapte aux ressources alimentaires disponibles. Par exemple, le régime alimentaire change pour une nourriture plus végétale en hiver (graines et fruits sauvages). La part de nourriture animale est forte pendant l'élevage des poussins et surtout constituée d'invertébrés du sol (>75% des prises alimentaires, Birkhead 1991).

Deux aspects occupent notre attention :

-La part de vertébrés consommés : malgré son opportunisme, le cas de la pie est un peu particulier car elle passe pour piller les nids d'oiseaux, notamment ceux du gibier. Pour cette raison, elle figure dans la liste des espèces nuisibles et fait l'objet d'un piégeage intensif (Rassemblement Des Opposants À La Chasse 2000). Les anecdotes sont nombreuses et les auteurs font état d'attaques et de captures sur plusieurs espèces de passereaux. Tatner (1983) signale la présence de coquilles d'œufs ainsi que les restes d'individus adultes, parfois capturés par les pies (Boog 1966, Thomas 1982, Fernández-Juricic et al. 2004). Si la réputation de la pie semble faite, la littérature note cependant que la part de vertébrés dans le régime alimentaire reste faible (Owen

1956, Tatner 1983, Balanca 1984b). Par exemple, Balança (1984) montre dans une étude en région parisienne, que la capture et la consommation de vertébrés représente 1.6% des prises. Cette proportion surestime certainement le nombre de proies tuées car la pie se nourrit en partie sur des charognes. Mais Balança remarque aussi que cette prédation est une pratique assez répandue (14.5% des pies suivies). La plupart des études en font mention (part des micromammifères, oiseaux, amphibiens et reptiles <25 % des prises). Cette dernière information permet d'aborder de façon plus pertinente l'impact de la prédation sur les populations proies. Dans le cas de forts effectifs comme en ville, nous supposons que même si les cas de prédation sont rares, le seul nombre de pies adoptant ce comportement prédateur est un risque pour la conservation. En conclusion, si le régime alimentaire précise la place de la pie dans la chaîne alimentaire, il ne précise pas son impact sur le maintien des populations proies (partie IV).

-La part d'aliments d'origine humaine : la pie est capable de se nourrir de déchets. L'opportunisme alimentaire dont elle fait preuve aurait permis son adaptation aux habitats urbains comme c'est le cas pour d'autres espèces généralistes (Mennechez 1999, Marzluff 2001). L'importance pondérale de cette nourriture (fruits domestiques, pain, viande...) peut être significative (de 23 à 40% Balanca 1984b, Henriksen 1991) et les pies des villes sont régulièrement vues dans ou autour des poubelles (Jerzak 2001). Dans quelques cas, la part d'aliments d'origine humaine est nulle (Owen 1956, Tatner 1983). Les conséquences de ce comportement alimentaire sont multiples et abordées dans la partie III.

1.1.4-Structuration et fonctionnement spatial des populations

Une population est composée d'individus qui exploitent chacun un domaine vital pour se reproduire et s'alimenter (ou *home range* ; surface la plus souvent occupée et parcourue par un individu Wilson 2000). La surface d'un domaine vital varie suivant le statut reproducteur des individus et la qualité de l'habitat. En fonction de cela, un domaine vital sera plus ou moins défendu qui dans ce cas définit un territoire (Wilson 2000). Ainsi, la structure spatiale d'une population est flexible et peut évoluer d'un arrangement de territoires denses et tous défendus à un arrangement de territoires dispersés (*i.e.* avec des limites non contiguës) et pas toujours défendus. Ces variations sont observées chez la pie (Baeyens 1981b, Birkhead et al. 1986). Les territoires vont de 1-2 ha et sont non chevauchants dans les parcs urbains (Fernandez-Juricic 2001, Chiron et Julliard *soumis*) à 4-5 ha en moyenne dans des habitats plus naturels (Baeyens 1981b, Birkhead et al. 1986) et dont la surface est parfois partagée avec d'autres couples ou pies non reproductrices. La territorialité chez la pie structure

donc fortement dans l'espace et le temps les populations. Le territoire a pour conséquence la régulation des populations puisqu'ils limitent de façon mécanique le nombre de couples reproducteurs (par autorégulation, Wilson 1975).

L'occupation de tous les territoires disponibles sur un parc conduit certaines pies adultes à ne pas se reproduire faute d'espace suffisant. Ainsi, dans le cas de fortes abondances, la part de pies et de couples non reproducteurs augmente. Ils représenteraient de 5 à 60 % des effectifs adultes (Birkhead 1991). Ces pies se regroupent sur des domaines vitaux plus grands (18ha pour Birkhead et al. 1986) et peut chevaucher les territoires de reproducteurs. Ces individus sont généralement matures et capables de remplacer rapidement un ou les deux partenaires d'un couple (Newton 1998). En fin de période de reproduction, ces groupes accueillent les jeunes pies de l'année. L'année suivante, ces jeunes pourront à leur tour accéder à la reproduction ou rester dans le groupe si aucun territoire ne se libère.

1.1.5-Mouvement, dispersion

La pie est remarquablement sédentaire et n'est pas connue pour entreprendre des migrations (Birkhead 1991). Des déplacements à longue distance (i.e. plusieurs centaines de kilomètres) sont exceptionnellement notés (cas d'irruption suite à des vagues de froid en URSS et de déplacements au dessus de la Méditerranée Flint and Stewart 1983).

D'après Birkhead (1991), une fois le territoire établi, un couple de pie le réutilise d'année en année, soit en l'occupant en permanence, soit en y revenant au printemps de chaque année. Birkhead (Birkhead et al. 1986) et Buitron (Buitron 1988) mentionnent aussi que d'une année sur l'autre, les distances de dispersion d'adultes reproducteurs sont faibles (95% des pies se déplacent de moins d'un territoire). Eden (Eden, 1987) précise que ce comportement ne change pas pour un même individu au cours du temps. Selon ces mêmes auteurs, la dispersion juvénile en moyenne serait faible (<500m). Toutes ces études ont néanmoins étaient menées localement, ignorant des distances de dispersion potentielles plus larges. Menée à plus large échelle, l'analyse de Paradis et collaborateurs (Paradis et al. 1998) est certainement plus fiable. Sur la base des reprises des pies baguées au Royaume-Uni de 1909 à 1994, ils ont estimé les distances de dispersion moyennes juvéniles et adultes respectivement à 7.9km et 2.1km. Si pour les adultes, celle-ci reste faible, la distance de dispersion juvénile est comparable à celle de la corneille noire ou du pigeon ramier, présents aussi en ville.

En période internuptiale, la pie est capable de déplacements journaliers pour rejoindre un dortoir (*i.e.* un regroupement de quelques individus à plusieurs centaines pour la nuit). Ayant lieu de novembre à mars, de tels regroupements concentrent sur un secteur généralement fixe les populations (jardin, parcs ou autre) et renforcent l'impression de fortes densités.

1.1.6-Démographie

a-Chronologie de la reproduction :

Les étapes clés de la reproduction sont rappelées par la figure 3.

b-Succès à la reproduction :

Les principaux paramètres de reproduction et leurs variations sont rappelés dans le tableau 1. Globalement, la reproduction a été relativement bien étudiée autant en ville qu'en dehors. La comparaison entre ces 2 habitats a cependant ses limites étant donné les échelles de temps variables que la littérature couvre. Les travaux menés dans un contexte urbain datent de la période 1982-2004 (N=11, valeur médiane=1988), et ceux menés en dehors des villes de la période 1972-1999 (N=14, valeur médiane=1984). Cette remarque a son importance dans un contexte d'évolution des paramètres de reproduction de certaines populations nationales. Au Royaume-Uni par exemple, la presque totalité des paramètres de reproduction de la pie montrent une variation importante entre 1966 et 2004 (British Trust for Ornithology 2006b). Nous discuterons des contrastes de reproduction dans la partie II et des causes probables de cette évolution dans la partie III.

c-Survie :

La pie est une espèce à durée de vie moyenne. A partir d'un suivi basé sur 536 adultes bagués, Balmer et Peach (Balmer and Peach 1997) estiment la survie adulte annuelle à 0.70. La survie juvénile (*i.e.* la première année) est estimée à 0.22 (Eden 1985) et la durée de vie moyenne égale à 5 ans (la durée de vie maximale est de 21 ans et 8 mois Clark et al. 2004).

Les estimations de survie et de succès à la reproduction sont deux paramètres clés de la dynamique de populations. Les survies adulte et juvénile sont moins bien connues que les paramètres de reproduction. Dans ce travail, nous apportons des détails sur les variations de survie entre habitats et suivant les pressions de piégeage. Outre la connaissance des mécanismes démographiques en lien avec l'état de conservation actuel de cette espèce, notre objectif est de produire des estimations locales afin de modéliser le devenir de la population suivant différents scénarii de gestion.

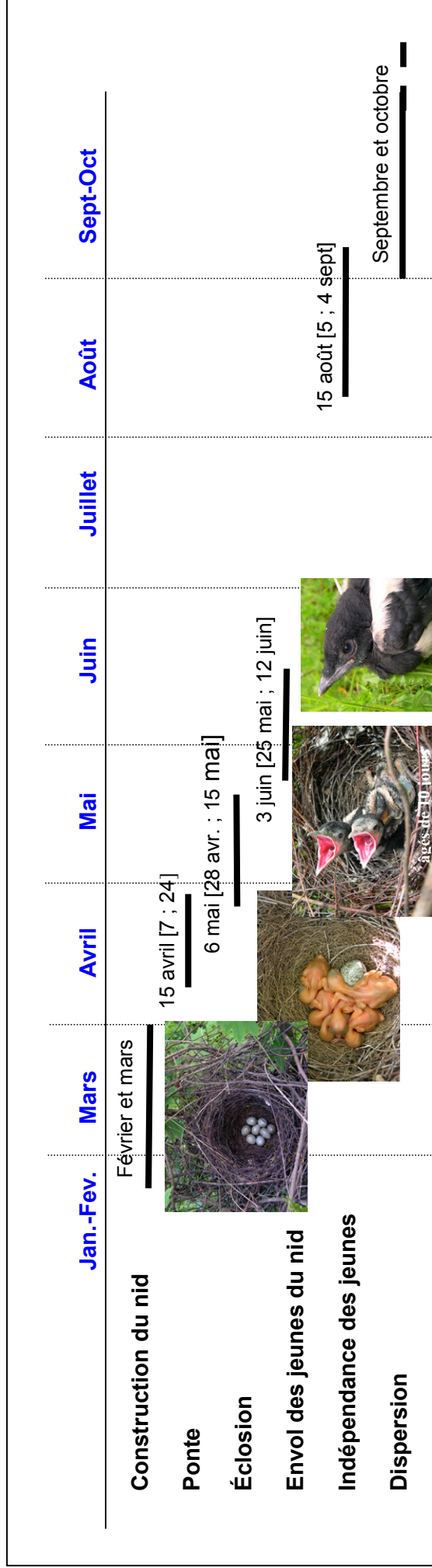


Figure 3 : Chronologie de la reproduction des pies en Europe (les dates moyennes et extrêmes sont mentionnées).

La période de reproduction débute avec la construction du nid (Erpino 1968, Clarkson 1984, Birkhead 1991). Ce dernier est large et voyant, placé haut dans un arbre, généralement au centre du territoire du couple. La ponte a lieu mi-avril (cf figure 3). Aucune seconde ponte n'a jusque là été signalée mais des pontes de remplacement ont lieu (jusqu'à 4 consécutives, Birkhead 1991), et concernent de 17 à 72% des couples ayant échoué à la première ponte (Birkhead 1991). L'incubation varie entre 17 et 24 jours (Tatner 1982, Goodwin 1986, British Trust for Ornithology 2006a), l'élevage des poussins dure entre 26 et 31 jours (Birkhead 1991, British Trust for Ornithology 2006a). L'envol du nid a lieu début juin et les jeunes dépendent encore de leurs parents jusqu'à l'âge de 80 jours (Birkhead 1991). La période de reproduction dure 6 mois, quand les jeunes sont indépendants des soins parentaux. Ces derniers se dispersent vers des groupes d'individus non reproducteurs, à proximité des territoires des parents (~50% des cas, Eden 1989). La maturité sexuelle est atteinte à la fin de la 1^{ère} année. Les partenaires sont en règle générale monogames et fidèles d'une année à l'autre.

Tableau 1 : Comparaison de la biologie de la reproduction entre habitats chez la pie bavarde (synthèse non exhaustive établie d'après Birkhead 1991 et Jersak 2001). La date de ponte est la date moyenne. Le succès des couples est le pourcentage de couples ayant produit au moins un jeune à l'envol. Le succès reproducteur est le nombre moyen de poussins volants par couple.

Références	Date de ponte	Nombre d'œufs	Succès des couples en %	Succès reproducteur (nombre de nids)	Habitat	Pays
Alvarez et Arias de Reyna 1974		6.1			Non urbain	Espagne (Donana)
Arias de Reyna et al. 1984	22 Apr.		39	1.4 (137)	Non urbain	Espagne (Cordoue)
Baeyens 1981a			38	0.9	Non urbain	Pays-bas
Balança 1984b		5.7	40	1.1 (35)	Non urbain	France (région parisienne)
Birkhead	17 Apr.	6.0	57	1.8 (409)	Non urbain	Grande-Bretagne (Sheffield)
Duginov 1989				2.6	Non urbain	Russie (Zeysko-Burenska)
Eguchi 1995			17	0.4	Non urbain	Japon
Hogstedt 1981	24 Apr.	6.2	44	1.3 (32)	Non urbain	Suède (Revinge)
Klejnotowski 1972a			[23-26]	1.4	Non urbain	Pologne (Poznan)
Mack 1999			37	1.1	Non urbain	Allemagne
Moller 1991			32	1.4	Non urbain	Danemark
Redondo 1991			40	1.5 (52)	Non urbain	Espagne
Sachteleben et al. 1992				0.8	Non urbain	Allemagne
Seel 1983	14 Apr.	5.8	64	(405)	Non urbain	Grande-Bretagne (Anglesey)
Vines 1981			42	0.8 (33)	Non urbain	Grande-Bretagne (Bristol)
Grande moyenne	19 Apr.	6.0	39	1.3	Non urbain	

Références	Date de ponte	Nombre d'œufs	Succès des nids en %	Succès reproducteur (nombre de nids)	Habitat	Pays
Cette étude 2006						
Eden 1985a	8 Apr.	5.6	68	2.6 (48)	Urbain	France (Seine-Saint-Denis)
Gast 1984	12 Apr.	5.8	66	1.9 (35)	Urbain	Grande-Bretagne (Sheffield)
Gorski et Kotlarz 1997	15 Apr.		57	1.9	Urbain	Allemagne (Saarbrücken)
Husby 1986				1.3	Urbain	Pologne (Slupsk)
Jerzak 2001	[30 Mar.-6 Apr.]	6.0	50	3.2 (104)	Urbain	Norvège
Kavanagh et Gorski 1991	7 Apr.	5.7	55	1.1	Urbain	Pologne (Zielona Gora)
Kuranov 1984			[51-70]	1.4 (93)	Urbain	Irlande (Dublin)
Mack et Jurgens 1999			44	1.2	Urbain	Russie (Tomsk)
Sachteleben et al. 1992				1.3	Urbain	Allemagne (Ulm)
Tatner 1982b	[8 Apr.-13 Apr.]	5.6	40	1.3	Urbain	Allemagne (Bayeruth)
Grande moyenne	9 Apr.	5.7	54	1.7	Urbain	Grande-Bretagne (Manchester)
Baeyens & koenig 1982	15 Apr.				Non précisé	Pays-bas
Baeyens 1981a		[5.3-6.2]	55	(73)	Non précisé	Pays-bas
Connor 1965	8 Apr.	5.9	68		Non précisé	Grande-Bretagne (Sud-est)
Love et Summers 1973		6.7		2.1 (22)	Non précisé	Ecosse
Moller compers In Jersak		6.5	71	1.4 (35)	Non précisé	Danemark
Redondo compers In Jersak	10 Apr.	6.3	64	2.8 (87)	Non précisé	Espagne (Cordoue)
Slagsvold compers In Jersak	11 Apr.	6.6	82	(127)	Non précisé	Norvège
Sutcliffe compers In Birkhead				2.4 (29)	Non précisé	Grande-Bretagne (Skomer island)
Tatner 1984				2.7	Non précisé	Grande-Bretagne
Valverde 1956	20 Apr.				Non précisé	Espagne
Von Haartman 1969		6.4			Non précisé	Finlande

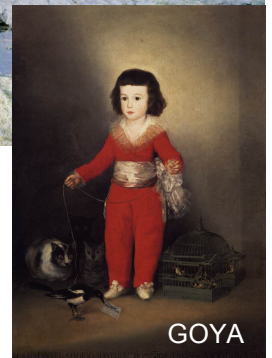
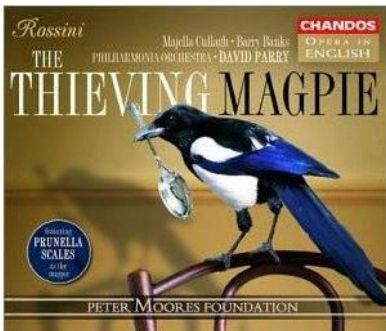
1.2/Perception de l'espèce et statut juridique

1.2.1-Evolution des perceptions sur la pie

Les perceptions humaines vis-à-vis de la nature et de la faune sauvage sont complexes et dynamiques. Elles dépendent du contexte social et culturel humain mais aussi des caractères propres aux espèces. Le volet social n'a pas été étudié précisément dans la thèse mais il est présenté ici comme un prérequis indispensable pour comprendre ce qui motive nos comportements vis-à-vis de cette espèce.

De toute évidence, la pie est une espèce qui ne laisse pas indifférent, étant peu appréciée par rapport à d'autres et

suscitant des avis contrastés (Lemoine and Sauvage 1997). Pourquoi prête t'on tant d'attention à cet animal ? C'est un oiseau vu et remarqué car facilement reconnaissable et au comportement démonstratif. La multitude de noms qu'on lui attribue montre son attractivité, et fait d'elle un oiseau populaire ayant une personnalité propre. Elle est perçue comme un



oiseau rusé comme beaucoup d'autres corvidés (Sax 2005). Sa place dans l'imaginaire collectif en a même fait un objet artistique, en témoignent les œuvres de Claude Monet 'La Pie', de Goya, 'Tintin-Les Bijoux de la Castafiore' de Hergé, 'La Pie Voleuse' de Rossini...

D'un point de vue plus historique, la représentation de cette espèce est liée à l'agriculture et à la chasse. Au 18^e et 19^e siècle, la connaissance en agriculture de l'animal domestiqué

(donc "utile" et principal outil de travail pour l'agriculteur) s'est opposée à celle des prédateurs (les "nuisibles") et à celle de toute espèce pouvant détruire les cultures ou l'élevage (Lambert 1999). Cette dichotomie entre nuisibles et utiles est alors omniprésente et enseignée telle qu'elle dans les sciences naturelles. Elle correspond à une catégorisation des espèces en oiseaux destructeurs, en oiseaux domestiques, et en oiseaux utiles à l'agriculture. Le droit de chasse des 'nuisibles' s'est étendu aux espèces pouvant causer des dégâts au gibier. Ainsi de nombreuses espèces sont jugés indésirables. Chauvet (In Lambert 1999) juge ainsi nuisibles : « la buse, l'épervier, la pie,



le geai qui détruisent les petits oiseaux, et nous devons les détruire »). C'est donc avec le développement de la chasse et de la préservation du gibier, sur une base héritée de la volonté de mieux protéger les cultures, que la pie cessa d'être populaire en Europe, avec une volonté de destruction dans la campagne française, anglaise...

A son tour, comment la perception de la pie en ville s'est-elle construite ? Globalement, la pie n'est pas plus appréciée en ville qu'à la campagne. Si la perception de la pie ne semble pas avoir évoluée entre campagne et ville du 20^e siècle, il semblerait que les problèmes liés à cette espèce aient été pourtant re-formulés. En ville, la pie est de plus en plus présente, et elle est perçue



comme un risque écologique pour la conservation locale des autres oiseaux. D'après Micoud (Micoud 1998), le passage d'un intérêt pour la protection du gibier à celui de la conservation des oiseaux s'est accompagné d'une reformulation des problèmes liés aux espèces autrefois qualifiées de nuisibles. Leur cas aurait été re-problématisé (*i.e.* une redéfinition des termes selon lesquels certains animaux 'posent des problèmes') pour ne plus parler que d'espèces 'proliférantes'. Les dégâts causés par certaines des espèces prédatrices seraient donc liés à la question du surnombre d'animaux. Cependant, une fois ce constat établi, il est difficile de déterminer comment on définit ce 'surnombre' et essayer de quantifier une notion subjective paraît compliqué. Ce n'est donc plus l'espèce qui est nuisible mais ce qui pose problème est le nombre, la masse d'individus (Devulpillieres 2004a). D'autre part, Micoud identifie un second glissement de la notion d'espèce vers celle de 'population'. Il est aujourd'hui admis qu'une espèce en soit n'est pas nuisible mais qu'une population peut l'être. Sans entrer dans les détails, cette évolution serait liée aux connaissances acquises en écologie qui prête une attention aux relations entre le vivant et son milieu. Une population, quelle que soit l'espèce, peut donc devenir proliférante et

poser problèmes suivant le milieu. Ces redéfinitions conduisent à repenser la gestion et on ne parle plus alors de destruction d'espèces mais de régulation de populations. Pour la pie, la considération des dégâts porte autant sur le gibier que sur la faune sauvage en général. La conservation en ville est issue d'une sensibilité à la protection animale et à l'écologie



émergente depuis 30 ans.

En Seine-Saint-Denis, la justification de la régulation passée des populations de pies exprime ces perceptions. D'une manière générale, les citoyens aiment voir et observer la nature à proximité de chez eux, de même qu'ils se sentent concernés par la défense du bien-être animal. Étonnement, ce sentiment ne semble pas déterminer totalement leur comportement vis-à-vis de la faune sauvage (Locker et Decker 1998) et la façon de juger les problèmes posés par certaines espèces. Pour certains visiteurs des parcs et les gestionnaires, le risque écologique induit par cette espèce a été suffisamment fort pour justifier le piégeage passé des pies. Pourtant, aucune évidence sérieuse de l'impact écologique de la pie sur son environnement ne le justifiait. Très certainement, la question du surnombre est la principale motivation de la gestion. Les visiteurs toléreraient moins bien ses fortes abondances et soutiendraient le piégeage, qui est pourtant une méthode brutale de gestion. Il est probable que la pie est d'autant moins acceptée que l'on se situe dans un espace qui est familier⁴ aux visiteurs, dans lequel tout risque doit être éliminé. Si cette attitude négative envers la pie est forte auprès de certains visiteurs, une majorité de promeneurs restent néanmoins indifférents voire intéressés par sa présence. Ceux-là ne se sont pourtant pas exprimés spontanément.

1.2.2-Statut juridique et réglementation du droit de chasse de la pie

La pie appartient aux espèces classées dans la liste des 'nuisibles' (au sens juridique du terme). Les 'nuisibles' dont il est question ici sont des animaux chassables pour lesquels il est prévu des moyens et une période supplémentaires de régulation.

Qui fixe la liste des animaux nuisibles ? (Boutinot 2001). Le ministre en charge de l'environnement définit une liste nationale d'animaux susceptibles d'être classés nuisibles dans les départements (depuis l'arrêté du 30 sept. 1988). Cette liste est fixe depuis 1988. Chaque année après la consultation du Conseil Départemental de la Chasse et de la Faune Sauvage (CDCFS), le préfet de chaque département choisit dans cette liste les espèces qu'il classe 'nuisible' dans toute ou partie du département pour l'un des motifs suivants :

- (1) Dans l'intérêt de la santé et de la sécurité publique,
- (2) Pour prévenir les dommages importants aux activités agricoles, forestières et aquacoles,

⁴ Le rejet des risques ou des problèmes associés à la présence de certaines espèces proches des lieux de vie des citoyens est récurrent (syndrome 'not-in-my-backyard' décrit par Loker & Decker 1998).

(3) Pour la protection de la flore et de la faune.

La pie fait ainsi partie des 18 espèces classées déclarées 'nuisibles' en France (12 mammifères et 6 oiseaux). Plusieurs types textes réglementent la régulation (une réglementation européenne, arrêtés ministériels et code rural Rassemblement Des Opposants À La Chasse 2000). La régulation de la pie se fait par piégeage principalement (mais a aussi recours au tir) et ces moyens font l'objet d'une réglementation précise. La période de régulation a lieu dans le prolongement de la période de chasse (de février à septembre), dans certains cas, la régulation peut se faire toute l'année. Si nous nous sommes focalisés sur le piégeage dans cette thèse pour des raisons que nous exposerons plus loin, la pie est aussi une espèce chassée en France suivant la réglementation en cours.

Chap2-Données et méthodes générales d'étude

2.1/Echelles d'études

2.1.1/Dimension spatiale

Notre objectif est de comprendre les liens entre l'habitat (structure, composition de la végétation et compétiteurs), le piégeage et l'abondance de pies. Ces relations peuvent s'exprimer à différents niveaux d'organisation spatiale (niveau local et plus global) ce qui complique l'analyse de telles relations (*e.g.* entre l'habitat et l'abondance de pies). La théorie de la hiérarchie est fréquemment utilisée pour simplifier l'analyse (*e.g.* Holling 1992). Dans ce cas, celle-ci est conduite à plusieurs niveaux hiérarchisés les uns aux autres ; chaque niveau représentant une échelle spatiale à laquelle les facteurs de l'habitat et l'abondance de pies sont susceptibles d'interagir le plus fortement entre eux comparés à d'autres niveaux spatiaux. En règle générale, les facteurs de l'échelle la plus large (le plus haut niveau) contraignent ceux de l'échelle la plus fine (le plus bas niveau). Cela signifie par exemple que si la présence d'une pie à l'échelle la plus fine (*e.g.* un jardin) dépend de l'habitat décrit à cette échelle, sa présence dépend en premier lieu de l'existence de conditions favorables existantes à l'échelle supérieure (*e.g.* la commune d'origine). Cette dépendance multi-échelles aux facteurs de l'environnement impliquent que la sélection des caractères de l'environnement, par un individu dans le but d'établir son domaine vital, doit être vue comme un processus de décision hiérarchique qui commence à l'échelle la plus large (*e.g.* un pays, un continent) et se termine aux caractères locaux de l'habitat (Hostetler 2001). Cette approche multi-échelle est donc utile pour détailler le processus de sélection de l'habitat par un individu.

La présence, l'abondance des pies et leurs variations, ont été analysées à 3 niveaux de résolutions spatiales, où sont décrits les caractères de l'environnement (tableau 2). Ces niveaux sont les échelles du paysage, des espaces verts (échelle du patch) et du domaine vital d'une pie (ou du territoire). Nous expliquons la distribution et la dynamique des pies à ces 3 échelles par les caractères de l'environnement (Hostetler and Holling 2000).

E1-La première échelle est celle du paysage (la plus large). A cette échelle spatiale, notre définition du paysage se rapporte à l'habitat prédominant et au degré d'urbanisation d'un carré d'échantillonnage de $2 \times 2 \text{ km}^2$ (*i.e.* un carré du Suivi Temporel des Oiseaux Communs-STOC / voir définitions de l'urbanisation § 2.3.1 et de l'habitat § 2.3.2). Nous faisons l'hypothèse que c'est à ce niveau qu'un individu, une pie, sélectionne en premier son environnement. A cette échelle, les déplacements d'individus sur ces distances

(2x2km) sont largement envisageables (Birkhead, 1991). Nous cherchons dans quelle mesure un patron particulier d'habitat et d'urbanisation, définissant un paysage unique, affecte le choix de l'individu de s'y établir et donc indirectement la présence et l'abondance de la pie.

E2-La deuxième échelle est celle de l'espace vert, c'est-à-dire un patch dans un paysage urbain. Etant donnée la configuration habituelle des espaces verts en ville, ceux-là sont assimilés à des patches isolés par une matrice urbaine. A cette échelle, l'espace vert est décrit en terme d'habitat, de matrice environnante et de position spatiale (voir définitions de ces termes partie II et III). La surface moyenne des espaces verts échantillonnés est de 30ha (de 0.4 à 450ha, § 2.2.2). L'analyse à cette échelle a été faite par Aurélie Lissignol-Husté dans le cadre de sa thèse (2005)⁵ et a fait l'objet d'une collaboration. Pour des raisons pratiques, il ne nous a pas été possible d'étudier les distributions de pies dans la matrice ce qui explique le choix des espaces verts. Mais certains travaux montrent cependant l'importance de ces espaces dans la dynamique de colonisation et dans le maintien des populations d'oiseaux en ville (Fernandez-Juricic 2001, Vuorisalo et al. 2003). Les abondances de pies y sont généralement importantes et représentent la grande part des effectifs (Fernandez-Juricic 2001). Leurs caractéristiques sont donc susceptibles d'influencer l'abondance des pies et la dynamique de colonisation des villes par les pies. Nous faisons l'hypothèse qu'une pie, après avoir fait le choix d'un paysage (E1), va établir son domaine vital dans un certain type d'espaces verts décrit par des conditions mesurées à cette échelle (E2).

E3-La troisième échelle est l'échelle du territoire (la plus fine ici) et elle couvre en général le domaine vital d'une pie, c'est-à-dire l'espace où l'individu est le plus souvent présent (2ha en moyenne dans les parcs, Birkhead 1991). Nous supposons que la part des éléments de l'habitat, son entretien et la part utilisée d'aliments apportée par l'homme influencent la localisation des pies et la taille de leur domaine vital. A cette échelle, c'est cette relation que nous étudions. Nous supposons que le choix des ressources utilisées dans le domaine vital est hiérarchisé à ceux faits aux échelles E1 et E2.

⁵ Thèse soutenue en 2005 intitulée 'Etude des processus écologiques responsables de la répartition et de la dynamique de la biodiversité en milieu urbain'.

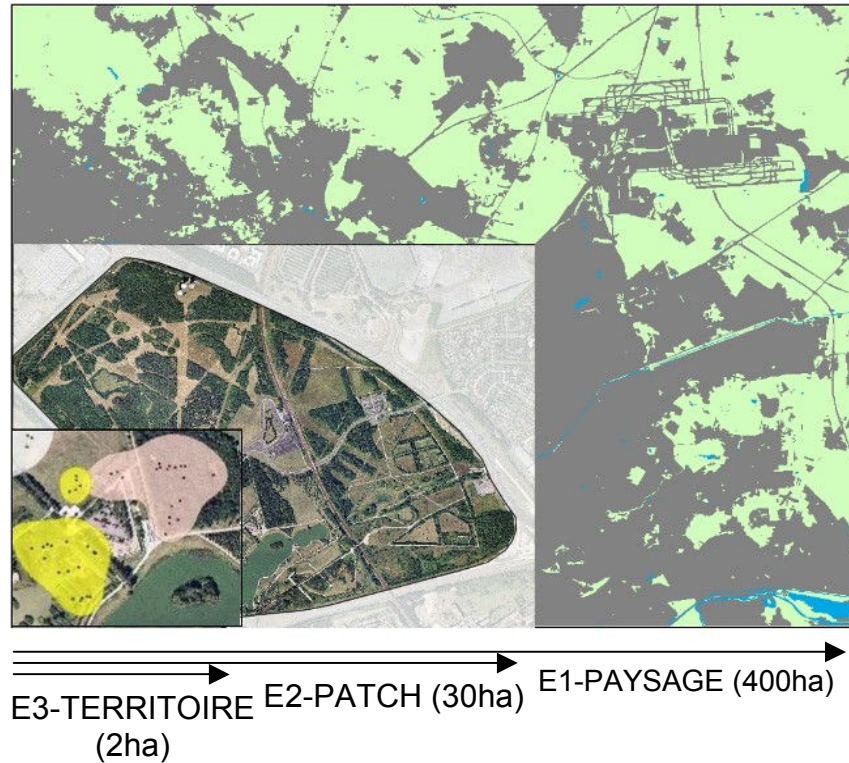


Figure 4 : Emboîtement des échelles spatiales d'observation : à l'échelle du territoire, ici 2 domaines vitaux ont été pris pour exemple (formes jaune et rose, la localisation des pies est donnée par les points). Ces surfaces sont incluses dans un espace vert qui définit l'échelle du patch. A cette échelle, le nombre de couples, de non reproducteurs, de jeunes, définiront une population et son abondance. Ce même patch est lui-même inclus dans un paysage, comprenant des surfaces naturelles, urbaines, agricole...et dans lesquelles se répartissent les pies.

Echelles	Sites d'échantillonnage		Variables biologiques	Facteurs de l'environnement	
	Etendue	Répartition		Habitat	Gestion
E1- Paysage	400ha	en France	Abondance Occupation	Habitat Compétiteur/ Prédateur	Piégeage
E2-Patch	30ha	en Seine-Saint-Denis	Abondance Occupation Age ratio	Habitat Disposition	Piégeage
E3-Local	2ha	Dans les parcs urbains et en France	Surface des territoires	Habitat Aliments	Entretien de la végétation

Tableau 2 : Analyses multi-échelles : à quelles échelles, où et quoi mesurer ? Les sites pour chaque niveau sont présentés dans la partie 2.2/. Les variables biologiques et les facteurs de l'environnement sont définis dans les parties suivantes.

Remarques :

-Les analyses multi-échelles font référence aux termes 'échelle' et 'niveau'. Si ces 2 termes sont souvent employés l'un pour l'autre, leur signification est différente (King 2005). 'Echelle' fait référence aux dimensions spatiale et temporelle d'un objet ou d'un événement, à sa taille ou à sa durée. L'échelle implique une mesure. 'Niveau' fait référence à un niveau d'organisation dans un système hiérarchisé, et le niveau d'organisation fait référence à un ordre classant les différents éléments du système entre eux.

-L'échelle d'observation ne doit pas être confondue avec l'espace dans lequel sont distribués les points d'échantillonnage (que nous nommons la localisation). L'échelle de résolution d'une observation est en effet indépendante de cet espace de distribution des sites échantillonnés. Dans le cas de la pie, sa présence et son abondance sont décrites à l'échelle du paysage (4km²) à partir de sites répartis sur l'ensemble de la France (550000km²). Nous distinguerons donc l'échelle d'observation de la localisation des sites échantillonnés.

-Au delà de l'échelle du paysage, des niveaux supérieurs auraient pu être envisagés (e.g. la région, la zone biogéographique). Pour des raisons liées au comportement des pies et pour une cohérence avec les échelles de gestion habituelles, nous pensons que les 3 échelles décrites sont les plus importantes afin de comprendre mais aussi afin d'appliquer les résultats de la recherche à la gestion. Un ajout a cependant été fait par la suite. Nous considérons en plus l'échelle du département (~6000km²) pour des raisons liées à la gestion. C'est à cette échelle qu'est prise la décision et qu'est mené le contrôle des espèces classées nuisibles. Détailler les conséquences de décisions prises à l'échelle d'un département sur l'état de conservation de populations supposées poser problèmes permet d'une part de montrer la réponse d'une espèce à des efforts globaux de limitation et d'évaluer l'efficacité des méthodes employées.

2.1.2/Dimension temporelle

La dimension temporelle en écologie est tout aussi importante que l'aspect spatial eu égard des objectifs. Par exemple, la connaissance de processus d'évolution des populations à moyen et long termes demande la mise en place de suivi sur 5-10 ans minimum. L'estimation ponctuelle de paramètres démographiques tel que la fécondité ou la survie demande des pas de temps minimum de 2-3 ans afin de tenir compte des variations interannuelles de ces paramètres. Globalement, ce travail se base sur des données récoltées entre 1989 et 2005 mais la grande majorité des données concerne la période 2001-2005. Les données récoltées spécifiques à la thèse concerne la période 2003-2005. La combinaison de ces durées de suivis a permis de connaître l'évolution des populations et dans certains cas les paramètres de population.

2.1.3/Niveaux biologiques

Une des questions centrales de cette thèse est la réponse des oiseaux à l'arrivée rapide des pies en ville (Partie.IV). Les conséquences de cette colonisation ont été envisagées à deux niveaux biologiques : les populations et les communautés d'espèces. Pourquoi ? Étudier seulement les communautés d'espèces susceptibles d'être affectées par la prédation est une approche descriptive importante mais limitée pour expliquer les causes et les mécanismes d'évolution des espèces. A l'inverse, montrer les effets de la prédation sur la reproduction des oiseaux proies ne permet pas de prédire la disparition locale d'une espèce et l'évolution d'une communauté.

L'approche qui combine populations et communauté est donc plus adaptée pour évaluer les effets de la prédation sur la reproduction et ses conséquences sur le devenir des

espèces. Cette approche doit améliorer la connaissance théorique des relations proies/prédateurs et évaluer l'impact de la pie sur l'état de conservation des espèces d'oiseaux. Cette question a été abordée à l'échelle des espaces verts de Seine-Saint-Denis (SSD), à partir de méthodes expérimentales détaillées dans la partie IV. de 2001 à 2005 (en collaboration avec Aurélie Lissignol-Husté).

2.2/Échantillonnages des populations d'oiseaux

Pour ce travail de thèse, nous avons bénéficié de l'appui de plusieurs réseaux. Existant ou non au début du programme, ces réseaux sont à l'origine des données sur les dynamiques des populations de pies et de celles des autres oiseaux communs. Egalement, nous nous appuyons sur deux suivis de l'habitat et du paysage couvrant pour l'un la Seine-Saint-Denis (SSD) et l'autre la France entière.

Certains de ces réseaux ont été mobilisés spécifiquement pour ce travail. Le tableau 3 montre le nombre et la diversité des observateurs (naturalistes, piégeurs, scientifiques, usagers des parcs urbains, gestionnaires), et révèle l'attention portée à cette espèce et aux questions que posent l'évolution de ses populations. La qualité et la quantité des données récoltées montre l'intérêt de mutualiser les efforts de suivi, en associant, dans un projet commun de connaissance, des observateurs dont les pratiques sur la nature diffèrent. Un tel partenariat doit aboutir à une meilleure efficacité des programmes de suivis de la biodiversité en se basant sur une vision partagée de l'évolution de la nature. Parfois, l'association de ces différents observateurs permet aussi un partage des savoirs et des pratiques de chacun, et une meilleure compréhension des perceptions de la nature par ces différents acteurs.

Réseaux et échelle d'action	Répartition LOCALE	Répartition NATIONALE
Particuliers	23 (580) suivi 'BAGUE'	
associations naturalistes	12 (2770) suivi 'BAGUE' suivi 'POPULATION'	>100 (9260) suivi 'STOC'
Scientifiques (Muséum)	26 (6462) suivi 'BAGUE' suivi 'POPULATION' suivi 'COUPLE'	
Piégeurs		94 (2583) suivi 'PIEGEURS'

Tableau 3 : Nombre d'observateurs par réseau pour la collecte des données 'Oiseaux' et somme des données récoltées entre () (1 donnée = un oiseau capturé, entendu, un nid...). Les suivis sont présentés dans les § suivants.

2.2.1-Suivis en France

Nous avons eu recours à 2 suivis nationaux 'oiseaux' ; le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC), et un suivi spécifique des pies par capture (PIEGEURS).

a-Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC)

Objectif général :

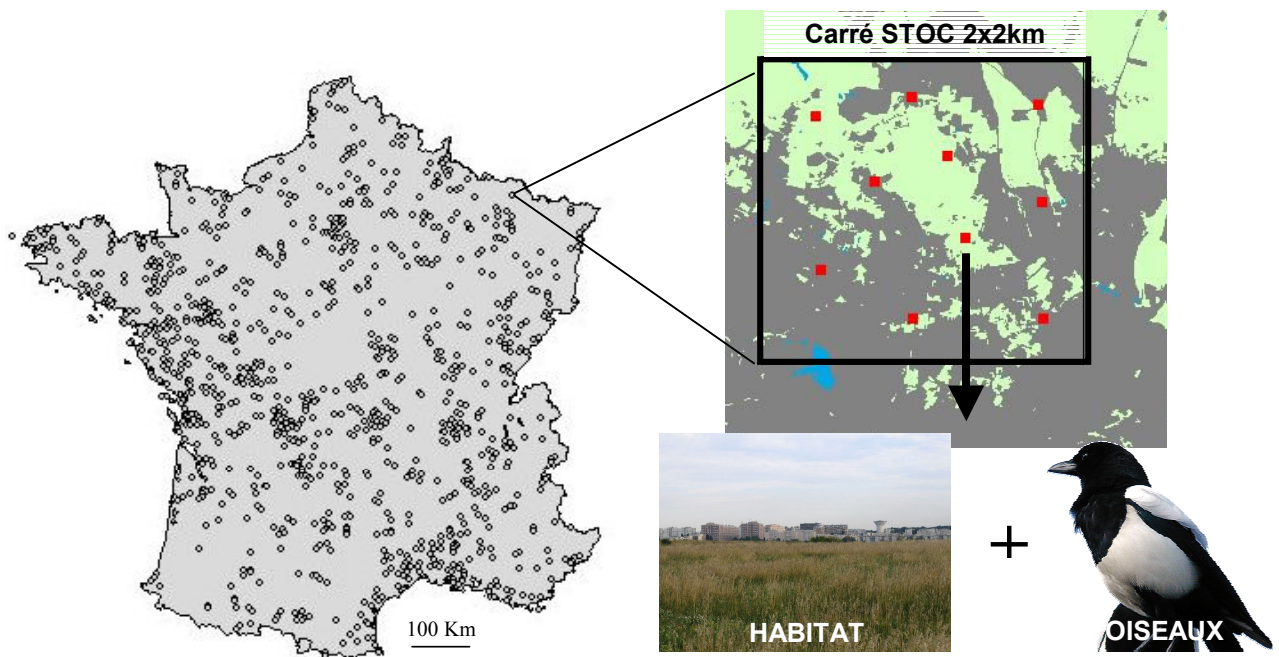
-Il a pour but premier le suivi des variations temporelles et spatiales des populations. Cet observatoire a aussi pour objectif d'étudier le fonctionnement des populations et d'évaluer les interactions sociétés/nature (Julliard et al. 2003b).

Le STOC point d'écoute est un programme de suivi des oiseaux nicheurs en France créé en 1989, suivant une méthode inspirée du suivi en Grande-Bretagne (BTO.org/BBS). L'échantillonnage fait appel à des volontaires compétents qui comptent, d'une façon standardisée, toutes les espèces d'oiseaux et leur abondance aux mêmes sites sur plusieurs années (Julliard and Jiguet 2002). Au cours de la même matinée chaque année, l'observateur note les oiseaux vus et entendus sur 10 points, distants au moins de 300 mètres, pendant 5min. Chaque point est visité 2 fois au printemps (d'avril à mi-juin). Pour être valide, un même observateur doit retourner à une semaine près au

même point chaque année et à la même heure (1-4 h après le lever du soleil). Pour un point donné, le maximum des 2 visites est retenu.

Avant 2001, la distribution des observateurs en France était mal répartie entre régions et entre habitats (Julliard et al. 2003a) de sorte que l'échantillonnage ne pouvait pas être représentatif de la France dans son ensemble. A cause de cela, les résultats de la période 1989-2000 doivent être considérés avec prudence. Au total, 151 routes (de 10 points) furent suivies en moyenne 6.2 ans de 1989 à 2000.

Après 2000, la couverture du STOC fut étendue à la France entière. Les 10 points sont alors distribués régulièrement dans un carré permanent de 2x2km² choisi au hasard. Cette sélection permet un suivi dans plusieurs types d'habitats (agricole, forestier, suburbain et urbain). Ainsi un total de 827 carrés ont été visités en moyenne 2.6 ans entre 2001 et 2005.



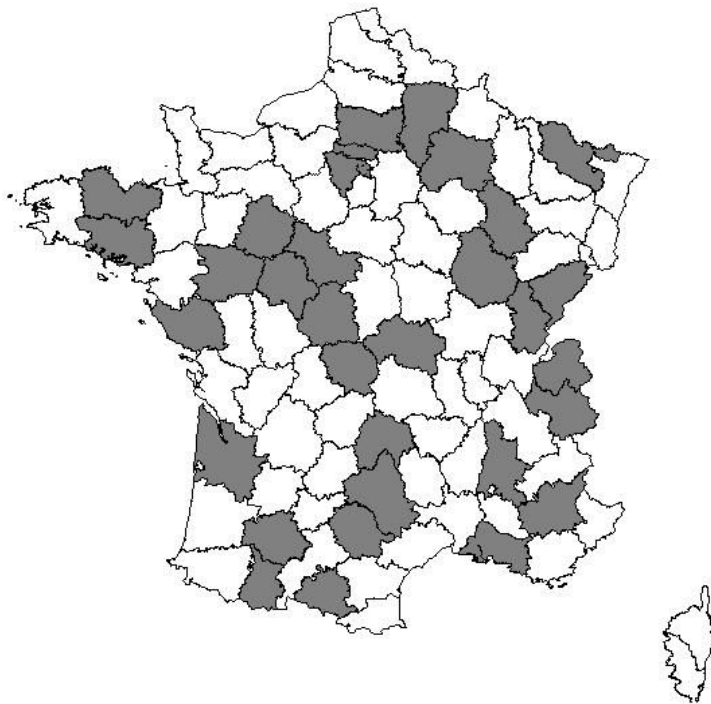
b-Suivi des pies par capture (PIEGEURS)

Objectif général :

-Comprendre les causes et les mécanismes d'évolution des populations de pies.

Les variations d'effectifs de pies doivent être associées aux processus démographiques comme la survie, la fécondité et la dispersion. Dans le but d'estimer un indice de la survie, la mise en place d'un suivi spécifique des pies en France n'était pas faisable à l'échelle d'une thèse. L'alternative a été de bénéficier de la participation des piégeurs, déjà organisés en réseaux départementaux.

Ce suivi s'est basé sur l'activité habituelle de contrôle des pies sans qu'il ait demandé d'effort de piégeage supplémentaire. Pour nous, le choix des piégeurs représente un compromis entre la nature et la précision des données envoyées par les piégeurs et leur force d'échantillonnage. Ce rapport a été largement positif en raison du nombre de participants mais aussi de la qualité et de l'assiduité dans le renvoi des données. Pour le



Carte 3 : En gris sont mentionnés les 34 départements ayant participé à l'enquête pie en 2003 et 2004. L'échantillonnage a été possible grâce à la mobilisation des piégeurs les plus motivés par le programme 'pie'.

réseau des piégeurs en France et ses gestionnaires (Fédération Départementale des Chasseurs, Direction Départementale de l'Agriculture et des Forêts), le bénéfice était une connaissance locale et nationale de l'état de santé des populations. Cette expérience

confirme l'intérêt d'associer des suivis de plusieurs nature et d'impliquer les piégeurs dans une activité d'évaluation de l'état de conservation des populations d'oiseaux.

L'échantillonnage fait donc appel aux piégeurs les plus motivés par le programme 'pie' (même si tous les départements n'ont pas été suivis). Concrètement, la capture des pies par les piégeurs se fait suivant plusieurs techniques. La plus efficace et la plus employée est la cage-trappe avec appelant. Un appelant est une pie captive placée au centre de la cage (Photo 1), qui a pour fonction d'attirer chacun des partenaires du couple du territoire sur lequel est disposée la cage. Ce mode de capture sélectionne donc les reproducteurs. Sans cet appelant, les captures sont rares. Cette technique est efficace de mars à juillet car les couples défendent leur territoire seulement pendant la reproduction (Birkhead 1991).

*Comment avons-nous procédé ? La pie en France est largement piégée (>179000 pies, ROC, 2000) et dans un grand nombre d'habitats. Une première enquête 'Pie' était lancée en 2003 afin de connaître la structure d'âge de ces populations soumises au prélèvement et ses variations entre habitats. En 2004, l'enquête fut reconduite avec une demande d'informations supplémentaires sur l'effort de piégeage et l'habitat.

*Quel âge ont les pies piégées ? En fin de saison de capture (août), les piégeurs nous ont renvoyé l'aile droite de chaque pie piégée. A partir du patrons de recouvrement du blanc sur les rémiges (les plus grandes plumes de l'aile, figure 6), il est possible de distinguer les immatures (fin de la 1^{ère} année) des adultes (dans leur 2^{ème} année et plus). De juin à août, les immatures sont en mue, prenant alors le plumage d'adulte. La distinction entre les adultes et les immatures est donc possible jusqu'à la fin de l'été. Egalement, l'usure prononcée des plumes des immatures pendant la mue est un critère de distinction avec les adultes (Svensson 1992). Les jeunes nés dans l'année sont reconnaissables suivant les mêmes critères de recouvrement du blanc sur les rémiges.



Photo 1 : Capture de 2 pies à l'aide d'une cage-trappe (la pie du centre est un appelant). Ces pièges sont les plus communément utilisés par les piégeurs de mars à juillet en France.

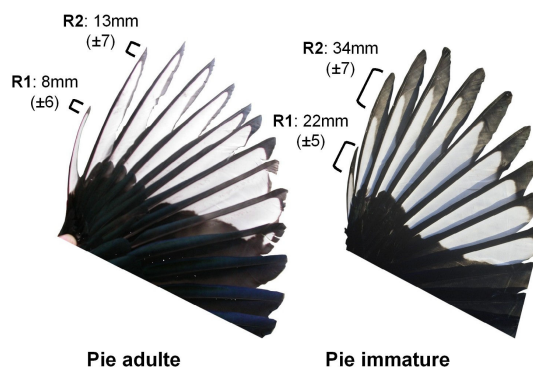


Figure 6 : Patrons de recouvrement du blanc sur les rémiges primaires de l'aile droite d'une pie adulte et d'une pie immature. Sont mentionnées les mesures moyennes (\pm sd) prises sur les 2 premières rémiges R1 et R2 et par classe d'âge (n=347 adultes et 437 immatures piégés en 2003).

2.2.2-Suivis locaux

Trois suivis ont été menés en Seine-Saint-Denis (SSD) : le premier a permis d'étudier la reproduction des oiseaux communs (suivi 'POPULATION'), le second a permis d'étudier celle des pies (suivi 'COUPLE'), et le troisième (suivi 'BAGUE') a permis d'estimer les effectifs de pies et de comprendre l'utilisation des ressources par les couples. Un 4^e suivi (suivi COMMUNAUTE), a été développé par Lissignol-Husté dans le cadre de sa thèse (2005) et a fait l'objet d'une collaboration sur les relations proie-prédateurs.

a- Suivis de la reproduction

-Suivi de la reproduction des oiseaux communs (POPULATION)

Objectif :

-Estimer le succès reproducteur des oiseaux communs.

Le suivi de la reproduction des oiseaux communs rentre dans le cadre de l'évaluation de l'impact de la pie sur les populations d'oiseaux et dans l'étude de leur fonctionnement en milieu urbain (protocole détaillé dans la partie IV, 1.1/). Le succès reproducteur des passereaux a été estimé de 2003 à 2005 et celui des oiseaux d'eau en 2005. L'ensemble du suivi eut lieu à l'échelle de 4 parcs urbains de SSD (Seine-Saint-

Denis) et de 11 sites répartis dans des espaces plus naturels de la région parisienne afin d'effectuer une comparaison entre habitats (voir carte 5).

-Suivi de la reproduction des pies (COUPLE)

Objectifs :

-Connaitre la distribution et les densités de couples nicheurs dans les espaces verts.

-Estimer les paramètres de reproduction et leur variabilité.

Ces résultats doivent permettre de prédire le devenir de la population dans les parcs urbains suivant différents scénarii de gestion. Le suivi de la reproduction des pies a été mené exclusivement dans les espaces verts de SSD en 2003 et 2004, de février à fin juin (aucun suivi n'a été mené en milieu rural car la reproduction y est bien connue à travers la littérature).

Dans un premier temps, le suivi permis la cartographie des nids grâce à un suivi extensif des reproducteurs. Dans un second temps, un suivi des nids dans ces mêmes parcs a permis l'estimation précise du succès des couples et une évaluation de la condition corporelle des poussins (protocole détaillé dans les parties II/ 2.2).

b- Suivi des pies baguées (BAGUE)

Objectifs :

-Estimer les effectifs par Marquage-Recapture

-Comprendre l'utilisation des ressources (habitats et alimentaires) en reproduction.

Capture et marquage des pies : au total 336 adultes ont été capturés à l'aide de 'cage-trappe' dans les 6 sites d'étude en milieu urbain (voir § suivant). Chaque pie est équipée d'une bague acier numérotée du Muséum national d'histoire naturelle et d'une combinaison unique de 3 bagues couleurs permettant une identification à distance. Par ailleurs, 152 juvéniles ont été bagués de même (129 poussins et 23 volants). Les poussins sont bagués au nid entre le 14^e et le 20^e jour.

Détermination de l'âge et du sexe : dans la mesure du possible chaque oiseau est âgé suivant les critères du recouvrement du blanc sur l'aile et sexé à partir du développement de caractères sexuels secondaires en reproduction (plaque incubatrice pour les femelles et protubérance cloacale pour les mâles). Hors reproduction, nous nous sommes appuyés sur les mesures de l'aile pliée, de la tête, de la masse et du tarse droit qui sont

plus grandes chez les mâles. Toutes ces mesures ont été faites par deux bagueurs seulement.

Suivi visuel : il s'est concentré sur la période de reproduction (mars-juillet) mais un suivi extensif a été mené toute l'année (au moins une visite par site chaque mois), soit 1925 contrôles de pies au total.

c- Suivi de la communauté d'oiseaux de Seine-Saint-Denis (COMMUNAUTE, collaboration avec Aurélie Lissignol-Husté)

Objectifs :

- Estimer les variations de richesse spécifique et de densité de pies dans les espaces verts de SSD.
- Étudier les changements de composition d'espèces en lien avec les variations d'effectifs de pies.

Ce suivi a été mis en place par Aurélie Lissignol-Husté pour sa thèse (2005) et a fait l'objet d'une collaboration. Les communautés d'oiseaux nicheurs en SSD ont été observés 3 années de 2001 à 2003. Chaque année, les sites (carte 5) ont été visités 2 fois au printemps (*i.e.* pendant la reproduction). Le suivi fait appel à des Indices Ponctuels d'Abondance-IPA (Blondel et al. 1970), modifiés pour prendre en compte une variation des probabilités de détection des espèces. En effet, chaque année, 2 sessions de 5 points d'écoute de 10 minutes chacun ont été menés entre 1-3h après le lever du soleil et avec de bonnes conditions météorologiques. Chaque observateur note les oiseaux vus et entendus sans limites de distance. Dans chaque site, les points d'écoute sont distribués de façon régulière et sont maintenus fixes chaque année. Comme l'abondance est rapportée à un point d'écoute, elle équivaut à une densité. Les relevés ont été faits par des ornithologues expérimentés de la Ligue pour la Protection des Oiseaux (LPO) suivant ce protocole.

Pour chaque année, les données des 2 passages ont été ensuite groupées par point d'écoute. Ceci nous permet de constituer pour chaque site 5 listes cumulatives d'espèces dites 'détectées' au cours des 5 occasions de détections. Pour ce travail, seules les espèces d'oiseaux nicheurs réguliers en SSD (Lemaréchal and Lesaffre 2000) sont gardées. Les espèces d'oiseaux d'eau ont été exclues (*e.g.* le canard colvert, la foulque macroule).

d- Sites d'étude des suivis locaux

Les suivis locaux ont tous été menés en région Ile-de-France mais principalement en SSD. Ce département borde le nord-est de la région parisienne et touche Paris. Sa superficie est de 236km² et la densité moyenne d'habitants est de 5855hab/km² ([INSEE,

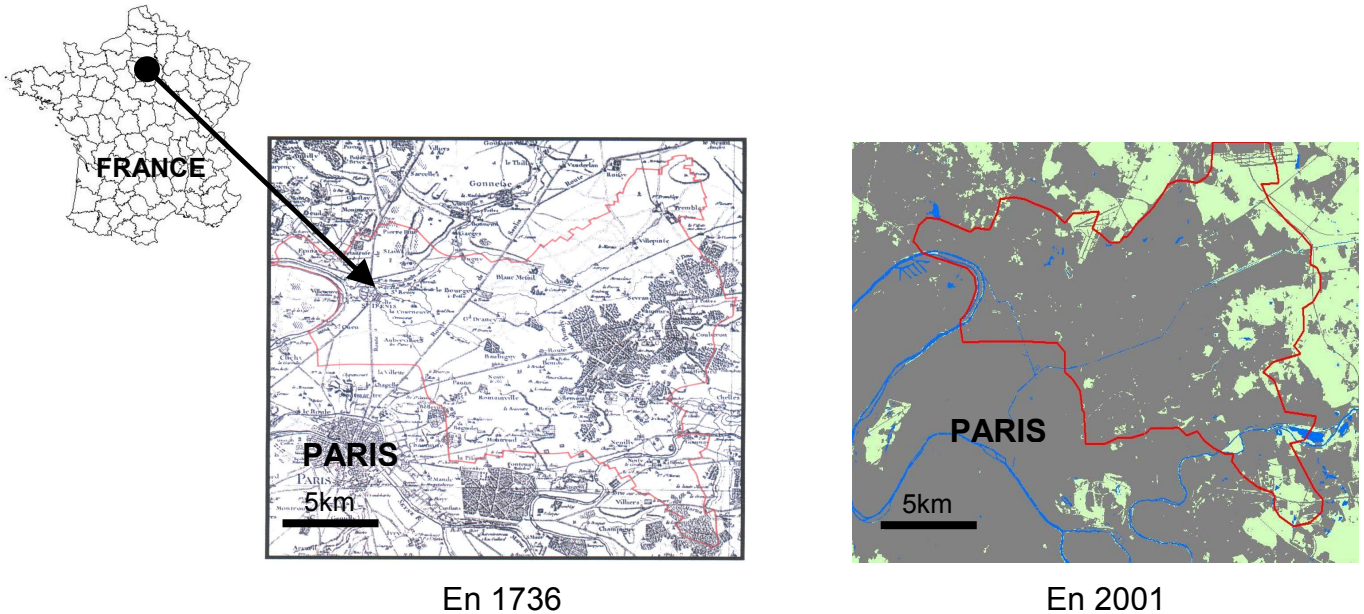


Figure 7 : Développement urbain en Seine-Saint-Denis (en rouge ; les limites du département, en gris ; l'urbain, en blanc ou vert ; le non-urbain, d'après Lissignol-Husté 2005 et IAURIF 2001).

1999). Cette densité reste inférieure à celle de Paris (20164hab/km², INSEE, 1999) mais elle confirme le caractère urbanisé du département. Les espaces verts représentent 6% de la superficie totale (Institut D'aménagement Et D'urbanisme De La Région Ile-De-France 2001).

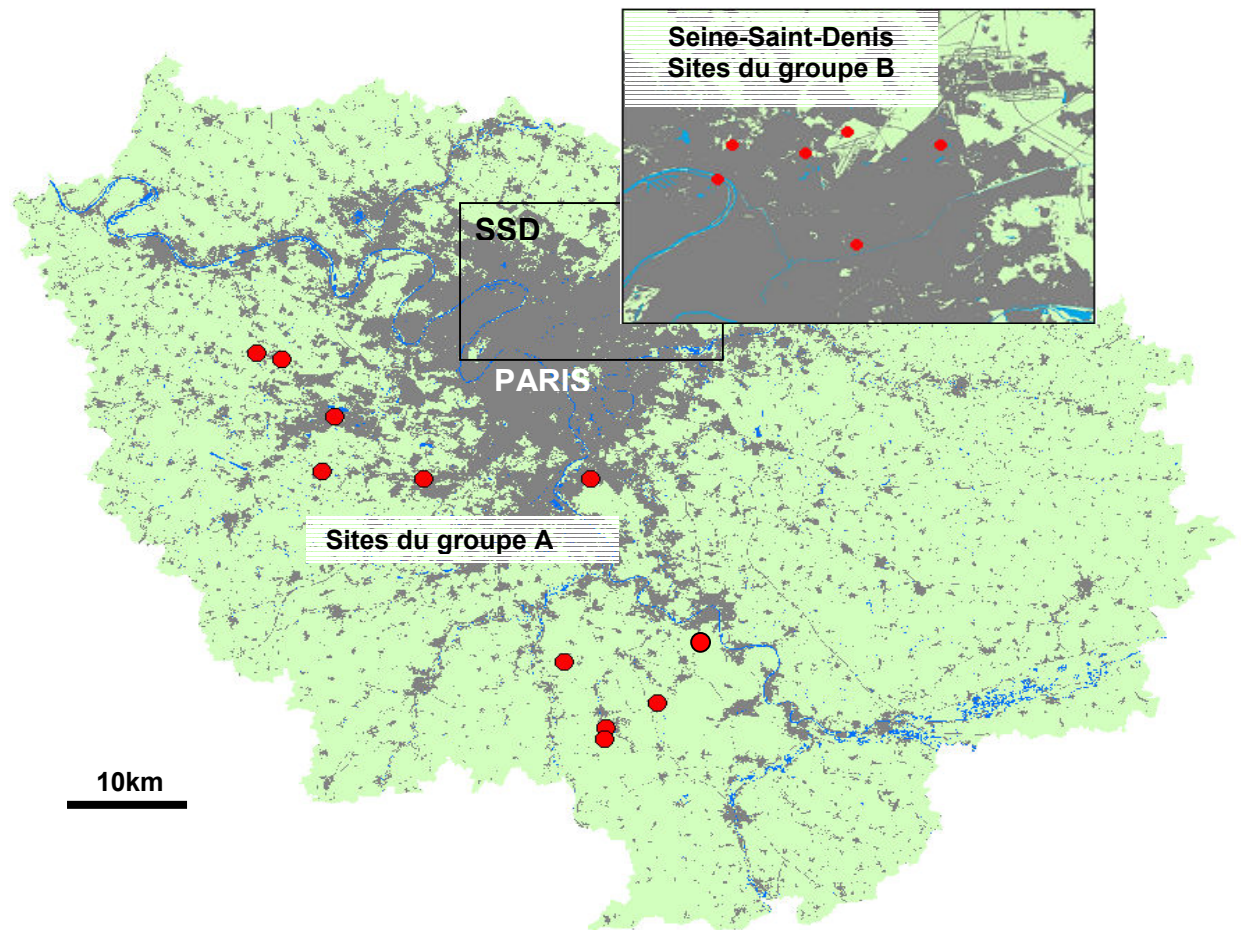
Jusqu'à la fin du 18^e siècle, la SSD est un paysage agricole, avec quelques parcelles forestières dans l'est. A la fin du 19^e, l'extension de Paris avait commencé et toute la bordure située la plus à l'ouest de la région étudiée était déjà urbanisée. Enfin, c'est au cours du 21^e siècle que le Département devient entièrement urbanisé. Les anciens espaces forestiers ont en partie disparu ou ont été réduits en surface par l'expansion urbaine. Aujourd'hui, les principaux espaces de nature de ce département sont les parcs urbains (communaux ou départementaux), les aéroports du Bourget et de Roissy-Charles de Gaulle, les jardins privés et les allées plantées. L'expansion urbaine à cette échelle montre une progression de Paris vers la banlieue, dont la conséquence est l'établissement d'un gradient urbain (Lissignol-Husté 2005).

*Sites du suivi 'BAGUE', 'POPULATION' et 'COUPLE' :

Le suivi des pies baguées et le suivi de la reproduction ont été menés en région parisienne dans des milieux urbains et/ou plus naturels. Globalement, 17 sites d'étude ont été choisis distants en moyenne de 24.2km de Paris (carte 4). Ces sites se distribuent en 2 groupes suivant leur densité de pies :

-Groupe (A) : il rassemble 11 sites des habitats agricoles et semi-naturels, à faible densité de pies. Ce sont des milieux à végétation buissonnante, arbustive, parfois humide.

-Groupe (B) : il inclut 6 sites urbains de Seine-Saint-Denis (Parcs de La bergère 25ha, de La Courneuve 448ha, de l'île-Saint-Denis 23ha, du Sausset 203ha et de Villetaneuse 10ha, et le secteur nord-ouest de l'aéroport du Bourget 340ha) où les densités moyennes de pies sont de 1.3 adultes/ha (Lpo 2001). Si ces densités sont exceptionnellement fortes (Birkhead 1991, Jerzak 2001), elles sont typiques des parcs urbains entourant Paris (Chiron, *pers obs*). Ce sont des milieux de pelouses entretenues, prairies, parsemées d'arbres isolés ou de bois avec une couverture arbustive permettant la nidification des passereaux. Ces sites sont entourés d'une matrice urbaine densément peuplée (5855 habitants.km⁻² en 1999, <http://www.insee.fr>). Leur surface est comprise entre 12.5ha et 450ha. Naturellement, ces 6 sites représentent une faible part des 80 îlots de 'nature' potentiels (en parcs, friches et autres zones végétalisées) où peut nicher la pie en Seine-Saint-Denis (et sans compter les jardins privés et les allées plantées). Mais s'ils représentent simplement 8% du total des espaces verts, leur surface n'est pas négligeable (50% de la surface totale).

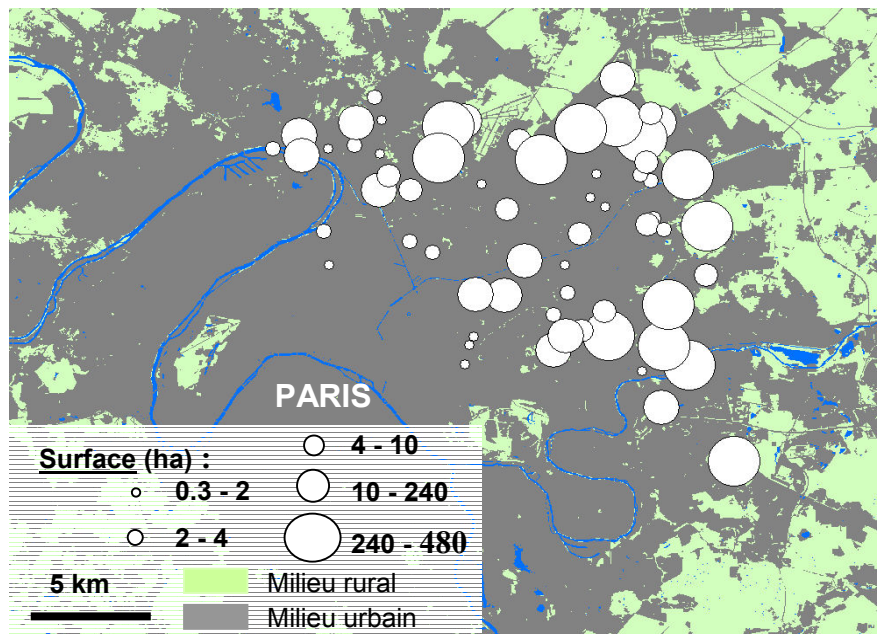


Carte 4 : Répartition des 17 sites de capture 'pie' et d'oiseaux communs en Ile-de-France (fond de carte IAURIF 2001).

*Sites du suivi des oiseaux de Seine-Saint-Denis (COMMUNAUTE, collaboration avec Aurélie Lissignol-Husté)

Soixante-sept sites répartis sur l'ensemble de la Seine-Saint-Denis ont été choisis à partir d'un repérage aérien et de visites sur le terrain (Lissignol-Husté 2005). Les sites ont été choisis de façon à avoir un échantillon représentatif des différents habitats de nidification des oiseaux dans le département. Les sites étaient autant des parcs urbains que des bois et forêts ou des friches (que nous appellerons par la suite 'espaces verts'). Les parcs urbains dominent l'échantillon en raison des fortes densités humaines. Au total, les sites suivis représentent 80% des espaces verts du département.

Carte 5: Localisation des 67 espaces verts de Seine-Saint-Denis ayant fait l'objet d'un suivi des oiseaux communs en 2001 et 2003 (Lissignol-Husté, 2005).



2.3/Échantillonnages de l'habitat et de la structure du paysage

La description de l'habitat et du paysage provient de 2 bases de données indépendantes, le suivi STOC et le programme TERUTI.

2.3.1-Suivi du paysage en France (programme TERUTI)

Objectif : quantifier l'état artificiel du paysage et sa dynamique d'artificialisation.

Les travaux en écologie urbaine utilisent souvent la distance aux centres urbains des villes étudiées comme une mesure relative du degré d'urbanisation (Clergeau et al. 2006a, Jokimaki et al. 2005). Malgré l'intérêt et l'utilisation faite des gradients ville-campagne (McDonnell and Pickett 1990), ceux-là supposent une variation linéaire des variables biophysiques avec la distance au centre urbain le long d'un transect géographique. En réalité, les villes modernes ne sont pas de simples espaces concentriques mais des entités multipolaires qui présentent des concentrations de densités variables dans plusieurs directions (Alberti et al. 2001). Pour cette raison, nous avons utilisé une mesure plus précise qu'une distance des conditions écologiques. TERUTI est un suivi statistique qui donne une estimation de l'utilisation du paysage dans le temps et l'espace en France (TERUTI ACDA, 2003). Il réalise une description systématique au travers de 15500 cellules de 2x2km² couvrant le pays entier (figure 8). Dans notre cas, la description du paysage est donnée pour 1992 et 2002. Dans chaque

cellule, 36 points fixes d'échantillonnage sont suivis au cours de ces 2 années pour leur donner une classification physique, en incluant pour ce qui nous concerne la proportion de surfaces urbanisées 'PAL'. Cette catégorie donne les surfaces urbanisées à proprement parlé plus les surfaces associées (par exemple; les parkings, les espaces verts, les routes...). Dans le but de quantifier le processus d'urbanisation en 10 ans, la proportion de catégories urbanisées pour chaque relevé (une cellule) est calculée en 1992 et 2002. Alors, la différence des proportions est définie comme un indice du processus d'urbanisation de l'habitat 'LA' (ou taux d'urbanisation). Chaque valeur 'PAL' par carré TERUTI est interpolée aux carrés d'échantillonnage de suivi STOC (cf interpolation § 2.5.1) pour avoir une correspondance spatiale des données 'pies' et 'paysage'. TERUTI nous offre ainsi l'opportunité de tester l'influence du paysage sur la distribution spatiale des pies et sa dynamique à une large échelle, en utilisant une mesure de conditions écologiques plutôt qu'un gradient géographique urbain/rural.

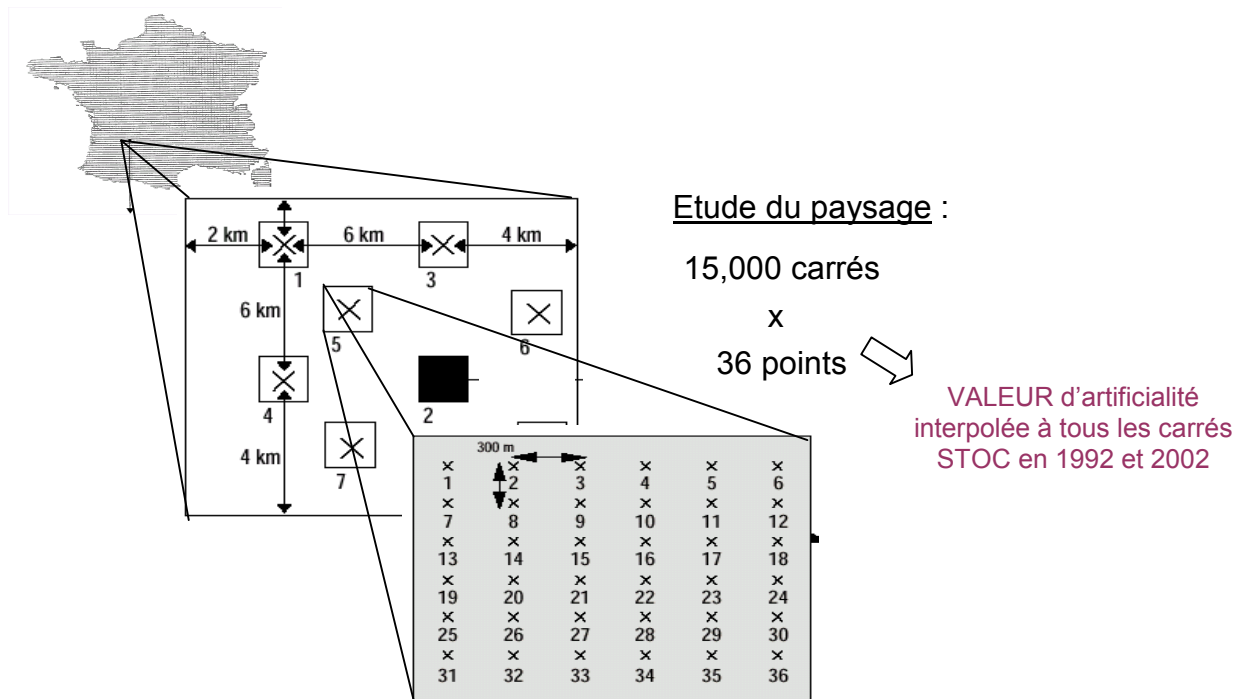


Figure 8 : Stratégie d'échantillonnage de la structure du paysage par le suivi TERUTI en France. Dans les carrés de suivi, nous avons retenu les valeurs des surfaces urbanisées en 1992 et 2002 et estimé par carré la variation entre 1992 et 2002 qui définit le taux d'urbanisation du paysage.

2.3.2-Suivi de l'habitat en France (STOC)

Lors de la mise en place des carrés STOC en 2001, il est apparu indispensable de décrire l'habitat dans lequel se font les comptages d'oiseaux. Pour un carré STOC donné,

les environs de chaque point d'écoute dans un rayon de 200m sont classifiés par les observateurs suivant une liste d'habitats standardisés. Cette liste est organisée en 4 niveaux de description d'utilisation de l'habitat, inspirée de la méthode britannique (Crick 1992).

Afin de décrire l'habitat à l'échelle du paysage (un carré STOC, distribution figure 8), nous avons utilisé seulement le premier niveau de codification. Ce niveau classe l'habitat en 4 catégories principales : agricole, semi-naturel, urbain et une dernière classe comprenant les autres habitats, tels que les zones côtières humides et les surfaces minérales. Le type d'habitat est défini au niveau du carré si le même habitat est rencontré sur au moins 6 des 10 points du carré. Ainsi, sur les 827 carrés suivis de 2001 à 2005, 214 sont dans des habitats semi-naturels (66% de forêts, 16% de buissons et 18% de marais), 553 dans les habitats agricoles et 60 dans les milieux urbains (les pies sont absentes des zones humides et minérales).

2.4/Hétérogénéité des données liés aux suivis

2.4.1-Généralités

Deux types d'erreurs sont généralement associées aux estimations issues de suivis : la variance et les biais (Thompson 2002). La variance peut-être spatiale et temporelle, et elle est bien réelle car elle résulte des processus dynamiques de la population. Elle est aussi une mesure de la précision des paramètres estimés sur l'ensemble des échantillons.

En revanche, le biais est une erreur systématique qui conduit soit à sous estimer ou à surestimer le paramètre étudié, tel que l'abondance ou la richesse. Cette erreur peut résulter d'une sélection non aléatoire des unités d'échantillonnage et/ou du comptage lui-même. Dans le cas du comptage, la mauvaise identification des individus peut être source de biais (ou d'imprécision si les biais sont répartis autant dans un sens que dans l'autre), ce qui est rare pour des observateurs compétents. L'imprécision peut résulter de la non détection de tous les individus (ou des espèces) présents sur un site donné et le biais d'une détection variable suivant les sites pour un espèce donnée. Les données issues de suivis à larges échelles sont dépendantes de ce type d'erreur car la détectabilité varie entre sites (par exemple entre habitats), entre individus d'une population et entre espèces, ou suivant de nombreux autres facteurs (Thompson et al. 1998).

La comparaison entre des estimations non ajustées par le biais resterait valide si par exemple l'estimation d'une abondance représente une proportion constante de la vraie taille de population dans le temps et l'espace (proportionalité). Pour Rosenstock, les conclusions de la quasi-totalité des articles proposant des estimations non ajustées seraient ainsi remises en cause à la lumière des erreurs probables de détection (Rosenstock et al. 2002). Quelque soit le cas d'étude, l'hypothèse de proportionnalité est plus restrictive mais l'estimation de la détection introduit une erreur supplémentaire. Par conséquent, le choix de corriger ou non les estimations par la détection est un compromis entre augmenter l'imprécision et réduire dans certains cas les biais.

2.4.2/La correction par la détectabilité

Paradoxalement, si les biais liés à la détection sont reconnues, leur prise en compte est rare dans les suivis. Dans le cas de suivis nationaux, la raison pourrait être que si plusieurs techniques ont été proposées pour corriger les estimations d'abondance et d'occupation (Thompson 2002), aucun suivi n'a été imaginé pour intégrer *a priori* ces méthodes (sauf par la méthode du 'distance sampling' appliqué au suivi anglais Newson et al. 2005) et seuls quelques uns le peuvent *a posteriori* (monitoring suisse Weber et al. 2004).

Correction de l'occupation : Pour un paramètre simple comme l'occupation (*i.e.* présence-absence), l'alternative est l'utilisation des visites annuelles menées sur un même site pour connaître la fréquence de détection d'une espèce (dès lors que celle-ci est présente). Cette fréquence conduit à estimer la détectabilité sur l'ensemble des visites pour corriger l'occupation 'naive' (*i.e.* observée) en conséquence. Une première approche pour l'estimation de ces paramètres a été proposée. Elle comporte 2 étapes (estimation de la détection puis correction de l'occupation) et elle associe plusieurs méthodes d'estimation (voir Mackenzie et al. 2006). Une seconde approche fut récemment envisagée pour modéliser simultanément les probabilités de détection et d'occupation (Mackenzie et al. 2002), par analogie aux méthodes développées pour les suivis d'individus marqués. Cette approche a l'avantage de tester et de tenir compte des relations potentielles entre les paramètres de détection et les variables de l'environnement.

Correction de l'abondance : Par la suite, Royle et Nichols (2003) ont étendu le travail de MacKenzie pour proposer une nouvelle approche dont le premier objectif est l'estimation de la proportion de sites occupés. L'élément clé qu'ils exploitent est l'hétérogénéité de

détection comme une expression de la variation d'abondance (*i.e.* plus l'abondance d'une espèce est élevée, plus la probabilité de la détecter l'est aussi). Par cette relation, le taux d'occupation est modélisable à partir des variations de détection. Également, l'abondance N_i peut être considérée comme une variable aléatoire et sa distribution peut être modélisée par les variations de détection. Cette méthode produit une estimation de la population totale N quand la probabilité de détection des individus est <1 et sans avoir recours au marquage. En revanche, elle fournit de mauvaises estimations par site car les abondances estimées sont trop faibles à cette échelle (Royle, 2003).

Correction des paramètres de communauté d'oiseaux :

A partir de la liste d'espèces d'oiseaux issue du suivi COMMUNAUTE en Seine-Saint-Denis (§ 2.2.2), nous avons estimé la richesse spécifique de la communauté. Suivant Boulinier et al. (1998), la richesse a été estimée par l'estimateur *Jackknife* associé au modèle $M(h)$ (Burnham & Overton 1978, 1979; Otis *et al.* 1978). Ce modèle suppose une hétérogénéité de détection entre espèces et entre espaces verts et années.

2.4.3-Applications au cas des pies (suivis STOC et COMMUNAUTE)

En France : l'approche de MacKenzie et collaborateurs (2002) a été adaptée au suivi STOC et sera largement développée dans le cas de la pie au travers de la modélisation des paramètres d'occupation et de sa dynamique ainsi qu'au travers de l'analyse de co-occurrence entre pies et corneilles pour la France entière. La correction par la détection s'impose en raison des multiples comparaisons spatiales et temporelles. Pourtant, la détection n'a jamais été considérée dans les analyses à large échelle sur la pie, même dans le cas de l'étude de relations aussi importantes que celles qui lient occupation et abondance (Gaston et al. 1999).

En Seine-Saint-Denis : même si l'approche de Royle et Nichols (2003) tend à sous estimer les abondances réelles, celle-ci nous a permis de considérer les variations d'abondances de pies entre les espaces verts de SSD et entre années corrigées par la détection et à partir de données d'abondances observées.

2.5/Modélisations de la dynamique de populations de pies

2.5.1-Variations de la présence et de l'abondance de pies

a-Modélisation de la présence d'une espèce :

*Une approche par capture-recapture : notre objectif est de décrire les variations spatiale et temporelle d'utilisation de l'habitat par la pie à partir de la méthode McKenzie

(2003). Généralement, l'occupation d'un habitat par une espèce donnée est mesurée par la proportion de sites occupés par celle-ci lors d'une visite. En raison des biais liés à la variation de détection d'une même espèce entre habitats, cette approche est peut-être biaisée. Dans ce travail, nous appliquons une approche par capture et recapture multiples de la présence de pie en utilisant le suivi STOC de 2001 à 2005 pour supprimer les biais liés à la détection dans l'estimation de l'occupation spatiale d'un paysage. La stratégie de suivi des espèces d'oiseaux par le STOC est analogue à la stratégie employée dans les méthodes de marquage-recapture pour estimer les probabilités de recapture d'un individu (analogue à la probabilité de détection d'une espèce). Le suivi par capture-recapture tel que nous l'envisageons fait appel au 'Robust design' (Pollock 1982, Pollock et al. 1990) mais diffère d'un point dans son usage habituel. Notre utilisation varie par l'emploi de répliqués spatiaux et non temporels. D'une manière générale, le Robust design est basé sur deux séries temporelles d'échantillonnage emboîtées l'une dans l'autre. La visite des carrés STOC chaque année représente l'échantillonnage primaire (n=5 années, de 2001 à 2005). A l'intérieur de chaque année, les 10 points d'un carré représentent l'échantillonnage secondaire. L'utilisation des répliqués spatiaux et non temporels est une alternative. Au cours d'une année, les couples de pies nicheuses et les pies non nicheuses sont cantonnées à leur territoire de mars à juillet (Birkhead 1991) de sorte que les pies sortent rarement de leur territoire et donc du carré STOC pour se nourrir ou nicher. Pour cette raison, la population est considérée comme fermée pendant la visite des 10 points d'un carré dans une année (pas d'immigration et d'émigration au delà du carré). En revanche, des événements d'extinction et de colonisation locales sont possibles entre années.

Considérons l'histoire de détection suivante pour un site donné : 1100001000
0000000000 0001001001 où '1' signifie la présence de pie et '0' l'absence. Nous supposons que les pies sont identifiées correctement. Cette histoire indique que la pie a été vue durant la 1^è et la 3^è année et détectée 3 fois sur 10. L'absence apparente de la pie la 2^è année indique qu'elle était réellement absente (i.e. a cause de l'extinction locale de l'espèce entre la 1^è et 3^è année) ou mal détectée sur les points STOC. La modélisation des données de présence/absence permettent une estimation des paramètres d'occupation et de dynamiques d'extinction et de colonisation (voir définition partie ? page ?).

-Modélisation de la dynamique spatiale : l'histoire de détection de l'espèce est modélisée au travers d'une série de paramètres exprimés sous forme de probabilités et présentés dans McKenzie (2003) mais pas détaillée ici. Récemment des approches similaires ont été développées par Nichols et collaborateurs (1998) au niveau de la communauté d'espèces et par Barbraud (2003) pour l'étude des métapopulations. Une hypothèse forte de cette approche est l'absence de variation des paramètres entre carrés dans une année pour réduire l'hétérogénéité des données, ce qui biaiser les estimations. L'hétérogénéité d'observation liée à l'identification de la pie devrait être réduite car elle est facilement reconnaissable. D'autre part, un avantage de ces modèles est la prise en compte de co-variables spécifiques au carré pour réduire l'hétérogénéité liée aux variations spatiales de détection ou d'occupation.

b-Modélisation de l'abondance :

-Corrigée par la détection : l'estimation de l'abondance (ou la densité) corrigée par la probabilité de détection se base sur un échantillonnage où plusieurs comptages dans un même espace vert sont réalisés comptant comme répliqués temporels. Royle (2004) développe l'utilisation des *N*-mixture models pour l'estimation de l'abondance. Ils caractérisent d'abord la distribution de probabilité de détection puis celle de l'abondance.

-Modélisation de l'abondance dans l'espace : l'abondance d'une espèce en un point donné est généralement corrélée à celle des sites voisins. Les variations d'abondance dans l'espace peuvent donc être modélisées par interpolation à partir d'une série de points suivis dans cet espace (Thompson 2002). Cette méthode a l'avantage de prendre en compte les variations naturelles entre sites pour toute estimation d'abondance à l'échelle d'un département ou d'un pays entier. L'interpolation par 'krigeage' simple est la meilleure méthode d'estimation linéaire (Ashraf et al. 1997). Nous l'avons adaptée aux données d'abondances relatives de pies issues du STOC pour estimer les abondances relatives par département et cartographier les distributions de 2001 à 2005.

**Partie II /
Des dynamiques contrastées
entre habitats**



Partie II / Des dynamiques contrastées entre habitats

Décrire une population, et ses variations entre habitats, nécessite l'estimation d'un certain nombre de paramètres dont les plus importants sont présentés ci-dessous. Nous considérons une population comme l'ensemble des individus de la même espèce qui occupent un espace déterminé à un instant donné (Begon et al. 1996), les limites spatio-temporelles dépendant de l'objectif et des moyens de l'étude. Une population peut être caractérisée par un certain nombre de variables d'état (Barbault 2000) dont les principales sont l'effectif (ou la densité), la distribution, la structure d'âge, la structure génétique (fréquences alléliques) et l'organisation sociale. Ces variables d'état sont affectées par les processus démographiques (natalité, survie, immigration, émigration) ce qui donne à la population une certaine cinétique.

Nous nous appuyons sur ce cadre de définition pour mettre en évidence :

Chapitre 1-Les variations d'abondance et de présence de pies aux différents niveaux ; du paysage à l'échelle du territoire. Nous supposons que des contrastes forts de distribution existent entre habitats et suivant des gradients d'intensité d'urbanisation en France, expliquant la plus grande proximité de la pie vis-à-vis de l'homme, malgré son déclin national. L'articulation des échelles doit nous offrir une description du fonctionnement spatial de la population et de son évolution. Nous souhaitons comprendre si les phénomènes locaux déterminent la dynamique à plus large échelle d'une espèce.

Chapitre 2-Dans un second temps, nous cherchons si les patrons de distribution sont liés à des contrastes démographiques locaux. Pour cela, nous analysons les variations des paramètres de fécondité et de survie en lien avec les distributions et les dynamiques récentes. Nous supposons que les contrastes d'effectifs et de tendances observés entre habitats en France sont liés à des variations locales de fécondité et de survie.

Chapitre 3-A partir de la description du fonctionnement des populations et de la démographie, il sera possible de discuter du rôle des mécanismes locaux dans la dynamique générale de l'espèce. Sur cette base, nous proposons des hypothèses sur les causes écologiques et les mécanismes sous-jacents (développés dans la partie III).

Chap1-Variations de distributions

1.1/Introduction

La distribution et l'abondance sont souvent étudiées séparément alors qu'elles représentent finalement deux aspects d'une même recherche. Nous examinons ici les variations de présence-absence de la pie et d'abondance. Les données de présence-absence sont reconnues pour être une alternative à l'utilisation de l'abondance d'une espèce quand celle-ci n'est pas disponible (Sutherland et al. 2004). Si les variations d'abondance sont *a priori* plus sensibles aux variations d'état d'un système biologique, les données de présence-absence apportent cependant une vision spatiale complémentaire (occupation et variations).

Cette séparation entre abondance et distribution implique que les dimensions temporelle ou spatiale de la dynamique d'une population aient été plus ou moins privilégiées. Souvent, les études se focalisant sur les distributions ignorent l'aspect temporel en ne produisant que des instantanés de l'état d'une population. De la même façon, les études sur l'abondance ignorent l'aspect spatial en se focalisant sur les variations temporelles de ce paramètre en un point donné ou un territoire....C'est le cas de nombreux programmes de suivis qui décrivent l'évolution des abondances dans le temps mais pas dans l'espace (e.g. le STOC, les *Breeding Bird Survey* en général). Une telle séparation paraît surprenante dans la mesure où la dynamique d'une population existe au moins dans ces 2 dimensions.

Dans ce travail, les variations de distributions chez la pie sont analysées en terme de patrons ...mais aussi en terme de processus qui les génèrent. De nombreuses études ont décrit les effets de l'urbanisation en décrivant la distribution des espèces ou des individus sans avoir expliqué pour autant la dynamique qui expliquent ces patrons (Blair 1996, Bolger et al. 1997, Mckinney 2006). Cette approche classique reste en général descriptive et ne permet pas de comprendre clairement par quels mécanismes les espèces répondent aux modifications de leur environnement et comment leur distribution évolue.

Notre objectif est de décrire l'évolution des populations de pies et de comprendre l'articulation des processus aux 3 échelles spatiales. Le but est autant de comprendre le fonctionnement des populations que de prédire leurs réponses aux changements de leur environnement.

1.2/Méthodologie

Les niveaux d'échelle sont le paysage, l'échelle des espaces verts (échelle du patch) et l'échelle du domaine vital d'une pie (échelle locale). Pour chaque échelle, nous décrivons les variations d'abondances, de présence et d'étendue des territoires de couples de pies. Pour l'échelle du paysage et du patch, nous faisons référence aux 2 manuscrits (Annexes B-1 et B-3) ce qui explique que nous ne reprenons pas en détail la méthodologie.

1.2.1-Dynamiques à l'échelle du paysage :

Extrait du manuscrit Annexe B-1 :

'Magpie dynamic in a dynamic landscape: new insights from an innovative methodology'.

-Estimation des variations annuelles d'abondance :

A partir des abondances relatives de pies mesurées à l'échelle de chaque carré STOC, nous avons estimé les tendances de 1990 à 2005 et fait la moyenne de ces tendances par carré pour chaque habitat principal (semi-naturel, agricole ou bâti). Pour chaque habitat, nous estimons donc les taux de croissance annuels de 1990 à 2005 tel que $\lambda_t = N_t^* (N_{t-1})^{-1}$.

Nous testons si la variation d'effectifs dans un habitat donné est indépendante de celle observée dans les 2 autres habitats (corrélation des taux de croissance λ_t entre habitats). Comme la dispersion juvénile a lieu en septembre et octobre (juste après que les jeunes soient devenus indépendants de leur parents, Birkhead 1991), nous faisons l'hypothèse que la croissance de la population dans un habitat et une année donnée influence par émigration les tailles d'effectifs de ou (des) habitats adjacents la même année.

-Estimation des variations annuelles de présence :

Suivant la notation de McKenzie (2003), nous définissons la présence de la pie une année t par (ψ_t) , c'est à dire la proportion de sites occupés (ou probabilité d'occupation) sur l'ensemble des 827 carrés suivis par le STOC et (p_t) la probabilité de détecter la pie si elle est présente au cours d'une occasion d'échantillonnage (*i.e.* échantillon secondaire, § partie II, 2.5/). D'une année sur l'autre, la pie peut disparaître localement d'un site ou coloniser de nouveaux sites. Cela introduit 2 nouveaux paramètres : les probabilités d'extinction et de colonisation. Nous appelons (ϵ_i) l'extinction

locale c'est-à-dire la probabilité qu'un carré occupé l'année t devienne vacant l'année $t+1$ et (γ_t) la colonisation locale c'est-à-dire la probabilité qu'un carré vide l'année t devienne occupé l'année $t+1$. Comme nous le montre l'équation 1, le taux d'occupation et les paramètres dynamiques ϵ_t et γ_t sont liés par la relation :

$$\Psi_t = \Psi_{t-1}(1-\epsilon_{t-1}) + (1-\Psi_{t-1})\gamma_{t-1} \quad (\text{Eq.1})$$

Dès lors, le taux de croissance spatiale (λ_{t-1}) des années $t-1$ à t est estimable par la relation :

$$\lambda_{t-1} = \Psi_t (\Psi_{t-1})^{-1} = 1 - \epsilon_{t-1} + \gamma_{t-1}((\Psi_{t-1})^{-1} - 1) \quad (\text{Eq.2})$$

Ces variations s'approchent d'une mesure de l'évolution de la fragmentation géographique des populations. Nous estimons le taux moyen ($\bar{\lambda}_{2001-2005}$) calculé sur la période 2001-2005 et ses variations le long d'un gradient d'urbanisation et entre habitats.

-Estimation des variables habitat et paysage :

Pour chaque carré d'échantillonnage STOC, le programme TERUTI (définition partie I, § 2.3.1/) donne une mesure de la proportion de surfaces urbanisées (en 2002) et de son évolution entre 1992 et 2002. Pour chacun des carrés, l'habitat principal (définition partie I, § 2.3.2/) est décrit par l'observateur (agricole, bâti et semi-naturel).

1.2.2-Dynamiques à l'échelle des espaces verts :

Extrait du manuscrit en Annexe B-3 :

'Lack of a negative effect of the abundance of the black-billed magpie *Pica pica* on the dynamics of urban bird communities'

-Estimation des variations annuelles de densité et de présence :

A partir des 5 points d'écoute répartis dans chaque espace vert, nous avons estimé les abondances par point d'écoute (*i.e.* une densité) de pies corrigées par la probabilité de détection suivant la méthode de Royle (2004) pour 2001 et 2003 dans 67 espaces verts. Les variations annuelles λ ont été estimées telles que $\lambda_{2001-2003} = N_{2003} \times (N_{2001})^{-1}$ pour chaque espace vert.

Nous testons la variation d'abondance λ suivant la surface du patch et la % de surfaces urbaines présentes autour du patch.

1.2.3-Densité de pies dans les parcs urbains (compléments de résultats)

DENSITE DE PIES DANS LES PARCS URBAINS

Que ce soit à l'échelle du paysage ou du patch, nous ne nous sommes intéressés qu'aux abondances relatives de pies et à leurs variations. Mais quelles sont les densités réelles dans un paysage urbain ? Cette question est importante notamment pour prévoir la gestion. En complément, nous avons donc estimé les densités de couples nicheurs de 6 espaces verts de SSD (Parc de La Courneuve-448ha, du Sausset-203ha, de l'île Saint-Denis-19ha, de la Bergère-22ha, de Villetaneuse-13ha et l'aéroport du Bourget-340ha). Étant donné que la part de non-reproducteurs parmi les adultes peut être significative (jusqu'à 60% des adultes, Birkhead 1991), nous avons aussi estimé la part qu'ils représentent pour les deux principaux parcs de La Courneuve et du Sausset.

-La densité de couples reproducteurs a été estimée à partir d'une cartographie des nids en 2004. Deux passages ont été effectués pendant la période de construction des nids et de défense active des territoires. Le 1^{er} passage a eu lieu pendant la construction des nids, c'est-à-dire en février et mars. Pendant cette période, chaque partenaire défend activement le territoire et participe à la construction du nid. Cette activité est un 1^{er} indice de nidification et d'estimation des limites grossières des territoires. Le 2^{ème} indice est la présence du nid, notamment pour certains couples discrets. Le second passage permet d'augmenter les chances de détection des couples et de tenir compte aussi des reproducteurs tardifs, notamment les immatures (Birkhead 1991).

-Le nombre de pies non-reproductrices a été estimé en soustrayant l'effectif total d'adultes estimé par Capture-Marquage-Recapture (CMR) au nombre de couples nicheurs précédent. Cette estimation est restreinte aux parcs du Sausset et de La Courneuve.

En 2004, l'effectif total a été estimé grâce au baguage 'couleur' en mars et avril de 121 et 44 pies sur les parcs de La Courneuve et du Sausset. En avril, 3 sessions de suivi visuel (espacées entre elles d'une semaine) ont été organisées dans chaque parc, le long de transects fixes couvrant la quasi totalité des parcs. Nous notions le nombre de pies baguées et non-baguées. A partir du nombre de pies baguées et de la proportion de pies baguées observées à distance dans la population lors des sessions successives de contrôles, il nous est possible d'estimer la population d'adultes.

Suite.....

Au cours des suivis visuels, toutes les bagues de pies n'ont pas été lues systématiquement de sorte que nous nous sommes vus restreints à utiliser le modèle *Mo null*. Il suppose une probabilité égale de recapture entre pies et entre les 3 sessions. Nous utilisons la relation simple (issue de la relation de *Lincoln-Petersen*) entre p (probabilité de capture) et N (effectif total de la population), tels que :

$$\hat{p} = \frac{n_1}{N} = \frac{m_2}{n_2}$$

avec n_1 : effectif bagué, m_2 : effectif bagué contrôlé lors d'une session et n_2 : effectif total (bagué ou non) contrôlé lors de la même session. N est alors estimé par la fonction de vraisemblance.

Les hypothèses générales pour l'estimation des abondances par CMR sont l'absence d'émigration et d'immigration entre les sessions de capture (population 'fermée'). Étant donnée la territorialité des couples reproducteurs et le cantonnement des groupes de non-reproducteurs à des domaines vitaux le plus souvent fixes (Birkhead 1991), nous supposons l'absence de mouvements des pies entre les parcs et la matrice extérieure. D'autre part nous supposons que les pies ne perdent pas leurs bagues. Les estimations ont été produites avec le logiciel NOREMARK (White 1993).

1.2.4-Dynamiques à l'échelle du territoire :

La façon dont les couples nicheurs se répartissent au sein de leur habitat constitue un caractère majeur de l'organisation sociale de la population et exprime la dépendance de celle-ci aux contraintes de son environnement (qualité et prévisibilité de la ressource, présence de compétiteurs, niveau de population...). De même, au sein du territoire d'un couple de pies, la localisation d'une pie est liée aux ressources (alimentaire, génétique, spatiale...), à leur qualité, à leur abondance et à l'utilisation qu'il en fait. La fonction du territoire est la défense et l'acquisition de ces ressources pour la reproduction. En 2004, nous avons estimé les surfaces de 15 territoires de pies des parcs de l'Île-Saint-Denis (n=1), de La Courneuve (n=9), du Sausset (n=4) et du Bourget (n=1) pour montrer leur plasticité. Huit pies non reproductrices ont également été suivies à La Courneuve afin d'estimer leur domaine vital.

Dans le but de mener le suivi des pies à distance, nous avons capturé les pies de chaque territoire afin de préciser le statut, l'âge et le sexe de chaque individu, et nous les avons marquées d'une combinaison unique de bagues colorées. Le suivi des pies baguées consiste en une localisation spatiale systématique des individus afin de modéliser les contours de l'espace exploité pendant la reproduction. Afin de définir et de comparer la surface du territoire de chaque couple, le suivi est standardisé. De mars à juin, au cours de 3 sessions de 70mn chacune⁶, la localisation de chaque pie a été enregistrée toutes les 10mn (en décalage de 5mn par rapport au partenaire). Le choix du nombre de localisations dépend des objectifs du suivi. Il résulte d'un compromis entre la durée d'échantillonnage et la quantité de localisations nécessaires pour que ces points soient représentatifs de l'utilisation spatiale du couple en reproduction. En fait, le nombre de sessions de suivi (n=3) et le nombre de localisations (n=3 sessions x7 points x2 partenaires = 42 localisations) n'ont pas été choisis au hasard. A partir de sessions préalables (en 2003 et 2004), nous avons défini le nombre de localisations suffisantes (*i.e.* le minimum de localisations) qui permettent d'atteindre la surface totale du territoire. Pour cela, nous avons estimé les surfaces pour 5 territoires, de façon indépendante, en choisissant un nombre croissant de localisations (de 10 à 70). La relation entre la surface estimée et le nombre de localisations a été représentée. Le nombre suffisant de localisations pour définir le territoire est le nombre minimal de points nécessaires quand la surface maximale du territoire est atteinte (voir figure Annexe A-1).

A partir des 42 points de localisation, il a été possible de modéliser les contours du territoire⁷. Le territoire est modélisé avec le logiciel *RangesV* (Kenward et Hodder 1995), en utilisant les estimateurs de densité Kernel, *i.e.* une série d'estimateurs vue comme la méthode de modélisation des domaines vitaux la plus performante en écologie (Worton 1989). L'estimateur Kernel définit les lignes d'intensité de présence dans l'espace du couple. Chaque ligne contient un pourcentage fixe (*e.g.* 95%) de densité de présence, proportionnel au temps passé par le couple dans les limites du contour (Hemson 2005). Parmi les différents estimateurs Kernel, nous avons utilisé la fonction '*fixed*' car la plus standard pour définir les lignes de présence, avec une technique de lissage par LSCV (Least Squares Cross Validation, Seaman and Powell 1996). Par ailleurs, celle-ci ne semblait pas surestimer les limites du territoire par rapport aux observations (à la différence de la fonction '*core-weighting*' par exemple). Nous ne considérons que le

⁶ Ayant lieu avant l'incubation, pendant l'incubation et après l'éclosion.

contour à 95% de densité de présence du couple, excluant ainsi les points de présence isolés de la partie principale du territoire. Ces points les plus distants du centre du territoire sont induits par des déplacements occasionnels des partenaires lors d'intrusion dans les territoires voisins. Intégrer ces points tend à surestimer les limites du territoire et rend chevauchants les territoires ce qui est biologiquement peu vraisemblable pour une espèce fortement territoriale.

1.3/résultats :

1.3.1-A l'échelle du paysage

a-Tendances d'effectifs

En moyenne, le déclin des effectifs de pies a été de 68% de 1990 à 2005 en France.

Quelles sont les tendances entre habitats ?

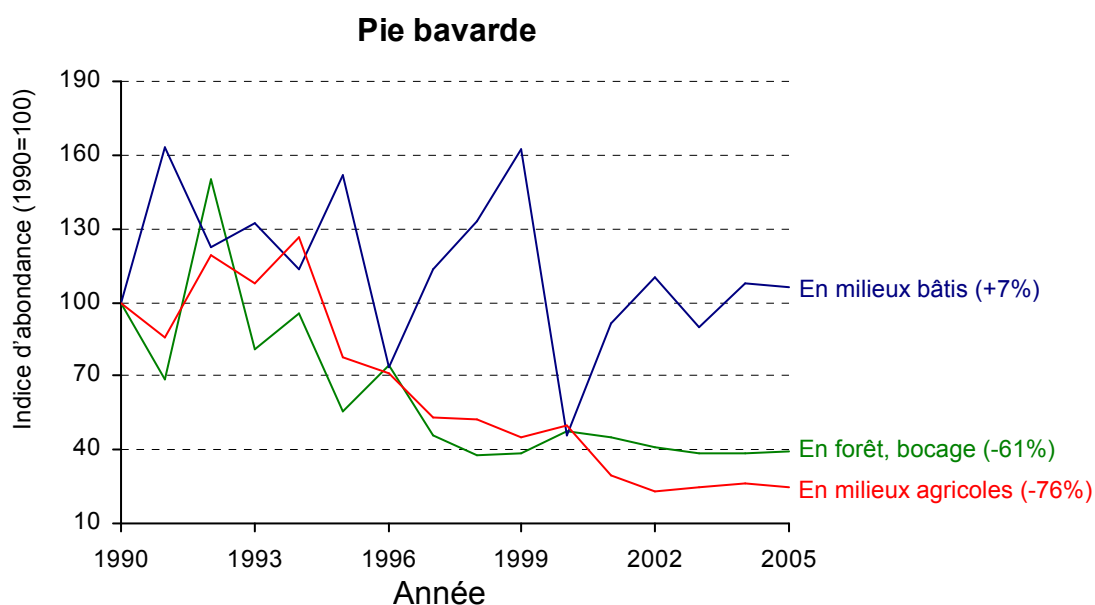


Figure 9 : Variations récentes des effectifs de pies dans les paysages bâtis, agricoles et semi-naturels (forêts, bocage) (données STOC-point d'écoute).

Sur la période 1990 à 2005, le taux de croissance annuel est de 0.004 pour les habitats bâtis, de -0.09 pour les habitats agricoles, et de -0.06 pour les habitats semi-naturels.

Les variations annuelles d'effectifs sont elles corrélées entre elles ?

Corrélation entre les variations d'effectifs des paysages	Coefficients de corrélation
Agricoles et semi-naturels	0.740**
Bâtis et agricole	-0.715**
Bâtis et semi-naturels	-0.543*

Tableau 4 : Corrélations entre les variations annuelles d'effectifs de pies entre habitats (sur la période 1990-2005 en France, * $p < 0.05$, ** $p < 0.005$).

De 1990 à 2005, les variations annuelles d'abondances de pies dans les habitats agricoles et semi-naturels sont positivement corrélées (tableau 4). Les variations d'abondance entre habitats agricoles et semi-naturels et habitats bâtis sont en revanche négativement corrélés. De façon assez surprenante, ces corrélations sont fortes et montrent la synchronisation des populations entre habitats.

b-Variations spatiales entre habitats et le long d'un gradient d'urbanisation

Extrait du manuscrit :

'Magpie dynamic in a dynamic landscape: new insights from an innovative methodology'

Annexe B-1

Nous rappelons seulement ici les résultats principaux.

Le taux d'occupation se définit par la proportion de sites occupés par la pie. C'est cette variable et ses variations qui occupent notre attention. Son estimation se fonde sur les données de présence-absence de pies, issues du STOC de 2001 à 2005. Nous supposons que la présence de pies varie avec l'urbanisation et l'habitat principal. Nous ne faisons pas de prédictions car ce travail est seulement descriptif.

Principaux résultats : (+Figures 10, 11, 12)

-La proportion de sites occupés par la pie en France (sur la période 2001-2005) s'accroît avec l'urbanisation du paysage et cela quelque soit la matrice d'habitat d'où proviennent les pies (Figure 10).

-Plus le paysage est urbanisé, plus la pie a de chances de le coloniser (figure 11). Nous remarquons aussi que plus l'urbanisation dans les 10 dernières années (de 1992 à 2002) a été importante, plus la probabilité que la pie se maintienne dans ces paysages urbains a été forte (par une baisse de la probabilité d'extinction).

-La probabilité de colonisation d'un paysage urbanisé par la pie dépend du taux d'urbanisation. Cette probabilité dépend aussi de la matrice d'habitat d'où est susceptible de provenir la pie. Elle est plus forte pour les pies venant d'une matrice d'habitats urbains et agricoles, et plus faible pour celles venant d'un habitat semi-naturel. En revanche, le maintien des pies en ville (mesuré par la probabilité d'extinction) est indépendant de la matrice d'origine.

-L'équation 2 (§ 1.2.1) nous a permis d'estimer le taux de croissance spatial de la population de 2001 à 2005 pour montrer les conséquences globales des processus décrits précédemment. Globalement en France, la proportion de sites occupés par la pie n'a pas changé. Mais cette stabilité cache des dynamiques spatiales contrastées le long d'un gradient d'urbanisation et entre matrices d'habitats (agricole, urbaine ou semi-naturelle). Suivant la dynamique décrite, la distribution de la pie a changé, devenant de plus en plus présente en ville et l'étant de moins en moins dans les habitats agricole et semi-naturels (figure 12).

-D'un point de vue méthodologique, il est nécessaire de corriger les estimations d'occupations 'naïves' (*i.e.* observées) par la probabilité de détection de la pie quand celle-ci est inférieure à 1. Dans le cas contraire, les variations d'occupation ont tendance à être sous-estimées.

L'ensemble de ces résultats seront discutés dans le chapitre 3 pour nous permettre d'inférer des hypothèses réalistes sur les mécanismes démographiques et les facteurs en jeu dans la distribution et la dynamique des populations.

Dynamiques spatiales de la pie à l'échelle du paysage ($1/2$)

A/ Présence de la pie :

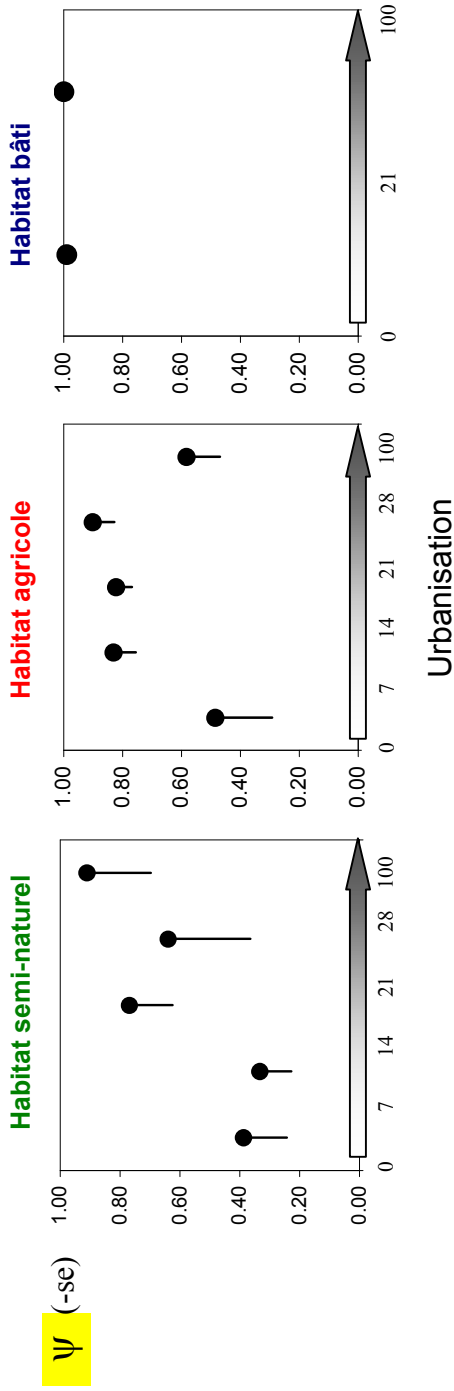


Figure 10 : Présence de la pie en France par habitat et le long d'un gradient d'urbanisation du paysage.

Ψ : Taux d'occupation de 2001 à 2005

Urbanisation = % surfaces urbanisées en 2002

B/ Colonisation et extinction :

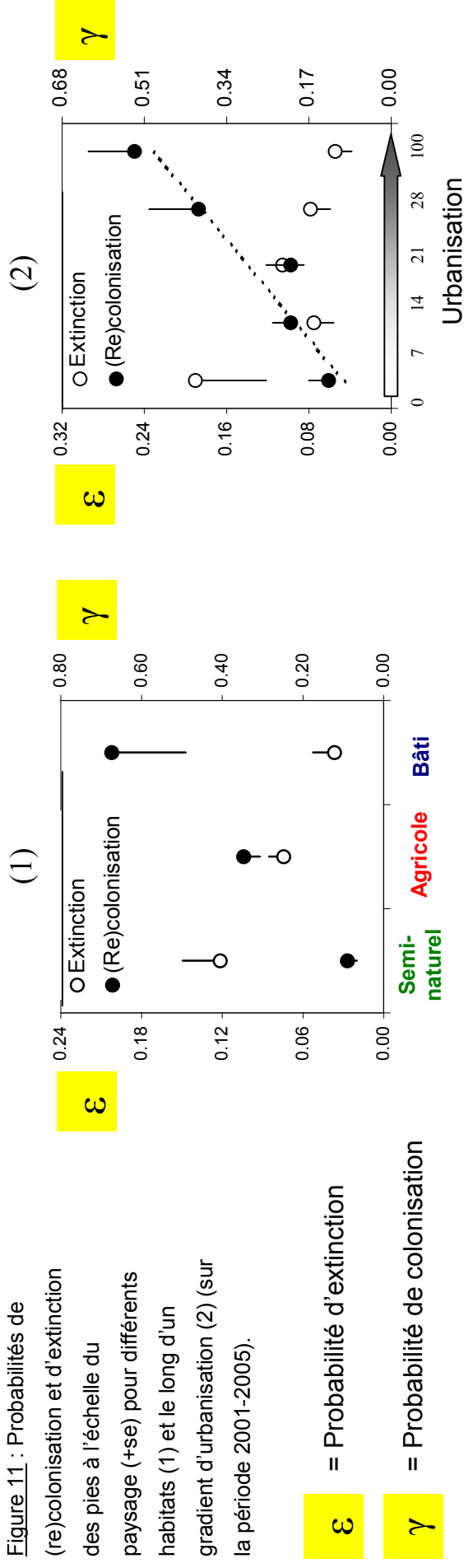


Figure 11 : Probabilités de (re)colonisation et d'extinction des pies à l'échelle du paysage (+se) pour différents habitats (1) et le long d'un gradient d'urbanisation (2) (sur la période 2001-2005).

ϵ = Probabilité d'extinction

γ = Probabilité de colonisation

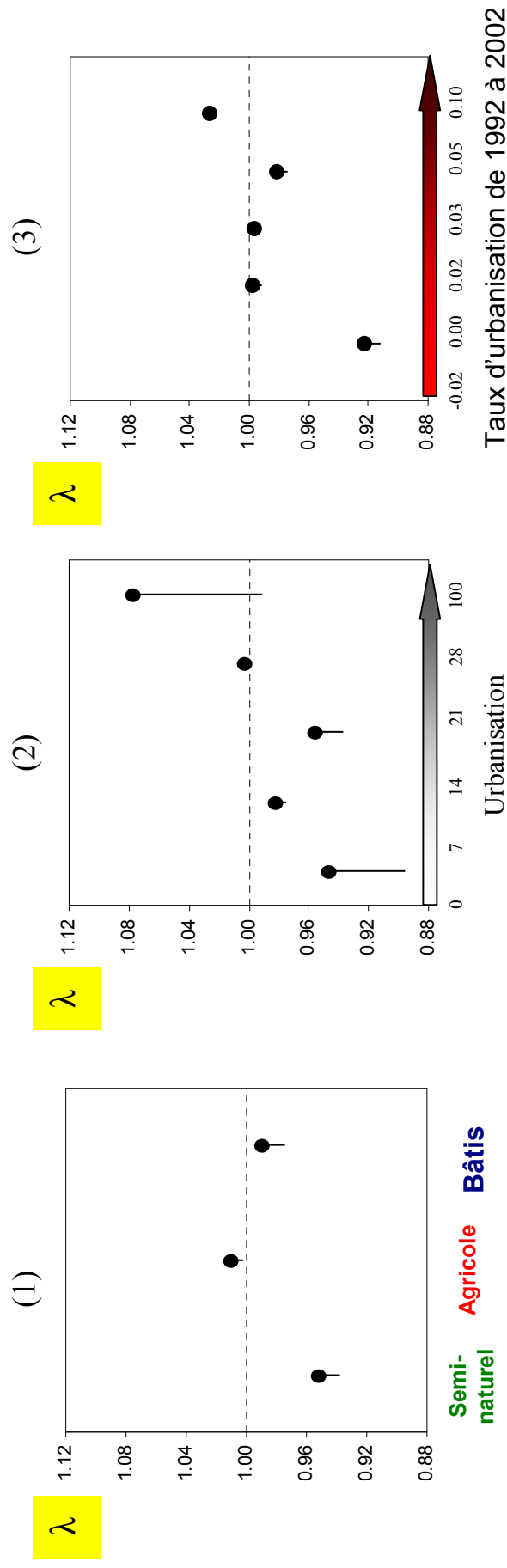
Dynamiques spatiales de la pie à l'échelle du paysage ($2/2$)

C/ Variations de la présence de pies

Figure 12 : Variation de la présence de pies estimées de 2001 à 2005 entre matrices d'habitats (1), le long d'un gradient d'urbanisation (% surfaces urbanisées en 2002) (2), et le long d'un gradient de progression de l'urbanisation de 1992 à 2002 (3). Les variations < 1 indiquent une disparition nette de la pie et les valeurs > 1 une progression de la présence de l'espèce à l'échelle du paysage (i.e. des carrés STOC de 4km²).

λ = Variation annuelle d'occupation spatiale (-se)

$$\lambda_{t-1} = \psi_t (\psi_{t-1})^{-1} = 1 - \varepsilon_{t-1} + Y_{t-1} ((\psi_{t-1})^{-1} - 1)$$



1.3.2-A l'échelle des espaces verts urbains

-Tendances d'effectifs & dynamiques spatiales

Rappel : de 1990 à 2005 : -68% d'effectifs à l'échelle nationale / +7% dans les habitats urbains de 2001 à 2005.

Extrait du manuscrit : 'Lack of a negative effect of the abundance of the black-billed magpie *Pica pica* on the dynamics of urban bird communities'. Annexe B-3

Nous décrivons les variations de densité et de présence de pies dans les espaces verts d'un paysage urbanisé (*i.e.* la Seine-Saint-Denis) entre 2001 et 2003. Nous supposons qu'elles varient entre patches et entre années. Nous ne faisons pas de prédictions car ce travail est surtout descriptif.

Principaux résultats :

-En 2001, c'est-à-dire la 1^{ère} année du suivi, les densités de pies sont les plus élevées dans les espaces verts situés le plus à la périphérie de la SSD et de l'agglomération parisienne (Figure 13, ces espaces verts sont aussi les plus grands).

-De 2001 à 2003, les densités de pies ont augmenté de 58% en moyenne dans les espaces verts, c'est-à-dire 2 fois plus qu'en région Ile-de-France (+28%, de 2001 à 2003, n=13 carrés STOC urbains). Cette augmentation s'accompagne aussi d'une colonisation de nouveaux espaces verts (la proportion de sites occupés passe de 82 à 96 % des sites suivis entre 2001 et 2003).

-L'augmentation de densité a eu surtout lieu dans les espaces verts de petites surfaces, autrement dit ceux les plus proches de Paris et entourés d'une matrice urbaine la plus dense par rapport aux espaces verts de la périphérie.

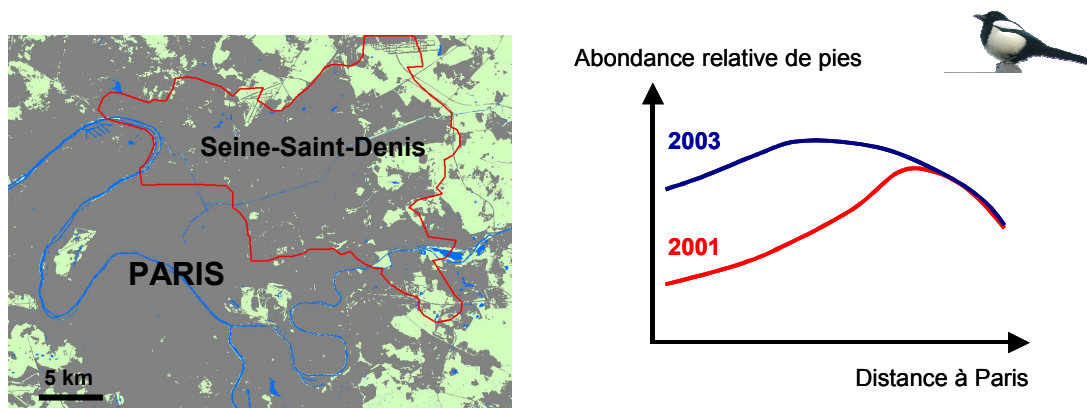
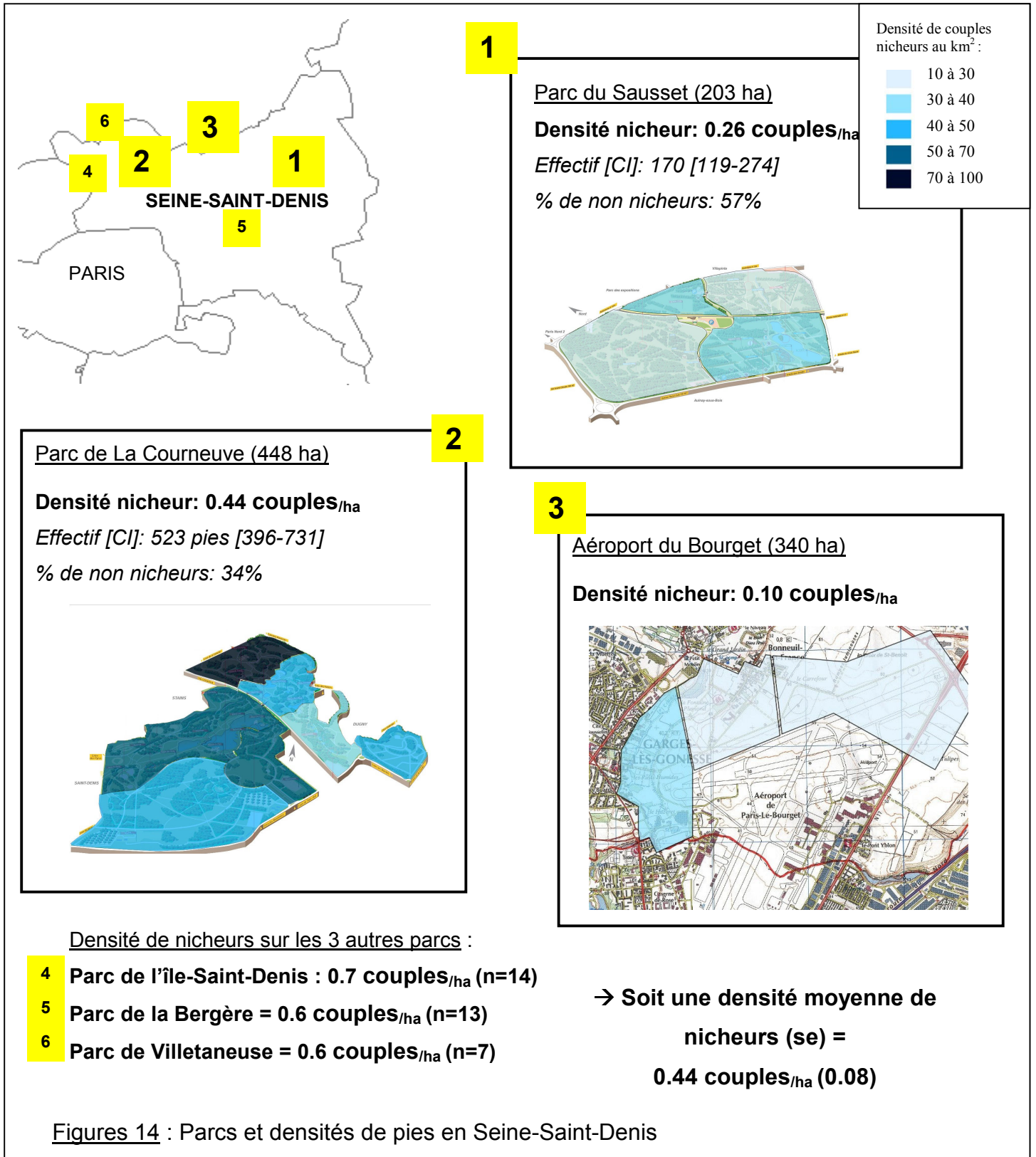


Figure 13 : Localisation et relation schématique des gradients de densité de pies suivant la distance à Paris.

1.3.3-Densité de pies dans les parcs urbains (compléments de résultats 1/2)

En 2003, nous avons réalisé une cartographie des nids dans 6 espaces verts du département afin de connaître les effectifs nicheurs. D'autre part, à partir du baguage des pies et de leur suivi, nous avons estimé les effectifs avant reproduction par méthode CMR afin de connaître l'effectif total (adultes nicheurs et non nicheurs).



Densité de pies dans les parcs urbains (suite 2/2) :

Comment avons-nous procédé ? Pour les éléments **(1)** du tableau 5, nous avons extrapolé les résultats obtenus dans les 6 espaces verts précédents à l'ensemble des parcs et jardins du département. Pour les autres éléments du paysage urbain **(2)**, nous nous sommes basés sur la densité moyenne issue d'études récentes (2000-2004) mentionnées dans la littérature (voir Jerzak 2005 et Ferandez-Juricic, 2001, pour 5 villes de Pologne et Madrid les densités moyennes sont de 10 couples/_{km2}). Enfin, pour les densités de pies à la campagne, nous nous sommes basés sur le rapport des abondances relatives entre ville et campagne d'après le STOC en 2005 (restreints à la région Ile-de-France, cela donne une densité à la campagne = densité ville x 0.44=0.24 nicheurs/_{km2}).

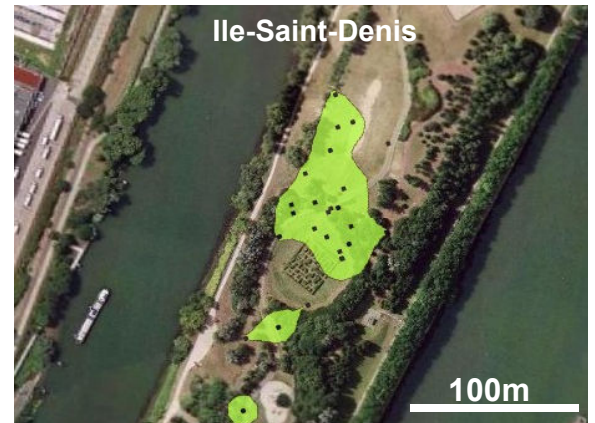
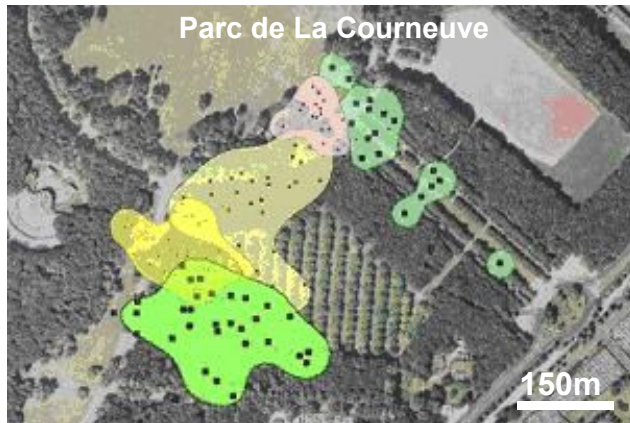
A l'échelle du département, la densité moyenne dans les habitats disponibles est donc estimée à **0.25 couples par hectare**.

Matrices	Eléments	Surface (ha)	Effectif nicheur
Ville	(1) Parcs et jardins, terrain vacant, terrain de sport	3403	2995
	(2) Autres (cimetières, allées plantées, bord d'autoroute, parking, aéroport)	3419	684
Campagne	(3) Bois, cultures, autres cultures	2582	612
Total	Seine-Saint-Denis	9404	4291

Tableau 5 : Effectif nicheur estimé en Seine-Saint-Denis. C'est une extrapolation de densités connues par habitat aux surfaces d'habitats disponibles dans le département (Institut D'aménagement Et D'urbanisme De La Région Ile-De-France 2001). Ont été exclues les surfaces bâties strictes (habitats individuel et collectif, zones industrielles), les chantiers et les surfaces en eau.

1.3.4-A l'échelle des territoires

En 2004, nous avons suivi 15 couples de pies afin d'estimer la surface moyenne de territoire et sa variabilité. Les surfaces défendues vont de 0.5 à 4.5ha (moyenne = 1.2ha, CV=0.6).



Figures 13bis : Cinq territoires modélisés en reproduction sont représentés pour exemple, ainsi que les localisations des pies (une couleur = un territoire en 2004, avec la méthode des *Kernels fixes*).

Chap2-Variations démographiques

2.1/Introduction

Deux des 3 processus démographiques sont étudiés ici ; la fécondité et la survie. La dispersion est abordée d'un point de vue qualitatif et n'a pas fait l'objet d'un travail approfondi. Notre objectif général est de décrire les variations de ces 2 paramètres entre habitats. Cet aspect est important étant donné les contrastes de distributions et de tendances. Ces variations sont-elles liées à de meilleures survie et fécondité en ville ou le résultat d'une mobilité des individus par migration/dispersion d'un habitat vers un autre ? Au delà du cas de la pie, la question des processus démographiques responsables des distributions d'espèces en ville est importante afin de comprendre les raisons de la présence ou de l'absence d'une espèce donnée. C'est un bon exemple pour démontrer l'intérêt d'approche populationnelle, complémentaire à l'étude des communautés. En effet, comment expliquer la baisse habituelle de diversité spécifique en ville (Marzluff 2001), si ce n'est en abordant les processus de maintien et de déclin des populations de ces mêmes espèces.

En ville, la baisse de diversité spécifique s'accompagne d'un accroissement de l'abondance de certaines espèces qui se révèlent mieux adaptées à l'Homme. C'est le cas des corvidés (Mcgowan 2001, Soh et al. 2002, Marzluff and Neatherlin 2006), et en particulier la pie (Jerzak 2001). Les variations de la fécondité (*i.e.* le nombre de descendants Clobert and Lebreton 1991) entre habitats sont en général bien documentées car ce paramètre est relativement accessible. Pour la pie, la reproduction est souvent meilleure en ville par rapport à la campagne. Dans cette étude, nous avons comparé la fécondité des pies en ville (SSD et littérature) à celle d'habitats non-urbains (littérature).

La fécondité, étudiée séparément de la survie, n'est pas suffisante pour prédire les variations d'effectifs car une bonne fécondité n'implique pas forcément une meilleure survie. Au contraire, survie et fécondité font parfois l'objet de compromis à l'échelle individuelle et entre populations (Lindstrom 1999). Cela signifie qu'un plus grand effort à la reproduction peut se traduire par une baisse de la survie ou inversement. Ce compromis survie-fécondité a fait l'objet de nombreux travaux, et existe par exemple chez le Geai à gorge blanche entre populations d'habitats urbain et non-urbain (Breininger 1999). Il est aussi suspecté chez le merle noir (Gregoire 2003)⁸. Paradoxalement, la survie est un paramètre peu connu dans le cas de la pie, peut-être parce que cette information est plus difficile à obtenir. Nous connaissons donc peu de choses sur

⁸ Les implications évolutives de tels compromis pour les individus, les populations et les espèces sont naturellement importantes mais ne font pas l'objet de cette thèse.

l'importance de ce processus et les facteurs qui le déterminent. Notre objectif est l'estimation de la survie annuelle adulte et juvénile, de même que les variations de ce paramètre dans différents contextes d'habitats (et de piégeage, partie III). Étant donné les tendances d'effectifs, nous faisons l'hypothèse d'une meilleure survie dans les habitats urbains.

Qu'en est-il de la dispersion ? Dans le cas d'espèces mobiles comme les corvidés, l'immigration et l'émigration peuvent conduire à une indépendance entre la démographie locale d'une population et son évolution. Cela signifie que les processus à large échelle (dispersion/migration) 'dominent' les processus locaux tels que la fécondité et la survie locale. Pour autant, la dispersion peut-elle aboutir à limiter l'effectif d'une population 'source' (*i.e.* avec un taux de croissance >0) tout en alimentant une population 'puits' (taux de croissance <0) au point de voir ses effectifs croître et atteindre sa capacité de charge ? Cette hypothèse dépasse largement l'idée du seul effet 'rescue', conséquence possible d'un fonctionnement 'source-puits'. En théorie, c'est possible (Pulliam 1988, Baillie et al. 2000). En pratique, un tel fonctionnement a été montré chez la Corneille américaine *Corvus brachyrhynchos* (Marzluff et al. 2001, McGowan 2001) dont les effectifs urbains sont largement décuplés par l'émigration d'individus des habitats non-urbains vers la ville. Pour la pie, la dispersion est connue par l'analyse des reprises de pies baguées sur de larges échelles (Paradis et al. 1998). Les distances moyennes de dispersion sont comparables à celles de la corneille noire ou du pigeon ramier (pour la dispersion juvénile surtout, *i.e.* 7.9km pour la pie). Par conséquent, ce paramètre ne doit pas être négligé dans la compréhension du fonctionnement des populations de pies. Nous ne l'avons pas abordé dans cette thèse. Néanmoins, nous apportons une information qualitative à partir de contrôles de pies baguées entre les espaces verts de SSD. La comparaison des variations d'abondances observées et modélisées entre habitats peut aussi être une information indirecte pour proposer des hypothèses sur les patrons de dispersion.

2.2/Méthodologie

2.2.1-Fécondité

Nous testons les variations de fécondité entre habitats. Comme la fécondité n'est pas toujours corrélée à toutes les composantes de la reproduction (*e.g.* taille de ponte, succès d'éclosion), nous avons mené un suivi complet de la reproduction, de la ponte jusqu'à l'envol des jeunes pies.

Suivi des nids :

A partir d'une cartographie des nids en 2004, 48 couples furent suivis cette même année dans 4 des 6 espaces verts suivis de la SSD poussins (parcs de Villeteuse et de La Bergère exclus), de la ponte jusqu'à l'envol des. Comment avons-nous procédé ? Les

nids suivis font partie des nids construits en 2004 et notés lors du suivi extensif. Ils ont été choisis pour leur accessibilité (entre 2 et 20m de haut) mais sans préférence pour l'essence de l'arbre (Pin noir, peuplier, saule, bouleau, charme, chêne, érable, merisier, aubépine, laurier...). Le suivi des nids commença avant la ponte (mi-mars) et nous faisons une visite par nid tous les 3 jours pour estimer la date de ponte du premier œuf (à partir du 1^{er} œuf, chaque jour un autre est pondu). Des visites moins régulières (tous les 7 jours) ont permis ensuite de suivre le succès des couvées et des nichées. Nous avons estimé :

-La date de ponte du premier oeuf.

-Le nombre d'œufs pondus.

-Le succès des nids : proportion de couples ayant produit un poussin au moins.

-Le nombre de jeunes à l'envol (âgés de 14 jours).

En moyenne, 5 visites par nid ont été effectuées par le même observateur et jamais plus de 9 au total pour ne pas trop déranger la reproduction. Les nids ayant fait l'objet d'un échec à la première ponte (aucun oeuf éclos) ont été suivis une fois par semaine jusque fin juin afin de tenir compte d'une éventuelle ponte de remplacement.

Ces résultats sont confrontés à la littérature (tableau 1). Nous distinguons les travaux menés en milieux urbains et non-urbains en Europe. Les comparaisons entre habitats à large échelle sont néanmoins délicates étant donné les biais géographiques (de latitude essentiellement) et d'années (publications de 1965 à 2006). D'après Birkhead (1991) les variations latitudinales dans les dates de pontes seraient faibles (dates retardées pour les latitudes élevées). Cependant, ne prenant pas en compte l'effet de l'année, ses conclusions sont discutables. Dans un contexte de changements climatiques, nous verrons dans quelles mesures ce dernier effet a son importance.

2.2.2-Survie

Au début de la thèse en 2003, aucune donnée 'historique' de baguage de pies n'était exploitable dans la base du CRBPO dans le but d'estimer les survies annuelles par méthodes de Capture-Marquage-Recapture CMR⁹. A l'échelle de cette thèse, l'enjeu est de mettre en évidence les variations de survie entre habitats et dans des contextes différents d'effort de piégeage, notamment en fournissant les premières estimations de survies juvéniles et adultes dans les parcs du 93. Étant donné nos objectifs, quelles méthodes et estimateurs utiliser ?

⁹ Dans la littérature, 4 travaux font mention d'estimation de la survie à partir du retour de bagues de pies retrouvées mortes (Birkhead 1991, Peach et Balmer 1997).

a-Survie par CMR : dans les espaces verts du 93 :

La survie juvénile a été étudiée sur 12 mois à partir du suivi visuel de juvéniles bagués au nid avant l'envol (*i.e.* entre le 14^e et le 20^e jour). En mai 2003, au total 80 poussins ont été bagués au nid dans trois espaces verts (22 poussins à l'aéroport du Bourget, 27 et 31 poussins aux parcs de La Courneuve et du Sausset). Chacun est équipé d'une combinaison unique de couleurs visible à distance. Un suivi visuel avait lieu chaque mois à période plus ou moins régulière (+/- 1 semaine) le long d'un transect fixe parcourant chaque site. La survie juvénile mensuelle a été estimée à partir des capture-recaptures au cours des 12 mois suivant l'envol ($n=87$ contrôles visuels). Supposant une probabilité de contrôle visuel des pies inférieure à 1, nous avons eu recours à la modélisation de la survie apparente (ϕ) et de la probabilité de recapture (p) en utilisant le programme MARK (White and Burnham 1999). Les estimations sont issues du modèle sélectionné suivant le critère d'AIC (Burnham and Anderson 2002). L'approche suivie a été d'estimer les survies moyennes mensuelles afin d'estimer la survie annuelle à partir du produit des probabilités mensuelles. Nous testons aussi les différences de survie entre parcs.

b-Estimer la proportion d'immaturs reproducteurs :

L'étude de la survie des pies par les méthodes CMR n'était pas réalisable à l'échelle de plusieurs habitats en France sur la durée d'une thèse. Nous avons choisi une approche alternative à l'estimation de la survie individuelle, qui consiste à estimer la proportion d'immaturs à partir du rapport du nombre de jeunes pies reproductrices (les immaturs) sur le nombre de pies plus âgées (les adultes). Nous nous sommes focalisés sur la structure d'âge de la population reproductrice pour des raisons pratiques. Les nicheurs sont les seuls à être capturés par le réseau national des piègeurs et donc les seuls à pouvoir être échantillonnés à cette échelle. Les immaturs (*i.e.* pies en fin de 1^e année) sont distingués des adultes (*i.e.* pies de 2^e, 3^e...année) à partir du plumage. A l'équilibre (structure d'âge stable), la proportion de Nicheurs Immaturs (NI) dans la population est liée à la densité (Birkhead 1991). Dans ce cas, seules les pies adultes (NA), c'est-à-dire les plus dominantes, se reproduisent, les nicheurs immaturs, c'est-à-dire les moins expérimentés, étant généralement privés de territoire. Sous l'effet de perturbations modifiant la survie, certains territoires de pies sont laissés vacants et sont alors investis par les immaturs qui accèdent à la reproduction. La proportion d'immaturs est alors plus élevée qu'à l'équilibre.

La proportion d'immaturs parmi les reproducteurs (NI) est donc un indicateur composite de la survie moyenne de la population et de la probabilité d'accéder à la reproduction,

c'est-à-dire le recrutement. Pourquoi ? A cause de la territorialité des couples, la densité de reproducteurs abaisse cette proportion en limitant le nombre de territoires accessibles pour les immatures, donc leur recrutement. Le nombre de territoires occupés étant aussi lié à la survie des nicheurs, NI augmente quand la survie baisse. La proportion de nicheurs immatures est donc un indicateur qui va dans le sens d'une baisse de la survie même s'il ne permet pas de l'estimer directement.

$$\% \text{ Nicheurs Immatures } (\%NI) = \frac{\text{Effectif d'immatures piégés (NI)}}{\text{Immatures et adultes piégés (NI+NA)}}$$

Les variations de la proportion de nicheurs immatures ont aussi l'avantage d'exprimer les variations d'âge à la première reproduction (les pies sont capables de se reproduire dès leur 1^{ère} année). Plus la proportion d'immatures parmi les nicheurs est grande, plus l'accès à la reproduction est précoce. Cette information est importante car l'âge détermine en partie le succès reproducteur (Reese and Kadlec 1985). Une baisse de survie de la population pourrait donc avoir aussi pour conséquence une baisse de la fécondité.

En conclusion, si la proportion de nicheurs immatures d'une population ne permet pas de répondre à la question de sa viabilité (ça reste un indice composite), il apporte des informations pertinentes pour le diagnostic des causes de mauvais état de conservation.

-Biais liés à l'échantillonnage :

Le réseau des piègeurs mobilisé en 2003 et 2004 est une formidable opportunité pour décrire les variations d'âge ratio des reproducteurs. Quels sont les biais associés à l'échantillonnage et sont-ils un problème ?

La méthode de piégeage la plus fréquente utilise une pie captive (un 'appelant') comme leurre pour attirer le couple du territoire où est placée la cage. Cette méthode sélectionne les reproducteurs en tirant partie de leur comportement de défense du territoire. Les captures de pies se font donc pendant la reproduction de mars à septembre.

(1)-La probabilité de capture d'un nicheur dépend t'elle de son âge ?

Nous n'avons pas d'information à ce sujet et il est probable que la proportion de pies immatures dans notre échantillon ne représente pas la vraie part d'immatures parmi les reproducteurs. Ce biais pourrait exister si par exemple les immatures, moins

expérimentés, se faisaient plus souvent capturés. Néanmoins si ce biais peut exister, il ne devrait pas changer entre habitats. En effet, il y a peu de chances que le comportement des pies soit différent entre adultes et immatures suivant l'habitat. La probabilité de capture d'une pie devrait surtout dépendre de l'activité de défense de son territoire, qu'elle soit immature ou adulte.

En revanche, les reproducteurs défendent plus ou moins leur territoire pendant la saison de piégeage suivant l'état d'avancement de la reproduction. Les immatures se reproduisant en moyenne environ 1 mois plus tard que les adultes (Birkhead 1991), ils pourraient être moins capturables que les adultes en début de saison (mars, avril) et plus souvent capturables en fin de saison (mai, juin). Néanmoins ce biais n'a jamais été montré. Pour en tenir compte, l'effet de la date de capture est ajouté dans les modèles statistiques. D'une façon générale, nous supposons que les piégeurs ont renvoyé toutes les ailes des pies piégées ou au moins un certain nombre choisi au hasard.

(2)-Quelle est la représentativité de notre échantillon ?

À la base, le piégeage n'est pas utilisé pour échantillonner les populations, mais pour les limiter en éliminant certains individus. Nous avons sollicité les piégeurs dans le cadre habituel de leur activité mais que représente cet échantillonnage ? Les captures ont lieu dans plusieurs types d'habitats et les piégeurs sont bien répartis en France. La pie est aussi une des espèces les plus piégées (ROC 2000). L'enquête 'pie' a montré qu'un même piégeur agit régulièrement dans le temps (au mieux au printemps de chaque année) et sur des territoires qui lui sont familiers (une commune ou un canton). D'année en année, le piégeage est donc concentré sur certains sites. À l'échelle d'un département, toutes les communes ne font cependant pas l'objet d'une activité de piégeage. Par conséquent, l'effort de piégeage, variable dans l'espace mais régulier au cours des années, sur certains sites, devrait conduire à une structuration spatiale entre populations piégées et non-piégées. Si nous supposons que le piégeage des pies affecte la dynamique des populations piégées de façon plus ou moins importante, l'échantillon d'ailes de pies ne serait pas représentatif de la population totale mais seulement de celle soumise au piégeage. C'est l'hypothèse que nous faisons.

Dans cette partie, nous nous limitons donc à décrire les variations entre les principaux types d'habitat des variations d'âge ratio de pies reproductrices piégées.

-Définition de l'habitat

Chaque piégeur définit l'habitat principal dans lequel il pose ses cages. Pour cela, il classe les environs dans un rayon de 200m à partir d'une liste de 4 habitats types proposés : les milieux bâtis (de type hameau, lotissement, village ou ville), les espaces

verts (Parcs entretenus, terrain de sports), les milieux agricoles (de types cultures, vergers, vignes, élevages ou ferme) et les espaces naturels (bois, prairie et pelouse naturelle, garrigues).

Afin de compléter la description de l'habitat, nous avons bénéficié d'informations supplémentaires en 2004 sur la distance estimée par le piégeur entre le piège posé et la plus proche habitation (réalisé par 26 piégeurs, associations, DDAF et FDC¹⁰ du réseau, dans 36 communes). Cette distance est bien sûr une mesure approximative de la distance réelle mais nous supposons que l'erreur de précision soit faible et constante entre piégeurs.

-Analyse statistique

Nous testons les effets statistiques de l'habitat sur la variable dépendante proportion de nicheurs immatures (%NI). Dans tous les modèles, l'effet de l'habitat est ajusté à celui de la date de piégeage (*i.e.* jour de l'année).

Par exemple, dans le modèle (A) :

$$\text{Logit}(\%NI) \sim \text{jour de capture (1)} + \text{habitat principal (2)}$$

L'effet du facteur (2) est ajusté à l'effet du premier. Les effets de la localité et du département sont ajoutés au modèle précédent comme facteurs aléatoires dans un modèle mixte Generalized Linear Mixed Model (GLMM), où nous supposons une distribution binomiale de la proportion d'immatures reproducteurs, en utilisant la fonction de lien logit. Tout facteur dont l'effet statistique n'est pas significatif est retiré du modèle. Les résultats statistiques et les représentations graphiques sont ceux du GLMM. Toutes les analyses utilisent les packages *car*, *mass* et *mgcv* du logiciel statistique R version 2.3.1. (R Development Core Team 2006).

¹⁰ DDAF/ Direction Départementale de l'Agriculture et des Forêts, FDC/ Fédération Départementale de Chasse

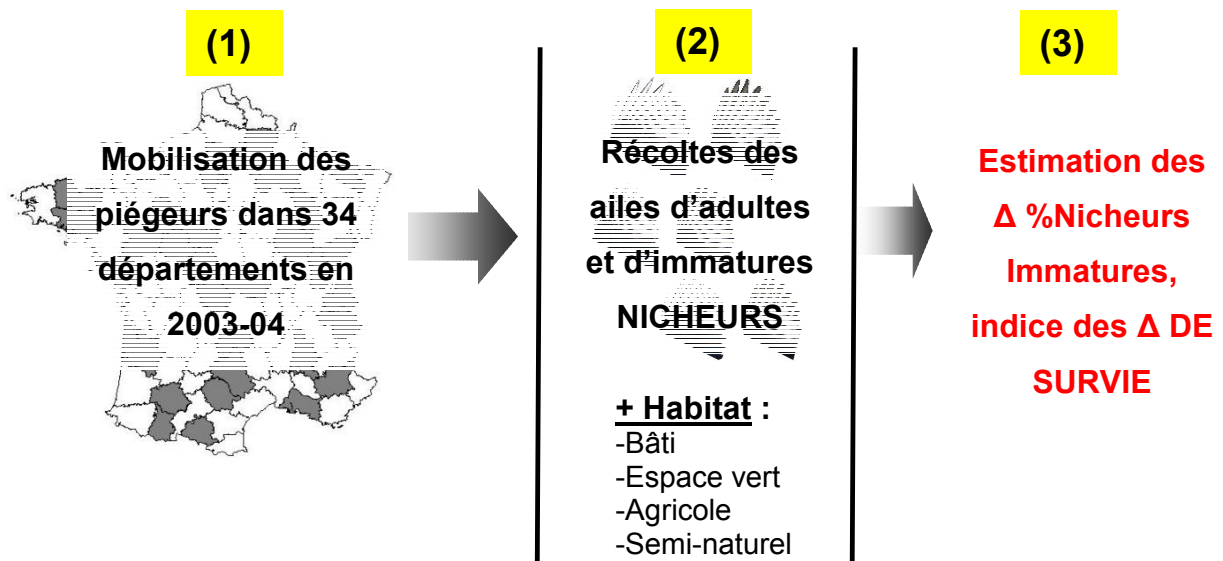


Figure 15 : Les 3 étapes de l'étude des variations de la proportion d'immatures dans la population reproductrice.

2.3/Résultats

2.3.1-Variations de la biologie de la reproduction entre habitats.

Globalement, le niveau de reproduction est meilleur dans les habitats urbains même si la différence du nombre de poussins produits par couple est faible (tableau 6). Egalement, la reproduction semble meilleure dans les parcs urbains de SSD par rapport aux habitats urbains mentionnés dans la littérature. La différence de poussins produits par couple entre la ville et la campagne ne s'explique pas par un plus grand nombre d'œufs pondus mais par un meilleur succès de l'ensemble des couples. Au sein des parcs de la SSD, nous montrons aussi une forte variation de productivité du nombre de poussins (intervalle de confiance : [0 ;7.1]).

Une partie de ces jeunes pies survivra et se reproduira dans les parcs. Pour chaque nouveau couple, la première reproduction dépend de l'acquisition d'un territoire. Dans les parcs, les fortes densités impliquent que toutes les jeunes pies ne se reproduisent pas l'année suivant leur naissance. Par un suivi de 140 jeunes bagués au nid ou juste après leur envol et de 94 jeunes adultes depuis 2003, nous avons estimé que les pies des parcs accèdent en moyenne à leur première reproduction en majorité à la fin de leur 2^e année (à l'âge moyen de 1.85 ans, intervalle de confiance : [1 ;4.5]). Les comparaisons que nous avons faites entre habitats sur la base de travaux menés il y a parfois plus de 40 ans sont délicates en raison de biais géographique et d'années.



	SEINE-SAINT-DENIS		LITTÉRATURE ¹	
Habitats	Urbain (parcs)	Urbain (n=10)	Non urbain (n=14)	
Date médiane de ponte (min/max)	6 avril [29 mars ; 13 avril]	8 avril [26 mars ; 15 avril]	14 avril [12 ; 22 avril]	
Taille moyenne de ponte :	5-6 œufs (5.6)	6 œufs (5.8)	6 œufs (5.9)	
% des nids avec un poussin et plus :	68%	54% [40 ; 68]	36% [17 ; 64]	
Nombre moyen de poussins ² par couple :	de 2 à 3 (2.6)	de 1 à 2 (1.7) [1.1 ; 3.2]	de 1 à 2 (1.3) [0.4 ; 2.6]	
Nombre moyen de poussins par couple à succès ³ :	4 (3.9)	de 2 à 3 (2.7)	3 (3.1)	

¹ Résultats de 25 études en Europe / ² Avant l'envol du nid / ³ Couple donnant au moins un poussin à l'envol.

Tableau 6 : Comparaison entre habitats des principaux paramètres de la reproduction de la pie.

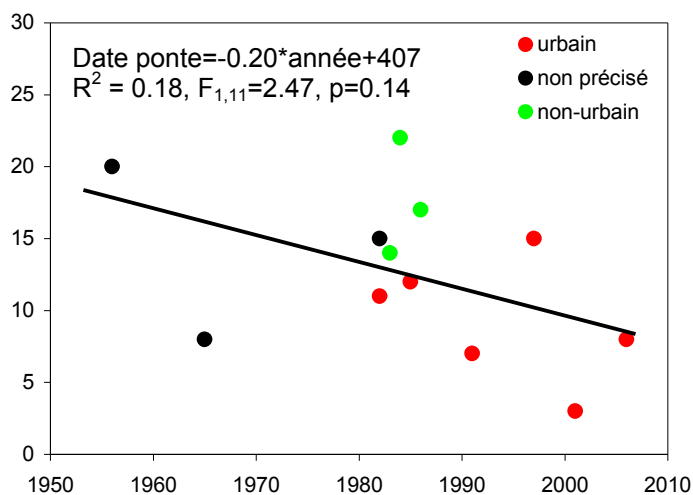


Figure 16 : Variations de la date de ponte suivant l'année de publications des articles sur la biologie de la reproduction des pies (n=13 études en Europe, cf tableau 1).

Au Royaume-Uni par exemple, la presque totalité des paramètres de reproduction de la pie montrent une variation importante entre 1966 et 2004 (British Trust for Ornithology

2006b). Les différences observées entre habitats urbains et non-urbains pourraient donc être la conséquence de tout autre chose que de l'habitat.

D'après la figure 16, on suspecte par exemple un avancement de la date de ponte dans le temps même si la relation n'est pas significative. En tenant compte de l'habitat, l'effet statistique de l'année sur la date moyenne de ponte ne devient pas plus significatif (ANOVA : $F_{1,9}=1.04$, $p=0.34$). En revanche, nous observons une tendance à un effet de l'habitat sur la date de ponte (et en tenant compte de l'effet de l'année) ($F_{2,9}=3.91$, $p=0.06$), indiquant une date de ponte avancée dans les habitats urbains. En revanche, le nombre moyen de poussins produit par couple est indépendant de l'année ($F_{1,20}=0.14$, $p=0.72$) mais dépendant de habitat ($F_{1,20}=4.52$, $p=0.05$), avec plus de poussins produits par couple dans les habitats urbains.

2.3.2-Survie :

a-Dans les parcs urbains :

La survie mensuelle juvénile a été estimée pour une seule année (de mai 2004 à juin 2005) à partir du baguage et du suivi visuel des pies. Selon la sélection de modèles (tableau 7), la survie mensuelle reste constante sur l'année (test LR Modèles 1-2: χ -square=2.08 , $p=0.35$). D'après le modèle 1 : {Phi(.) p(sites)}, la survie apparente mensuelle des pies dans leur première année (de juin à mai de l'année suivante) est égale à 0.89 [0.85 ; 0.93] CI, soit une survie annuelle pour l'année 2004 de 0.26.

N°	Modèles	AIC	Δ	w	np	Déviante
1	Phi(.) p(sites)	474.83	0.00	0.75	4	209.31
2	Phi(sites) p(sites)	477.08	2.25	0.25	6	207.23
3	Phi(.) p(.)	490.80	15.97	0.00	2	229.49
4	Phi(sites+mois) p(sites)	490.88	16.05	0.00	17	194.72
5	Phi(sites) p(.)	490.89	16.06	0.00	4	225.38
6	Phi(sites+mois) p(sites+mois)	507.26	32.43	0.00	29	176.50
7	Phi(sites*mois) p(sites+mois)	669.33	194.50	0.00	65	169.21
8	Phi(sites*mois) p(sites*mois)	686.23	211.39	0.00	72	132.65

Tableau 7: Sélection des modèles de survie juvénile de la pie dans les parcs urbains (Δ : différence d'AIC entre le modèle donné et le modèle 1, w : poids du modèles, np : nombre de paramètres).

Malheureusement, aucun suivi les autres années n'a été mené ce qui relativise la portée de cette estimation car la survie est un paramètre variable dans le temps.

b-Déséquilibre de population entre habitats :

-Où, quand et combien de pies ont été piégées ?

Années	Nombre de départements	Nombre de communes	Nombre de piégeurs	Nombre d'ailes de pies collectées
2003	20	169	54	1508
2004	27	111	44	1348

Tableau 8 : Effort de collecte par le réseau 'PIEGEURS'. Sur les 2 années d'enquête, 34 départements et une centaine de piégeurs ont participé, 2856 ailes de pies ont été reçues soit environ 2% de l'effectif annuel piégé dans ces mêmes départements.

A partir des ailes de pies reçues au Muséum, l'âge des individus piégés a été déterminé de façon sûre dans 98% des cas (en tant que juvéniles, immatures et adultes). Les informations sur la date de capture, la localité et l'habitat ont été documentés dans 67% des cas. Afin d'estimer le déséquilibre entre immatures et adultes, nous avons retenu les informations issues du piégeage de 776 immatures et de 873 adultes de 2003 à 2004.

Adultes et immatures sont surtout piégés d'avril à juin (figure 17), c'est-à-dire de la ponte jusqu'à l'envol des poussins. Après l'envol du nid, les juvéniles sont susceptibles d'être capturés en même temps que leurs parents sur le territoire. Dès le mois de juillet, les

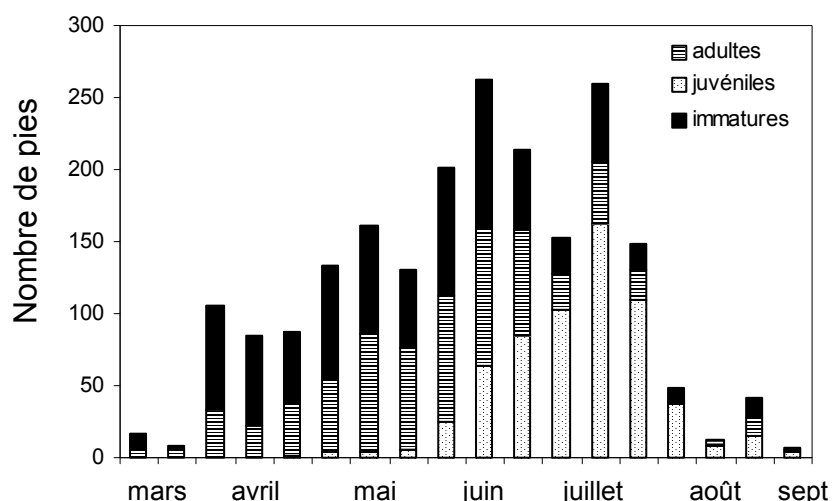


Figure 17 : Chronologie des captures et effectifs piégés en 2003 et 2004.

captures de reproducteurs diminuent car les adultes et les immatures sont en mue et restent peu visibles. En septembre, les juvéniles s'émanent et quittent le territoire des

parents qui n'est alors plus défendu. La fin de la saison de reproduction marque l'arrêt du piégeage car les couples ne sont plus territoriaux.

-Variations du déséquilibre de population :

La proportion de reproducteurs immatures diminue au cours de la saison de piégeage ($F_{1,471}=7.50$, $p<0.01$). D'autre part, nous montrons que les populations nicheuses soumises au piégeage ont une structure d'âge qui varie entre habitats. ($F_{3,471}=5.17$, $p=0.002$). L'interaction entre l'habitat et le jour de piégeage n'est pas significative ($F_{3,471}=0.04$, $p=0.99$).

L'âge moyen des populations nicheuses piégées varie de sorte que les populations des habitats agricoles et semi-naturels sont plus jeunes (respectivement 55 et 64% sont des immatures) contrairement à celles nichant en milieux bâtis et dans les espaces verts (42 et 47% sont des immatures, figure 18). Cette analyse offre un diagnostic rapide de la structure d'âge et supposerait un effet statistique positif de la proximité à l'homme sur l'âge moyen des populations.

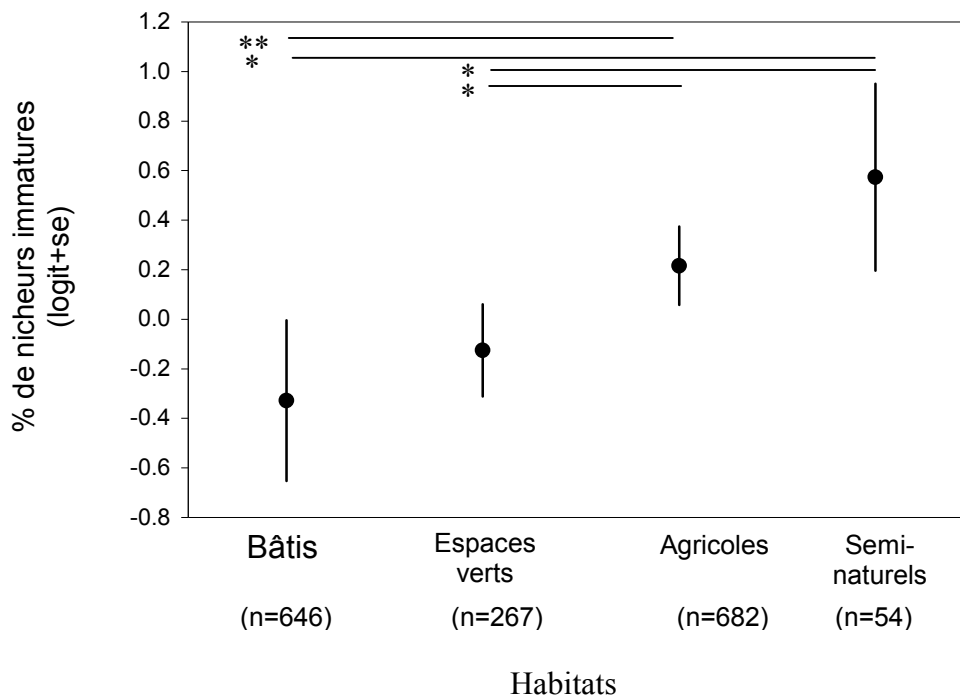


Figure 18 : Variations entre habitats de la proportion d'immatures reproducteurs (de 2003 à 2004, * $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$).

En 2004, nous avons bénéficié de la part des piégeurs d'une information supplémentaire ; la distance de piégeage à la plus proche habitation :

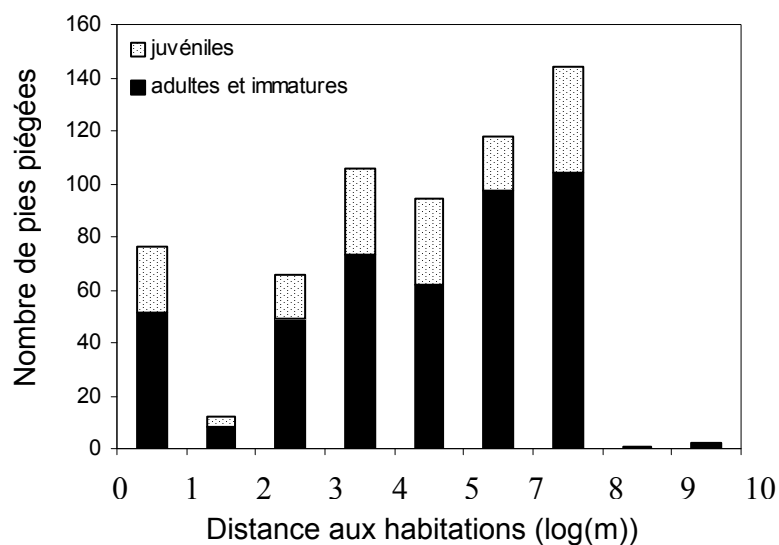


Figure 19 : Effectifs piégés suivant la distance aux habitations (n=619 pies en 2004).

Assez logiquement, la distance à la plus proche habitation est corrélée à l'habitat décrit par le piégeur. La distance moyenne de piégeage est de 21m en milieux bâtis (se=1), de 158m (se=5) dans les habitats agricoles, de 402m (se=19) dans les habitats semi-naturels et de 503m dans les espaces verts (se=98). La colinéarité entre les 2 facteurs 'type d'habitat' et 'distance' nous empêche de tester dans un même modèle leur effet sur le

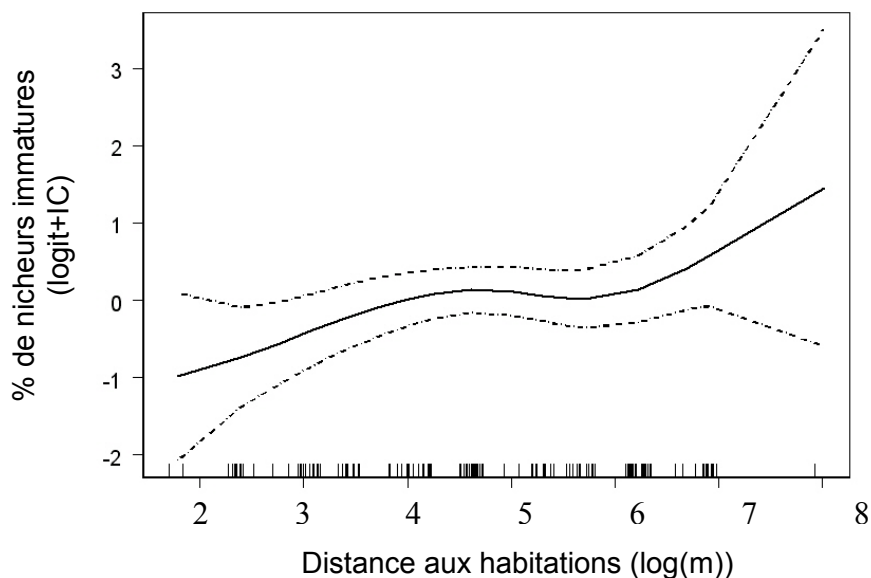


Figure 20 : Variations De la proportion de nicheurs immatures en fonction de la distance à la plus proche habitation (+IC : intervalle de confiance).

déséquilibre. Deux modèles statistiques intégrant pour l'un le facteur *habitat* (Modèle 1) et pour l'autre la *distance* (Modèle 2) ont été comparés suivant le critère d'AIC (Akaike's Information Criterion, Burnham et Anderson 2002). Pour des AIC différentes de plus de 2, le modèle le mieux ajusté aux données est celui présentant la plus basse valeur d'AIC. Dans notre cas, le modèle 2 prenant en compte la distance à la plus proche habitation est le plus parcimonieux ($AIC_{M1}=335.6$, $AIC_{M2}=331.0$). Il montre un effet positif de la distance à la plus proche habitation sur la proportion d'immatures (figure 20, $F_{1,105}=7.23$, $p<0.01$).

Chap3-Discussion

Les variations de distribution et d'abondance des pies

Les dynamiques temporelle et spatiale de la pie en France ont pu être modélisées à partir d'approches nouvelles supposant une détection imparfaite de l'espèce. La modélisation s'est faite à plusieurs niveaux (du territoire au paysage) afin de comprendre l'emboîtement des dynamiques dans le temps et l'espace.

-Dans cette étude, le niveau spatial le plus haut est le paysage (4km²). A ce niveau, nous avons estimé les taux d'occupation et les paramètres liés (*i.e.* les taux d'extinction et de colonisation). La modélisation s'est faite sans formulation *a priori* d'hypothèses sur les sources de variations des paramètres d'occupation. Nous décrivons la réponse des populations de pies au type d'habitat et à l'urbanisation des paysages. Sur la période 2001-2005, nous montrons globalement que l'occupation du paysage par la pie en France n'a pas évolué ($\bar{\lambda} \psi_{2001-2005} \sim 1$). Cette stabilité nationale cache pourtant l'existence d'évènements d'extinction et de colonisation d'une année sur l'autre à l'échelle d'un paysage donné. Nous montrons que ces processus d'extinction et de colonisation ne se font pas au hasard, mais qu'ils sont fortement influencés par le type d'habitat et sa dynamique récente. Nos résultats confirment la colonisation et l'expansion des pies dans les habitats urbains (Jerzak 2001), ce qui rend cette espèce encore plus proche de l'homme. L'expansion de la pie est plus forte dans les paysages urbanisés modérés à denses (>21% de surfaces urbanisées). Elle est renforcée dans les habitats urbains et dans une moindre mesure dans les habitats agricoles. Face à cette expansion, la disparition de la pie des paysages peu urbanisés et spécialement dans les habitats semi-naturels est inattendue car non mentionnée dans la littérature récente (Jerzak 2001). La pie décline notamment dans des paysages qui auraient été 'renaturalisés' entre 1992 et 2002 (taux d'urbanisation <0). Néanmoins, ces évènements de retour à un paysage plus naturel sont rares et ne peuvent en rien expliquer les forts déclin d'occupation dans les habitats non-urbains. Même si la pie reste une espèce commune, l'évolution de la distribution des populations renforcent les contrastes de présence de la pie dans le paysage. Les changements en cours signifient clairement que la pie en France change d'habitat, ses limites de présence se déplaçant progressivement des habitats non-urbains vers les villes. A l'échelle du paysage, la pie disparaît donc des campagnes. Ces changements indiquent que la pie est sensible à l'urbanisation plutôt qu'à quelque chose d'autre qui pourrait affecter la totalité de son aire d'occupation (*e.g.* les changements climatiques).

-A l'échelle d'un paysage urbain, la dynamique d'expansion de la pie a été décrite dans les espaces verts de SSD sur une courte période (3 ans). Nous montrons la

croissance rapide des effectifs et la colonisation de nouveaux espaces verts. Trois années de suivis ne suffisent pas pour montrer une quelconque tendance mais cette observation est cohérente avec l'idée d'une poursuite de la colonisation des villes par les pies et le renforcement des effectifs encore récemment. Malgré les fortes densités observées en SSD Seine-Saint-Denis (0.25 couples par ha), la population n'aurait pas encore atteint de seuil d'effectifs à l'échelle des espaces verts du département. Sur la même période 2001-2003, l'expansion des populations n'a pas été uniforme partout étant donné l'augmentation plus modérée des effectifs dans la région (+28% en Ile-de-France contre +56% en Seine-Saint-Denis). Il est probable que la dynamique de colonisation des parcs urbains se fasse de la périphérie vers les centres villes. La composition et l'arrangement des éléments du paysage sont probablement des éléments clés de cette dynamique (partie III).

-A l'échelle du territoire, la façon dont les pies exploitent l'habitat en reproduction dépend des ressources accessibles (la nourriture, le partenaire, l'habitat pour le nid, Birkhead 1991). Les limites et la surface du territoire expriment donc les contraintes de l'environnement auxquelles le couple est soumis (qualité, quantité et prévisibilité de la ressource, présence de compétiteurs, niveau de population...). Dans les espaces verts de SSD, la surface moyenne des territoires est faible (1.2ha) en comparaison des surfaces calculées dans d'autres contextes d'étude. Dans la littérature, la surface minimale du territoire pour les couples européens est de 5-6 hectares en milieux plus naturels (Baeyens 1981b, Vines 1981, Birkhead et al. 1986). Néanmoins, Birkhead nota une forte variation de densité et une structuration spatiale des couples plus ou moins lâche suivant le type d'habitat. Même si nos méthodes d'estimation du territoire sont un peu différentes de celles des autres auteurs¹¹, la qualité de l'habitat des parcs urbains et des individus devraient expliquer les plus faibles surfaces utilisées en ville. Dans les parcs urbains, les territoires sont aussi peu dispersés, avec des limites souvent contiguës, et avec un renforcement de la territorialité (les territoires sont défendus toute l'année, *pers.obs.*). Ces résultats signifient que l'augmentation des densités de pies dans les espaces verts et plus généralement dans les paysages urbains est en grande partie liée à un renforcement des effectifs nicheurs, rendu possible par une réduction de la surface des territoires. En parallèle, la saturation des sites de nidification conduit à un accroissement du nombre de pies non reproductrices (Birkhead 1991). Cette fraction de la population concerne les immatures et les adultes n'ayant pas acquis de territoire. Dans le cas de fortes densités comme en ville, logiquement ces individus 'flottants' devraient représenter une part

¹¹ La méthode des 'polygones convexes' utilisées dans les autres études surestime les surfaces de territoire car elle y insère des surfaces non utilisées.

importante des effectifs (de 30 à 60% en SSD, de 5 à 60 % en dehors des villes, Baeyens 1981a, Hogstedt 1981, Birkhead 1991, Birkhead et al. 1986). Au delà de la part non négligeable que cet effectif représente dans la population, le regroupement de ces individus non territoriaux à l'échelle d'un domaine vital partagé par tous renforce l'impression de densités.

Mécanismes spatiaux liés aux distributions

Logiquement, les mécanismes d'extinction et de colonisation sont aussi affectés par l'urbanisation puisque ce sont ces processus qui déterminent la présence ou l'absence d'une espèce. Entre 2001 et 2005, plus les paysages étaient urbains, plus le taux de colonisation a été fort et le taux d'extinction faible. Le développement urbain améliore donc les chances pour la pie de s'implanter dans ce nouvel habitat, précédemment non occupé, et d'y persister au cours des années. Cependant, nous montrons à l'évidence que si la colonisation d'un site en ville est dépendante de l'état d'urbanisation, le maintien de la pie en ville a surtout été dépendant de l'intensité de l'urbanisation de 1992 à 2002. Ce résultat implique que les populations de pies auraient plus bénéficié de l'urbanisation récente qu'ancienne (*i.e.* avant 1992). Ce résultat est en accord avec une étude à long terme (1927-1987) menée dans le centre ville de Zielona Gora, Pologne (Jerzak 2001). L'abondance de pies augmenta le plus rapidement là où la rénovation et la 'revitalisation urbaine' eurent lieu. Jerzak associe cette croissance des pies à la plantation d'arbres et à la présence de déchets auparavant absents dans le paysage. Enfin, nos résultats suggèrent que le taux de colonisation varie entre habitats. La rareté des événements de colonisation (et de recolonisation) des habitats semi-naturels expliquerait la faible présence et la disparition de la pie dans cet habitat de 2001 à 2005 ($\bar{\lambda} \psi_{\text{semi-natural}} = 0.95 \pm 0.01$ (se)).

Sans rentrer dans les facteurs liés à l'habitat et qui sont à l'origine de ces patrons, que signifie l'urbanisation selon notre définition et à quoi répond la pie à travers cette dynamique ? Nous avons défini l'urbanisation par la proportion de surfaces artificielles bâties et aménagées pour la ville (par exemple ; les parkings, les espaces verts, les routes...). A partir des données TERUTI en France de 1992 à 2002, nous donnons donc l'état et la dynamique d'urbanisation d'habitats non-urbains (agricoles et semi-naturels). L'urbanisation est aussi souvent associée à la fragmentation de l'habitat d'origine, c'est-à-dire son morcellement en plusieurs sous unités plus ou moins connectées. Urbanisation et fragmentation seraient ainsi corrélées (ACDA, 2003). Généralement, la fragmentation est associée à de fortes abondances d'espèces habitat-généralistes grâce surtout d'une plus grande hétérogénéité d'habitats (Devictor et al., soumis). La pie répond-elle plus à l'urbanisation ou à la fragmentation ? Dans une analyse complémentaire, Devictor et

collaborateurs (soumis) montre un effet négatif de la fragmentation du paysage sur les abondances de la pie en France¹². Ce résultat permettrait de discriminer l'effet strict de l'urbanisation de celui du morcellement de l'habitat en unités discrètes (*i.e.* la fragmentation). La pie bénéficierait donc de la création de nouvelles surfaces urbaines et non pas de la fragmentation du paysage.

Causes proximales de la dynamique de la pie en France

Un certain nombre de processus sont supposés conduire aux phénomènes de colonisation, d'extinction et déterminer les patrons d'occupation et d'abondances (Pulliam 1988, Hanski 1999, Gaston and Blackburn 2002, Gaston et al. 2000). En utilisant la littérature et nos résultats sur la démographie des populations entre habitats, nous avons isolé les processus démographiques responsables de ces variations d'occupations.

En préliminaire, nous notons une relation positive entre l'abondance et l'occupation. Celle-ci est fréquente en écologie pour une espèce ou un groupe taxonomique donné (Lawton 1993). Au niveau intraspécifique, la relation abondance-occupation chez la pie a été documentée à l'échelle du Royaume-Uni (Gaston et al. 1999), montrant une relation positive dans les habitats agricoles et forestiers. Étant données les plus fortes densités et la plus grande présence de pies le long du gradient d'urbanisation en France, nous retrouvons cette relation entre l'abondance et l'occupation dans les habitats urbains. Également, les populations à faibles densités sont plus susceptibles de s'éteindre localement (Hanski 1982). Nos résultats sont cohérents avec cette hypothèse : la pie disparaît localement entre 2001 et 2005 là où elle est la moins abondante et là où elle occupe le paysage d'une façon discontinue (taux d'occupation bas en 2001). Cette relation est vraie quelque soit nos comparaisons (entre habitats et le long d'un gradient d'urbanisation).

Quels sont les processus démographiques en jeu ? Les densités et l'occupation devraient être surtout influencées par les variations locales de survie et de fécondité (Antonov and Atanosova 2003). En ce qui concerne la fécondité, la littérature sur 40 ans montre une différence entre habitats urbains et non-urbains dans le nombre de jeunes pies produites, suggérant que la croissance des effectifs en ville soit au moins partiellement liée à ce paramètre local. Ces comparaisons à large échelle confirment celles faites à une échelle plus locale. Par exemple, le long d'un gradient urbain-rural en 1999 et 2000, Antonov et Atanosova révèlent la meilleure fécondité des couples urbains par rapport aux couples ruraux voisins (Antonov and Atanosova 2003). C'est

¹² De 2001 à 2005, l'abondance moyenne de pies (STOC) est négativement corrélée à l'indice de fragmentation (base Corine Land Cover) ($R^2=3\%$, $p<0.01$).

probablement le cas en France entre habitats, si l'on se base sur la bonne productivité dans les parcs de SSD par rapport à la moyenne dans les habitats non-urbains.

En France, les variations de survie ont été analysées indirectement à partir des variations d'âge de la population reproductrice piégée. La proportion de nicheurs immatures est un indice composite de la survie moyenne de la population et de la probabilité d'accéder à la reproduction. Même s'il n'estime pas directement la survie, c'est un indicateur qui va dans le sens d'une baisse de la survie. Nous notons que la part de jeunes est plus forte dans les habitats peu bâtis (*i.e.* agricoles et semi-naturels), suggérant une survie moyenne plus faible. A l'inverse, la faible proportion de NI dans les habitats bâtis suppose de meilleures survies adultes en ville.

Ces résultats, de fécondité et de survie, sont nouveaux pour la littérature (Jerzak 1995). Ils suggèrent que les fortes densités de pies en ville sont très probablement la conséquence de processus locaux combinant une meilleure fécondité à une meilleure survie des individus et non pas le résultat de déplacements d'individus (Buitron 1988). Dans les habitats agricoles et semi naturels, les baisses d'effectifs en France seraient donc liées à la baisse de la survie moyenne et individuelle. Les pies vivant moins longtemps produiraient moins de jeunes au cours de leur vie. Pour un même nombre de nicheurs, la population étant composée de plus d'immatures, le nombre moyen de jeunes produits par couple est plus faible car les immatures sont moins productifs (car moins expérimentés ou simplement moins matures, Birkhead 1991). La baisse des effectifs ne permettrait pas la recolonisation de sites laissés vacants après l'extinction locale de populations, conduisant à sa disparition.

Au sein d'un même habitat, le nombre d'extinctions à l'échelle du paysage devrait être limité en théorie par la dispersion d'individus et leur recrutement dans les populations locales (Hanski 1999). Cela implique que celles-ci soient connectées mais les informations relatives à la dispersion juvénile et adulte manquent pour la pie. D'après Paradis et collaborateurs (Paradis et al. 1998), la dispersion se ferait sur de courtes distances (7.9km en moyenne pour les juvéniles et 2.9km pour les adultes). Dans notre cas d'étude, les cas de déplacement de pies entre espaces verts sont exceptionnels¹³. Ces quelques informations sont bien sûrs insuffisantes pour prouver l'indépendance des populations de pies urbaines et non urbaines. Si les processus locaux semblent prépondérants dans la dynamique de la pie, ne peut-on pas imaginer une dispersion d'individus des habitats urbains vers les habitats périphériques non-urbains ? Une des

¹³ Sur près de 500 pies baguées en 3 ans dans les parcs de Seine-Saint-Denis, seulement 4 ont été revues dans des parcs différents du lieu de leur baguage. Aucune ne fut contrôlée ou retrouvée morte en dehors des parcs.

conséquences de la complexité du paysage est bien l'établissement d'une dynamique source-puit quand les individus d'une même population occupent des habitats de qualité variables. Le surplus d'individus des habitats 'source' ($\bar{\lambda}_{Nso} > 1$) peut alimenter certaines populations 'puit' ($\bar{\lambda}_{Nsi} < 1$) par dispersion (juvénile et adulte) et recrutement d'individus (Pulliam 1988). Dans de tels cas, les populations 'puit' persistent sans pour autant prospérer. Ainsi, nous pouvons supposer que la croissance des effectifs de pies en ville ($\bar{\lambda}_{N \text{ milieu bâti } 1990-2005} = 1.004$) ait contribué un minimum au maintien des populations non urbaines ($\bar{\lambda}_{N \text{ milieu agricole } 1990-2005} = 0.91$, $\bar{\lambda}_{N \text{ milieu semi-naturel } 1990-2005} = 0.94$). Les variations interannuelles d'effectifs entre habitats de 1990 à 2005 ne sont pas cohérentes avec un tel scénario. En effet, le taux de croissance des effectifs de pies en ville est négativement corrélé à celui des effectifs en milieu agricole (relation identique entre milieux urbains et semi-naturels). Ces relations ne donnent aucune évidence de mouvements d'individus des habitats urbains qui puissent limiter le déclin dans les autres habitats en 16 ans de suivi STOC. Au contraire, les variations opposées d'effectifs supposeraient des déplacements d'individus par dispersion ou par diffusion des habitats non-urbains vers la ville et entrant en jeu dans le déclin des effectifs de pies des habitats agricoles et semi-naturels. Cette hypothèse est souvent jugée peu crédible (Birkhead 1991). Les distances moyennes de dispersion juvénile et l'écologie de la pie (adaptation aux habitats urbains) sont cohérentes avec une telle hypothèse (Paradis et al. 1998). Mais ce qui paraît surprenant est qu'un tel phénomène puisse être détectable par les suivis d'abondances et explique autant les variations d'effectifs par habitat. Egalement, comment est-il possible que la dispersion des populations des habitats agricole et semi-naturel vers la ville puisse avoir lieu simultanément au déclin des effectifs dans ces mêmes populations ? La dispersion intervient habituellement en réponse à la régulation des populations dans les populations sources (Newton 1998). Ce n'aurait pas été le cas ici. En ville, l'immigration de pies est possible étant donné les croissances d'effectifs. Les populations urbaines n'auraient pas encore atteints de seuils de régulation des effectifs. Il est vrai que le développement urbain créé continuellement de nouveaux habitats pouvant être colonisés par des pies à la recherche d'un site de reproduction. Clairement, la question de la dispersion doit être approfondie de même que la comparaison des traits démographiques entre habitats pour confirmer le rôle principal joué par les facteurs démographiques locaux sur la dynamique de la pie.

Dans cette partie, nous avons décrit les principales variables d'état qui définissent une population ; la densité, la distribution et les processus démographiques. Cette description a été faite le long de gradients d'état et de dynamique d'urbanisation. Cette recherche a été abordée à 3 niveaux : le territoire, les espaces verts et le paysage.

Quel a été l'apport de l'analyse multiéchelle?

-D'une part, nous ajoutons la dimension du paysage à la compréhension de la dynamique de la pie qui fut le plus souvent traitée à l'échelle locale ou d'un seul habitat (Jerzak 2001). De plus, notre approche à cette échelle offre de nouveaux développements dans l'étude des populations en abordant la dimension spatiale et donne une application nouvelle aux suivis d'animaux et de plantes.

-Dans ce travail, la combinaison des échelles montre une cohérence des phénomènes biologiques à différents niveaux de résolution spatiale. Cette cohérence tient dans l'importance des mécanismes s'exprimant à des échelles locales sur la dynamique plus globale de l'espèce. La hiérarchisation des niveaux d'observation est un bon moyen de prédire l'évolution d'un système, surtout lorsque celle-ci peut-être mise en relation avec la connaissance des processus démographiques telles que la fécondité ou la survie.

-Jusqu'à présent, les écologues du paysage ont accordé une certaine importance à décrire les patrons de paysage pour mieux comprendre les processus écologiques. Dans ce travail, nous démontrons que les populations sont aussi sensibles aux processus qui génèrent le paysage qu'à son état lui-même, qui est simplement une collection d'éléments à un instant t . Les dynamiques de populations devraient donc être plus souvent étudiées dans le contexte dynamique du paysage. Cette approche permet l'inférence d'hypothèses sur le fonctionnement d'un système biologique en s'appuyant sur des situations quasi expérimentales (réponse d'une population à des changements écologiques), renforçant les capacités de prédiction de l'évolution du système. Cette approche est applicable dans le cas de changements actuels de la distribution de certaines espèces (changements et expansion d'aire, remontée vers le nord...).

-Nous avons bénéficié de nouveaux développements des modèles de capture-recapture, qui tiennent compte d'une détection imparfaite de la présence de la pie quand celle-ci est présente. A l'échelle d'un carré STOC (10 points), cette probabilité tend vers 1, suggérant que la correction à cette échelle du carré est superflue. Cela est vrai, mais dans tous les cas, faire l'hypothèse d'une constance de la détection est contraignant et doit être testé en pratique.

Cette étude peut avoir des effets directs sur la façon de planifier la gestion à différentes échelles. Documenter cet aspect de l'écologie des oiseaux dans des zones à développement urbain rapide, mais aussi dans des espaces protégés entourés d'une matrice d'habitats dominés par l'homme, apportera des outils à la gestion écologique des espèces.

Partie III /

Écologie des populations de pies



Chap1-Facteurs d'évolution et processus écologiques

1.1/Introduction

Cette partie présente les facteurs et les processus écologiques susceptibles d'agir sur les tendances et la démographie des pies. Les processus écologiques sont l'autoécologie de l'espèce et les relations interspécifiques (homme-pie et pie-corneille). Ils incluent l'utilisation des ressources alimentaire et spatiale pour la reproduction, la compétition et la prédation par la corneille, le prélèvement par l'homme et le parasitisme. Notre objectif est de comprendre comment ces processus agissent et interagissent entre eux sur la dynamique de la pie¹⁴. L'exemple de la pie nous permet de développer la réponse d'une espèce à deux grands types de pressions anthropiques ; l'urbanisation et le contrôle des populations. Enfin, nous cherchons à connaître l'effet de l'échelle spatiale sur les relations qui lient la pie à son environnement. Cette connaissance a des implications autant théoriques que pratiques.

A quels aspects de l'environnement les populations de pies sont-elles sensibles ?

-La pie exploite plusieurs sources de nourriture ; naturelle et artificielle en ville (Tatner 1983, Balanca 1984b). Son régime alimentaire opportuniste la prédispose donc à être commensale de l'homme (Johnson 2001) et à coloniser les habitats urbains. La nourriture consommée d'origine humaine acquise directement (nourrissage par le public) ou indirectement (déchets) peut être importante (de 23 à 40% en ville), augmente le succès reproducteur et jouerait positivement sur la survie des poussins, des juvéniles, et des adultes (Hogstedt 1981, Balanca 1984a, Birkhead 1991). L'apport alimentaire par l'homme pourrait favoriser ainsi de plus fortes densités (Jersak 2001), notamment de couples nicheurs (Knight 1988, Stone and Trost 1996). Egalement, comme la pie cherche sa nourriture au sol, dans des habitats en général ouverts, les surfaces ouvertes (e.g. de type herbacée) devraient accroître les possibilités d'installation d'un couple par la meilleure accessibilité des la ressource alimentaire. De plus, l'abondance et la richesse en oiseaux sont généralement corrélées avec la diversité floristique et le volume de la végétation (Clergeau et al. 1998, Fernandez-Juricic and Telleria 2000). Cet aspect de la végétation pourrait être important étant donné que les invertébrés constituent une part indispensable de l'alimentation des poussins (Balanca 1984b). Cependant, il est difficile de prédire jusqu'à quel point une plus grande diversité floristique dans les parcs urbains peut améliorer les densités de pies.

¹⁴ Le parasitisme a été abordé comme une piste exploratoire mais pas traitée dans le détail.

-Sur toute son aire de distribution, la pie bavarde partage celle d'autres corvidés (Goodwin 1986) et son régime alimentaire est très proche de 2 d'entre eux, la corneille noire *Corvus corone* et le choucas des tours *Corvus monedula* (Holyoak 1968). Dans ce contexte, il n'est pas étonnant que ces espèces rentrent en compétition. La compétition s'étudie au travers des ressources utilisées et les mécanismes par lesquels elle opère. En France, les interactions avec les choucas sont rares (espèce moins commune que la corneille). A l'inverse, il est facile de constater que la corneille noire est le principal compétiteur/prédateur de la pie. Si les pies sont capables de coloniser les villes dans lesquels elles trouveraient une nourriture suffisante, elles devraient aussi s'y maintenir grâce à l'absence de la corneille moins commensale de l'homme (Baeyens 1981a, Buitron 1983). Jusqu'ici, les interactions entre pies et corneilles ont été examinées à une échelle locale, rassemblant des résultats sur le comportement, l'utilisation d'habitat et la démographie (Birkhead 1991). A cause de sa plus grande taille (500g vs 200g), la corneille est le plus souvent dominante sur les pies. Plusieurs travaux l'ont confirmé (Baeyens 1981a, Vines 1981, Balanca 1984a, Waite 1984). Eden (Eden 1987) montre par exemple une interruption du comportement alimentaire des pies en présence de corneilles, réduisant le temps d'alimentation. La taille des groupes de pies est aussi plus limitée (Bossemma et al. 1986, Vines 1981). Cette compétition alimentaire peut déterminer la distribution des couples, qui forment dans certains cas une mosaïque de territoires non chevauchants entre espèces (Fasola and Bricchetta 1983). Les corneilles interrompent la reproduction des pies soit en récupérant les matériaux de nids, soit en prédatant les œufs et les poussins de pies (Baeyens 1987c, Birkhead 1991), réduisant ainsi la fécondité moyenne des couples (Balanca 1984a, Jerzak 1995). Les corneilles peuvent aussi tuer des pies adultes. La compétition interspécifique devrait entraîner des effets négatifs réciproques entre espèces (Krebs 2001). Les effets négatifs de la pie sur le comportement et la démographie des corneilles ne sont cependant pas vraiment démontrés. Les corneilles dépenseraient du temps et de l'énergie pour chasser les pies.

Si la relation pie/corneille est bien connue à un niveau local, les conséquences de ces interactions sont mal connues au niveau du paysage. En théorie, la compétition conduit à la différenciation des niches d'espèces et à leur spécialisation. L'expansion des pies dans les habitats urbains pourrait être la conséquence d'un relâchement de la compétition dans cet habitat, car la corneille reste encore distante de l'homme (Balanca 1984a, Bossemma 1986). Pour autant, la corneille a-t-elle pu être la cause du déclin des effectifs de pies dans les habitats plus naturels ? En France, la croissance des effectifs de corneilles coïncide en effet avec le déclin des populations de pies (Jiguet, *com.pers.*). Cependant, la corrélation est faible pour établir un lien de cause à effet entre croissance des corneilles

et déclin des pies, d'autant que des résultats opposés existent. Au Royaume-Uni par exemple, les effectifs de corneilles et de pies ont fortement augmenté simultanément de 1968 à 1991 (Gregory and Marchant 1995). Nous ne prédisons donc a priori pas d'effet direct de la corneille sur le déclin des pies.

Il est probable que l'évolution de la distribution des pies soit multifactorielle (piégeage, compétition, ressources). Ces facteurs ont pu agir directement et indirectement. Par exemple, nous ne pouvons donc pas exclure l'hypothèse d'un remplacement par les corneilles des territoires initialement occupés et laissés vacants après piégeage des pies nicheuses. L'implication de ces résultats dans la gestion est importante car la corneille tout autant que la pie est régulée par les piégeurs. Si le piégeage des pies est la cause indirecte de l'expansion de la corneille, ces résultats montreraient les effets inattendus et non souhaités d'une telle gestion.

-Enfin, une autre source d'extinction d'espèces est la persécution des populations due à l'homme (Owens and Bennett 2000). Au Royaume-Uni, l'expansion spatiale de la pie est associée à la baisse du prélèvement par l'homme (Gooch et al. 1991). Le taux d'occupation de la pie dans ce pays est passée de 0.43 à 0.80 dans les habitats forestiers et de 0.62 à 0.91 dans les milieux agricoles entre 1968 et 1991 (Gaston et al. 1999). En France, la pie est doublement classée sur la liste des espèces nuisibles et sur celle des espèces chassables. La disparition observée de la pie dans les habitats agricoles et semi-naturels entre 2001 et 2005 pourrait donc être attribuée au piégeage et à la chasse dans ces habitats (Oncofs 2000, Rassemblement Des Opposants À La Chasse 2000). Si le prélèvement est apparemment une cause importante de mortalité (>402000 pies tuées sur la saison 1999/2000), son impact direct sur le devenir des populations de pies doit être prouvé. Jusqu'à quel point la régulation des pies par le piégeage et la chasse limite-t-elle la démographie et l'effectif des populations ? Y a-t-il compensation de la mortalité dues au prélèvement ? A partir de quel seuil de prélèvement les populations déclinent-elles ? Les populations répondent-elles différemment au piégeage suivant l'habitat dans lequel elles évoluent ? Seuls les effets du piégeage sont présentés car les effectifs prélevés sont les plus forts en comparaison à la chasse et le piégeage est supposé avoir lieu à une période critique du cycle de vie de la pie (i.e. sur les reproducteurs cf méthode).
A quels niveaux d'échelles s'expriment ces effets ?

Les effets contrôlant les populations (top-down au travers du prélèvement et de la prédation ou bottom-up au travers des ressources de l'habitat) sont des processus clés qui façonnent de façon mécanique les communautés d'espèces. En ville, les variations et l'altération de ces processus conduiraient à une plus forte productivité des écosystèmes

et à une baisse de la pression de prédation. Ces changements expliqueraient les variations d'abondance et de richesse spécifique en oiseaux (Marzluff 2001, Shochat et al. 2006). Ils conduiraient à une perte de richesse spécifique et à la croissance des effectifs de quelques espèces perçues comme surabondantes. Cependant, comme le note Clergeau (Clergeau et al. 2006b), et comme nous tentons de le montrer plus généralement, la notion d'échelle d'observation est déterminante pour comprendre l'influence des effets top-down et bottom-up sur l'état des populations. En effet, suivant l'échelle d'observation les relations qui lient les variables de communautés et de populations à ces processus écologiques changent (Pautasso 2006). L'analyse des relations pie/environnement à plusieurs niveaux est donc pertinente. Par exemple ;

-Les ressources (habitat et nourriture) sont susceptibles d'accroître les densités de pies (Jersak 2001). Mais comment expliquer des densités si fortes en ville, notamment dans les espaces verts ? La territorialité est un mécanisme de régulation spatiale qui devrait limiter le nombre de couples pouvant nicher à l'échelle d'un espace vert. Pourquoi n'est-ce pas le cas ? Nous pouvons soit supposer que tous les sites de reproduction n'ait pas encore été occupés en ville ou que les territoires soient suffisamment flexibles pour permettre l'accueil de nouveaux couples. Pour montrer le mécanisme par lequel les densités sont susceptibles d'augmenter dans les espaces verts, il est donc nécessaire d'étudier la réponse des populations aux caractères de l'habitat à une échelle de résolution plus fine au travers de la flexibilité des territoires.

-Se poser la question des effets de la compétition/prédation à une échelle large (*i.e.* à partir de l'échelle du paysage) est intéressante dès lors que ces relations sont démontrées à une échelle plus locale. Outre le cas de la pie, cette articulation du local au global se pose dans de nombreux autres cas discutés actuellement et pour lesquels les conséquences plus globales de processus locaux sont inconnues (*e.g.* concurrence entre espèces natives et non-natives). Connaître l'articulation entre les niveaux d'échelles permettraient de mieux définir les risques liés à l'expansion géographiques de certaines espèces pour les populations, les communautés et les écosystèmes.

-Le prélèvement élimine localement une certaine part des individus. Mais pour autant, affecte-t'il le devenir de la population de pies à une échelle plus large ? Pas nécessairement si la mortalité due au piégeage est compensée d'un point de vue biologique par le reste de la population. Le degré d'impact du prélèvement est donc susceptible d'être dépendant du niveau d'observation. Dans un premier temps, nous avons choisi d'étudier la réponse des populations soumises directement au prélèvement (*i.e.* à l'échelle des communes où le piégeage est autorisé). Dans un second temps, nous testons l'effet local du piégeage sur le devenir de la population à un niveau plus large (*i.e.*

dans un département). Les échelles de la commune et du département sont dans ce cas pertinentes car c'est à ces deux niveaux que sont prises les décisions de contrôle des pies en France. Ce travail est tourné vers l'aide à la gestion. Nous voulons comprendre à travers ces questions si les mesures de gestion actuelles des populations peuvent concilier le contrôle local des populations avec la conservation plus globale des l'espèce.

Les effets de la structure et de la composition de l'habitat, de la prédation/compétition avec la corneille et du prélèvement par le piégeage ont donc été analysées aux 3 échelles présentées dans le tableau 9. Les relations entre les pies et leur environnement ne renvoient pas toutes aux 3 échelles quand certaines ont déjà été explorées dans la littérature (e.g. la relation de compétition/prédation à l'échelle du territoire).

Échelles spatiales	Répartition des sites	Facteurs de l'environnement		
		Ressources (habitats, aliments)	Piégeage	Compétition/Prédation
Paysage	en France		X	X
Patch	en France	X	X	
Territoire	en Seine-Saint-Denis	X		

Tableau 9 : Choix des niveaux d'analyses des relations entre les pies et leur environnement.

Ces effets interagissent-ils entre eux ? Les effets du prélèvement sont aussi susceptibles d'interagir avec les effets de l'urbanisation et de l'habitat dans lequel évoluent les populations. Il est ainsi probable que les effets du piégeage ou du tir des pies soient atténués en ville (comme l'a montré le piégeage en SSD) par une compensation de la mortalité due au piégeage. A l'inverse, en raison de faibles effectifs, d'une absence de régulation densité dépendante des populations, d'une faible immigration, les effets du piégeage seraient plus évidents sur le déclin à la campagne (milieux agricoles et naturels).

1.2/Méthodologie

1.2.1-Ressources

Le terme 'ressources' est utilisé au sens large, c'est à dire désignant tous les éléments susceptibles d'influencer la 'qualité' d'un habitat pour les pies (Kozakiewicz 1995). L'effet des ressources a été envisagée aux 2 niveaux de l'espace vert et du territoire des couples :

a/A l'échelle d'un espace vert :

En collaboration avec Aurélie Husté (Husté 2006), nous avons étudié la relation qui lie les densités de pies et la structure et la composition de la végétation des espaces verts de SSD (n=67) présentés dans la partie I. Ce travail fait référence au manuscrit 3 Annexe B-3, repris ici. La végétation est vue ici comme une ressource car c'est l'habitat d'invertébrés consommés par la pie et un environnement physique pour la reproduction.

Description de la végétation : les données sur la végétation ont été collectées de juillet à octobre 2001. Dans chaque espace vert, 5 quadrats de 100m² placés le long d'un transect ont servi à la mesure de 6 variables locales de la végétation : le recouvrement de la strate arborée (%) et le nombre d'espèces d'arbres, le recouvrement de la strate arbustive et le nombre d'espèces d'arbustes, le recouvrement de la strate herbacée (%) et le nombre d'espèces de plantes herbacées. Un seul botaniste compétent a mené tous les relevés pour éviter un effet de l'observateur (Prodon, 1981). Pour chaque espace vert, une valeur moyenne par variable a été calculée. Comme ces variables de végétation devraient être fortement corrélées entre elles, celles-ci ont été réduites en variables indépendantes par une analyse en composantes principales (ACP). Le résultat de cette ACP montre que les 2 premières variables extraites de l'analyse expliquent 69% de la variance. PC1 (46% de la variance) peut être interprétée comme l'axe décrivant une richesse et une abondance d'espèces en arbres et en arbustes (tableau 10). Il résume donc le recouvrement des strates les plus hautes. PC2 (23% de la variance) peut être interprété comme l'axe décrivant la richesse et l'abondance des plantes herbacées (tableau 10). Notre objectif est de tester les effets stricts de la végétation sur les abondances de pies, donc indépendamment des effets statistiques de la surface des parcs et du niveau d'urbanisation de la matrice les entourant. Or la surface des parcs est corrélée positivement à l'axe 1 (Pearson $r=0.43$, $P<0.001$, $n=67$) et négativement à l'urbanisation autour des parcs (Pearson $r=-0.39$, $P<0.001$, $n=67$), signifiant donc que les parcs les plus larges sont aussi les moins urbanisés et présentant la plus grande diversité d'espèces d'arbres et d'arbustes. Afin d'éviter la co-linéarité entre variables, nous n'avons retenu que la surface des parcs et l'axe 2 comme variables explicatives de l'abondance relative des pies dans les analyses de régressions. L'effet de la surface des parcs sera donc interprétée comme un effet combiné de la diversité en arbres et arbustes et de la surface des espaces verts.

Variables	PC1	PC2
Nombre d'espèces d'arbres	0.91*	-0.05
Recouvrement des arbres (%)	0.76*	-0,33*
Nombre d'espèces d'arbustes	0.76*	0,53*
Recouvrement des arbustes (%)	0.79*	0,09
Nombre d'espèces de plantes herbacées	-0.04	0,88*
Recouvrement de plantes herbacées (%)	-0.37*	0,41*
Variance expliquée (%)	46	23
Variance cumulée (%)	46	68

Tableau 10 : Résultats de l'analyse en composantes principales réalisée sur les variables caractérisant la végétation des parcs (* $P < 0.05$, $n = 67$).

Estimation de l'abondance des pies : l'estimation de la densité de pies est basée sur un suivi par point d'écoute de 10min ($n=5$, 2 passages au printemps) dans chaque parc ($n=67$) réalisé en 2001 et 2003. Les densités sont corrigées par la probabilité de détection suivant la méthode de Royle (2004) pour 2001 et 2003 (*cf* partie I). Les variations annuelles de densités λ ont été estimées par espace vert telles que ;

$$\lambda_{2003-2001} = N_{2003} * (N_{2001})^{-1}$$

La densité de pies est-elle autocorrélée spatialement ? L'autocorrélation spatiale des valeurs de densité signifie une structuration des populations de pies dépendante de la distance séparant les parcs. Cela veut dire concrètement que des parcs proches ont plus de chances d'avoir les mêmes densités de pies. Cette corrélation spatiale peut être le résultat des mêmes conditions environnementales entre parcs proches mais aussi de l'effet de la dispersion des individus d'un parc vers un autre proche. Dans ce dernier cas, la dispersion pourrait masquer les effets locaux propres à l'habitat d'un parc sur la densité. Il est donc important de tenir compte d'une éventuelle structuration spatiale des populations.

Analyses de données : Dans un premier temps, nous utilisons un modèle de régression classique supposant des erreurs indépendantes. Dans un second temps, afin de tenir compte d'une probable dépendance spatiale entre les parcs, nous utilisons un modèle supposant une corrélation des erreurs et dans lequel leur covariance est une fonction de la distance séparant les parcs urbains (Hawkins 2003 pour des exemples en écologie; Selmi 2001, Selmi 2003). Les régressions ont été faites à partir de modèles mixtes (Littell,

1996) et du logiciel SAS (SAS Institute 1996). Les paramètres de covariance spatiale ('sill', 'range' et 'nugget') sont estimés à partir du semi-variogramme représenté avec le programme VARIOWIN (Pannatier, 1996). Nous utilisons le critère d'AIC pour tester la parcimonie des modèles et leur ajustement aux données. Pour une différence d'AIC de plus de 2, le modèle le plus parcimonieux est celui avec l'AIC la plus faible (Burnham and Anderson 2002). Pour chaque modèle, l'effet de la végétation (PC2) sur l'abondance de pies (et son taux de croissance entre 2001 et 2003) est testé ajusté à l'effet de la surface des parcs. Toute interaction non significative entre facteurs est retirée du modèle.

b/A l'échelle locale :

Nous étudions d'une part la relation entre la surface des territoires de pies et la structure de l'habitat compris dans chaque territoire, et d'autre part la relation entre la surface et la proportion d'aliments apportés par l'homme et consommés par les couples.

Description des territoires de pies :

Le suivi des pies de chacun des 15 territoires inclus dans l'analyse a été détaillé dans la partie II. En 2004, 15 couples des parcs de l'île-Saint-Denis (n=1), de La Courneuve (n=9), du Sausset (n=4) et du Bourget (n=1) ont été suivis.

Description de l'habitat : La même année, une cartographie de l'habitat a été faite à partir de relevés sur le terrain, implémentant une base de données SIG. Dans une première partie, l'habitat des parcs à proximité des territoires a été catégorisé en 6 classes décrivant la structure de la végétation et la présence de surfaces artificielles (tableau 11). Nous distinguons les surfaces herbacées (pelouses, prairie fauchée, champs), les bois (conifères et feuillus organisés en parcelle, haie, arbres isolés, et présentant un sous-bois entretenu) et les surfaces bâties (routes, parking, bâtiment, aire de jeux).

Classes d'habitats	Structure de l'habitat	Commentaires
Boisement	de 5 à 20m	Plantations de feuillus et de conifères
Pelouse	de 5 à 10cm	Entretien régulier
Prairie	de 10 à 50cm	1 à 2 fauchages par an
Champs	<50cm	Cultures pédagogique ou maraîchère
Route	artificiel	Voies piétonnes dans les parcs
Parking	artificiel	Goudron et arbres épars

Tableau 11 : Classification des éléments de l'habitat utilisés par les couples de pies en reproduction.

Dans une seconde partie, les contours des 15 territoires modélisés ont été surimposés sur la carte d'habitat SIG pour définir les habitats spécifiques utilisés et estimer la contribution en % de chaque habitat par sa surface dans le territoire.

De même qu'à l'échelle des espaces verts, ces variables de végétation en % devraient être corrélées entre elles, de sorte que nous les avons réduites en variables indépendantes par une analyse en composantes principales (ACP). Le résultat de cette ACP (tableau 11) montre que les 2 premières variables extraites de l'analyse expliquent 90% de la variance. PC1 (80% de la variance) peut être interprétée comme l'axe décrivant de degré d'ouverture de l'habitat (e.g. transition de la pelouse au boisement).

Variabes	PC1	PC2
Boisement	0.58	0.50
Pelouse	-0.80	0.36
Prairie fauchée	0.01	-0.53
Champs	0.00	-0.53
Route piétonne	0.06	0.24
Parking	0.13	0.02
Variance expliquée (%)	81	10
Variance cumulée (%)	81	91

Tableau 12 : Résultats de l'analyse en composantes principales réalisée sur les variables caractérisant l'habitat des territoires de 15 couples.

PC2, même s'il ne représente qu'une faible part de la variance (10%), a été interprété comme l'axe décrivant l'entretien des basses strates de la végétation, de type pelouse pour les espaces ouverts (vs prairie) et de type jeune futaie entretenue pour les boisements (vs taillis non entretenus). PC1 et PC2 résument donc l'ouverture de l'habitat des parcs et le degré d'entretien des parcelles (sous-bois et pelouses).

Apport alimentaire d'origine humaine : Simultanément à la localisation des couples de pies en 2004, nous notons le nombre et la nature des aliments consommés. Nous distinguons les déchets laissés par l'homme des aliments d'origine naturelle (i.e. invertébrés essentiellement). Les distances d'observations des pies n'étant pas très importantes (entre 20 et 50m), la nature des aliments était déterminée à distance à l'aide d'un télescope. Outre l'observation directe des aliments, le comportement d'alimentation était un indice supplémentaire (la capture d'un invertébré est souvent active contrairement

à la consommation de restes apportés par les promeneurs). Pour chaque couple, nous avons ainsi défini la proportion d'aliments d'origine artificielle consommés (%OA) qui est le rapport du nombre d'items alimentaires d'OA sur la somme d'items consommés. Afin de tester le lien entre le niveau de fréquentation par le public et cet apport de nourriture supplémentaire pour les couples, le nombre de promeneurs traversant chaque territoire a été compté au cours de 6 sessions pendant la période de reproduction et toutes les deux semaines au minimum (de mars à fin avril). Trois des 6 sessions de comptage ont été fait le matin et les 3 autres l'après-midi. Pour chaque session, nous menions 2 comptages de 3 min du nombre de promeneurs traversant chaque territoire (dans un cercle de 50 mètres autour du nid). Les 2 comptages étaient au minimum espacés de 30mn.

Analyses : Nous testons l'hypothèse d'un effet statistique de la structure de l'habitat (axes PC1 et PC2) et de l'apport alimentaire (%AO) sur la surface des territoires. Pour cela, nous intégrons dans un modèle linéaire généralisé GLM chacun des facteurs et nous testons dans une ANOVA leur effet les uns ajustés aux autres, tel que :

$$\text{Log(surface des territoires)} \sim \text{PC1} + \text{PC2} + \% \text{AO}$$

Nous faisons l'hypothèse d'une distribution de poisson de la surface estimée des territoires, en utilisant une fonction de lien Log. Dans cette partie, nous avons fait l'hypothèse que toutes variations de surface de territoire entre couples est la réponse à une hétérogénéité de 'qualité' d'habitat (en terme de structure de végétation et de nourriture). Naturellement, la surface d'un territoire dépend aussi de la qualité propre des individus, de leur âge, de leur réussite à la reproduction...Aucun des pies suivies ne l'étaient depuis suffisamment de temps pour documenter ces informations.

1.2.2-Régulation des populations

a-Régulation par le piégeage :

Les prélèvements en France : ils se font par le tir et le piégeage. Le tir au fusil des pies se fait dans le cadre de la réglementation encadrant la pratique de la chasse en France (ONCFS 2000). Le piégeage se fait dans le cadre plus particulier de la régulation des espèces classées dans la liste des nuisibles et déclarées comme telles à l'échelle des départements (ROC 2000). Ces 2 modes de prélèvement sont susceptibles d'affecter différemment la dynamique et l'état des populations de pies car ils ont lieu à des périodes différentes et tuent des individus différents (tableau 13).

Modes de prélèvement	Nombre de pratiquants	Réglementation	Population cible	Effectifs prélevés	Année (source)
Tir au fusil	~ 60 000 chasseurs	peu limitante, sans déclaration	Hivernante	223 000 pies	1999/2000 (ONCFS)
Piégeage	>13 500 piégeurs	peu limitante, avec déclaration	Reproductrice	(>)179 000 pies	1999/2000 (ROC)

Tableau 13 : Déclaration des prélèvements annuels de pies en France (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage 2000, Rassemblement des Opposants à la Chasse 2000).

D'après ces estimations, 402 000 pies ont été tuées en 2000 en France, soit un taux de prélèvement de 9% de la population reproductrice¹⁵. Même si ce taux paraît fort, il resterait une sous-estimation des prélèvements réels. Car la somme du nombre piégé, ci-dessus, s'appuie sur les carnets de piégeage de 53 départements seulement. Qu'en est-il des 35 autres départements où le piégeage fut autorisé la même année ?

Pour le piégeage, le calcul des prélèvements se base sur le renvoi du carnet par chaque piégeur en fin de saison (septembre) aux Directions Départementales de l'Agriculture et des Forêts et aux Fédérations Départementales de la Chasse. Pour ces 53 départements, seulement 28% des piégeurs auraient renvoyé leur carnet en 2000 (ROC 2000). Cela signifie t'il que la grande majorité des piégeurs n'est plus active. Cette hypothèse est peu probable et ce score révèle plutôt le manque d'encadrement de cette activité. Supposant la même activité de piégeage pour les 35 départements non documentés et 50% de piégeurs actifs, plus de 550 000 pies seraient ainsi piégées par an, soit 12% de la population reproductrice (contre 5% par le tir). Pour cette 1^è raison, le piégeage devrait affecter plus fortement les populations que le tir. Il existe une 2^è raison pour séparer les effets potentiels du piégeage de ceux de la chasse. Le piégeage cible la fraction reproductrice de la population contrairement à la chasse qui a lieu en dehors des périodes de reproduction. En plus des reproducteurs, le piégeage est donc aussi susceptible de limiter la production locale en juvéniles et par conséquent le recrutement de reproducteurs les années qui suivent.

D'un autre côté, les effets du prélèvement, par le piégeage ou le tir, peuvent être compensés par un 'relâchement' de la relation de densité-dépendance sur la mortalité ou

¹⁵ L'effectif national est estimé à 2 223 000 couples en 2003 (Henry *in prep*).

la natalité, e.g. une baisse de la mortalité naturelle en réponse à la réduction de la taille de population causée par le prélèvement, nommée mortalité compensatoire. La compensation de la mortalité n'est pas connue chez la pie mais elle touche en règle générale la mortalité des juvéniles (Gaillard et al. 1998). Ainsi, les effets de la chasse en automne et en hiver pourrait être compensés par une baisse de la mortalité naturelle des juvéniles ayant survécues au tir et potentiellement par un meilleur succès reproducteur du à un relâchement de la compétition entre reproducteurs l'année suivante (Boyce et al. 1999).

Pour ces raisons, nous nous sommes focalisés sur les seuls effets du piégeage sur la dynamique démographique et spatiale des populations. L'impact du piégeage est analysé aux 2 échelles spatiales du 'patch' (*i.e.* une commune ou un quartier) et du paysage.

Impact du piégeage :

-À l'échelle des communes de piégeage (ou d'un quartier suivant le degré d'activité du piégeur, ~50ha), nous étudions les variations de la proportion de nicheurs immatures (%NI) en fonction d'un indice de l'effort de piégeage. L'estimation de %NI se base sur la collecte d'aile de pies présentée dans la partie I. Le calcul de la %NI est détaillé dans la partie II. L'âge ratio est la proportion de nicheurs Immatures (RI) :

$$\%NI = 100 \times \text{Nicheurs Immatures} \times (\text{Nicheurs Immatures} + \text{Nicheurs Adultes})^{-1}$$

En plus de ces informations, sur notre demande en 2004 quelques piégeurs nous informèrent de leur effort de piégeage. Nous proposons un calcul de l'effort de piégeage à partir du :

-Nombre de pièges utilisés : p

-Nombre de jours de piégeage : J

-Fréquence annuelle de piégeage : F

-Autres piégeurs présents sur les mêmes sites : A_p

L'ancienneté de l'activité du piégeur sur le même site n'est pas inclus dans l'estimation de l'effort de piégeage car rien ne nous assurait qu'un piégeur nouvellement actif n'ait pas pris la succession d'un autre présent depuis longtemps. Pour pallier à ce manque, la fréquence annuelle de piégeage a été prise comme une mesure alternative à l'ancienneté. Egalement, nous ne disposons pas d'information sur l'activité des autres piégeurs de la commune. Celle-ci est pourtant essentielle. Afin de calculer un indice de l'effort de piégeage qui en tienne compte, nous avons supposé qu'ils agissaient comme la moyenne des piégeurs du réseau et nous leur avons attribué les valeurs moyennes des

paramètres précédents ($pbar$, $Jbar$, $Pbar$). L'effort de piégeage Ep pour un site donné est égal à :

$$Ep = (p * J * F) + Ap*(pbar * Jbar * Fbar)$$

Analyses des données : Dans tous les modèles statistiques, l'effet de Ep sur la %RI est ajusté à l'effet de la date de piégeage et à l'effet de la distance de piégeage à la plus proche habitation, tel que :

$$\%NI \sim \text{date (1) + distance aux habitations (2) + } Ep \text{ (3) (Modèle A)}$$

L'effet de l'effort de piégeage (3) est ajusté aux effets du (1) et du (2). Nous testons dans les mêmes modèles l'interaction entre la distance de piégeage et l'effort de piégeage afin de tester l'hypothèse d'une meilleure restauration des populations de pies dans les milieux proches des habitations. Egalement, les effets de la localité et du département sont ajoutés comme facteurs aléatoires dans un modèle mixte Generalized Linear Mixed Model (GLMM), où nous supposons une distribution binomiale de la proportion d'immatures reproducteurs, en utilisant la fonction de lien logit. Tout facteur dont l'effet statistique n'est pas significatif est retiré du modèle. Afin de chercher les effets non linéaires de l'effort de piégeage, les résultats graphiques sont obtenus sous un modèle mixte Generalized Additive Mixed Model (GAMM), similaire au GLMM mais prenant en compte dans la structure des données les relations non linéaires entre les variables dépendantes et explicatives (Siriwardena et al. 1998, Guisan et al. 2002). Les résultats statistiques sont ceux du GLMM et les représentations graphiques du GAMM. Ainsi dans le modèle (A) ci-dessus, les effets de la date, de la distance de piégeage et de l'effort de piégeage sur la proportion d'immatures seront 'lissés', chacun des effets représentés étant ajustés à l'autre. Toutes les analyses utilisent les packages mass et mgcv du logiciel statistique R version 2.3.1. (R Development Core Team 2006).

-À l'échelle du paysage¹⁶, nous testons dans une première partie (1) la relation entre le taux de prélèvement et les tendances d'effectifs. Dans une seconde partie (2), nous testons la relation entre le taux de prélèvement et la dynamique spatiale.

(1) Le prélèvement conduit-il à un déclin d'effectif ?

Le taux de prélèvement est égal au rapport du nombre de pies piégées sur l'effectif de la population avant prélèvement. Les prélèvements par le piégeage sont connus pour la moitié des départements (ROC 2000) mais pas les effectifs. L'estimation

¹⁶ Le paysage correspond au grain (ou résolution) du niveau d'observation, et la département correspond à l'étendue de l'observation.

des effectifs pour chaque département s'appuie sur les données d'abondance relative issues du STOC.

L'abondance relative : elle est estimée pour la période 2001 à 2004 en France (voir présentation du suivi STOC partie I). L'unité de comptage est le nombre de pies détectées sur un des 10 points d'un carré STOC, une année donnée. L'estimation de l'abondance relative de pies par département se base sur la technique d'interpolation. L'interpolation de l'abondance relative de pies des carrés STOC (sur la période 2001-2004) permet une estimation des abondances dans les carrés non suivis. La technique d'interpolation par krigeage simple est la meilleure méthode d'estimation linéaire de l'abondance relative pour d'autres sites non suivis (Ashraf et al. 1997). Elle a l'avantage de tenir compte des variations d'abondances entre carrés. Ensuite, pour estimer les abondances réelles, l'abondance relative a été corrélée dans les régions où des atlas fournissaient une estimation du nombre de couples nicheurs (ramenée à une densité). C'est de cette comparaison que les abondances relatives ont été converties en abondances réelles.

Les effectifs piégés : les prélèvements de pies¹⁷ sont connus pour 53 départements sur la saison de piégeage 1999-2000 (ROC 2000). Aucune autre synthèse n'existe en dehors de celle-ci. Afin d'établir un lien entre le piégeage et les variations d'abondances de pies, nous faisons l'hypothèse que le taux de prélèvement par le piégeage 1999/2000 est resté constant sur la période 2001-2005 au cours de laquelle nous suivons les variations de populations. Aucun élément ne nous permet de l'affirmer. À l'échelle nationale, la pie est inscrite sur la liste des espèces nuisibles depuis 1976 et son piégeage autorisé dans la quasi totalité des départements (LeDuc, *com.pers.*).

Les tendances d'effectifs : les tendances d'effectifs 2001-2005 sont estimées par département sur la base du STOC. Une façon habituelle d'estimer un indice d'abondance par carré STOC et sa tendance d'évolution est d'ajouter dans un modèle les effets du carré de comptage (variable qualitative) et de l'année (qualitative pour les variations inter-annuelles, quantitative pour le calcul des tendances) au nombre de pies détectées, dans un modèle où nous supposons une distribution de Poisson des comptages en utilisant la fonction de lien log (régression log-linéaire). L'utilisation de l'échelle logarithme conduit à ce que l'on estime des variations non pas de nombre d'individus (comme sur la figure 2) mais de taux de croissance de la population, ce qui a beaucoup plus de sens biologiquement.

Analyse des données : Nous testons l'effet statistique du taux de prélèvement (1999/2000) sur le taux de croissance des effectifs de pies de 2001 à 2005. Dans tous

¹⁷ et de 4 autres espèces d'oiseaux classées nuisibles.

nos modèles, cet effet est exprimé par l'interaction entre les facteurs 'prélèvement' et 'Année' noté [Prélèvement : Année], tel que :

$$\text{Log}(N \text{ pies}) \sim \text{zone} + \text{département} + \text{sites} + \text{année} + [\text{taux de piégeage} : \text{année}]$$

Afin de tester les variations d'abondance relative de pies entre zones biogéographiques et entre départements, les effets de ces facteurs ont été hiérarchisés par le facteur 'sites' (*i.e.* carré STOC), ce qui implique que ce dernier facteur ait été traité comme facteur fixe. Dans un premier temps, nous avons donc testé les effets statistiques du département et de la zone biogéographique ('zone') dans un modèle 'Generalized Linear Model' (GLM). Dans un second temps, l'hypothèse de variations du taux de croissance suivant le taux de prélèvement et l'habitat est testée dans un modèle mixte 'Generalized Linear Mixed Model' (GLMM, type III), où les sites et les départements sont traités comme facteurs aléatoires.

L'hypothèse d'une variation du taux de croissance suivant le taux de prélèvement est d'abord testée globalement, c'est-à-dire tout habitat confondu. Au cas où cette relation dépendrait de l'habitat, celle-ci sera alors détaillée pour chaque type (habitats bâti, agricole et semi naturel). Les variations du taux de croissance suivant le taux de prélèvement et l'habitat sont testées par des analyses de variance multi-factorielles ANOVA de type III en utilisant la statistique du χ^2 . Toutes les analyses utilisent les packages *mass* et *mgcv* du logiciel statistique R version 2.3.1. (R Development Core Team 2006) et *S-Plus2000*.

(2) Le prélèvement conduit-il à une disparition des pies ? Nous testons l'effet du taux de prélèvement par le piégeage (1999/2000) sur les variations d'occupation de 2001 à 2005. Le taux de prélèvement est ajouté dans les modèles spatiaux comme une co-variable des paramètres d'occupation, d'extinction et de colonisation. Nous testons la relation liant le piégeage à ces paramètres, ajustés aux effets de l'habitat et de l'urbanisation.

Plusieurs aspects de la méthode ont été déjà développés. L'échantillonnage des populations de pies, les paramètres de la dynamique spatiale, la correction des paramètres par la probabilité de détection, la description des variables du paysage, la modélisation (MacKenzie et al. 2003), la sélection des modèles, ainsi que l'estimation des paramètres sont présentés dans l'article 1, Annexe B-1

Afin de chercher les effets non linéaires du piégeage sur la dynamique, le taux de prélèvement a été divisé en 4 classes de valeurs suivant la méthode du 'log range' :

Classes	Taux de prélèvement
A	de 0 à 1.2%
B	de 1.2 à 4%
C	de 4 à 15%
D	de 15 à 43%

Tableau 14 : Classes de prélèvement par le piégeage

b-Régulation par compétition et prédation :

Deux approches complémentaires ont été employées : les variations d'effectifs de pies et de corneilles et la co-occurrence entre les 2 espèces.

(1)-Les variations d'effectifs : nous examinons la relation liant les tendances des 2 espèces faisant l'hypothèse d'une relation entre le taux de croissance interannuel de la pie avec le taux de croissance des corneilles et son abondance. Classiquement cette approche permet le diagnostic d'interactions spécifiques (Krebs 2001). Elle consiste à corrélérer les taux de croissance annuels des effectifs de pie et de corneille, ajustée par les effets des facteurs environnementaux et de l'effectif local de corneilles.

(2)-La co-occurrence d'espèces est une approche spatiale nouvelle. C'est une analyse des patterns d'occupation spatiale de la pie et de la corneille, tenant compte des mêmes facteurs de l'environnement. Elle ne traite pas des processus de colonisation et d'extinction sous jacents et vus précédemment. De façon plus extensive, elle aborde les conséquences possibles de la compétition et de la prédation sur la structure des communautés d'espèces par l'exemple pie/corneille.

(1)-Variations d'effectifs :

-L'échantillonnage des populations de pies et des corneilles se base sur le suivi STOC, présenté dans la partie I. Nous estimons :

- ✓ -Les abondances relatives de pies N_{pi} et de corneilles N_{ci}
- ✓ -Les taux de croissance annuels des effectifs de pies et de corneilles par carré STOC où au moins un individu de chaque espèce fut détecté de 2001 à 2005, tels que :

$$\lambda_{spi} = \text{mean}_{2001-2005} [\log(N_{spi,t} * (N_{spi,t-1})^{-1})]$$

-L'analyse de données suit 2 étapes :

- ✓ Tout d'abord, nous testons la relation linéaire entre le taux de croissance de la pie et de la corneille, tel que :

$$\lambda_{\text{pie}, i} \sim N_{\text{ci}} + \lambda_{\text{ci}} \quad (\text{Modèle A})$$

- ✓ Ensuite, la relation est envisagée à travers une analyse multifactorielle pour ajuster les effets des variations d'effectifs de corneilles sur les pies aux effets des autres facteurs de l'environnement. La relation pie/corneille est ainsi ajusté à l'habitat 'H' et au taux de prélèvement des pies 'P' (estimé par département) dans un modèle '*Linear Mixte Model*' (LME) de type III (la zone biogéographique est intégrée comme facteur aléatoire). Nous testons l'hypothèse que cette relation évolue suivant l'habitat des populations (exprimée par l'interaction du taux de croissance des corneilles avec l'habitat). Le tout est résumé par le modèle :

$$\lambda_{\text{pie}, i} \sim N_{\text{ci}} + \lambda_{\text{ci}} + H_i + P + [H_i : \lambda_{\text{ci}}] + [N_{\text{ci}} : \lambda_{\text{c}}] \quad (\text{Modèle B})$$

Les effets sont testés par des ANOVA (erreur de type I) en utilisant la statistique de Fisher (pour le taux de croissance) ou du χ^2 (pour les abondances relatives). Au préalable, nous avons vérifié la normalité de la distribution des taux de croissance par le test de Kolmogorov-Smirnov et nous supposons une distribution de poisson des comptages de pies par carré STOC. Toutes les analyses utilisent le package *lme* du logiciel statistique R version 2.3.1. (R Development Core Team 2006).

(2)-La co-occurrence entre pies et corneilles :

Cette partie se focalise sur les interactions d'espèces simplement du point de vue de leur occupation des carrés STOC, donc à partir de données de présence-absence. Les concepts et les modèles statistiques liés à cette question ont été récemment développés (McKenzie et al. 2006) mais cette approche par co-occurrence a une longue histoire en écologie, particulièrement afin d'identifier les distributions non aléatoires de présence d'espèces. De nombreux auteurs ont ainsi proposé une formulation du modèle nul (distributions indépendantes) et une traduction statistique de cette hypothèse (Gotelli and McGill 2006).

Outre la présence d'espèces compétitrices ou prédatrices, une multitude d'autres mécanismes peuvent être à l'origine de la distribution d'une espèce (sélection d'habitat, tolérances physiologiques, dispersion...). Dans cet exemple, nous traitons donc la question de l'interaction spatiale pie-corneille compte tenu des autres facteurs déterminant a priori l'occupation spatiale des pies. Ce sont l'habitat, les éléments du paysage et le piégeage.

L'approche spatiale présentée ici diffère du modèle de régression liant les variations d'effectifs de pies et de corneilles par la prise en compte des événements de non

détection des espèces. Cela a l'avantage d'accroître le nombre d'informations (e.g. nombre de sites où la pie et la corneille sont absentes) et de corriger les paramètres d'occupation par la probabilité de détection. En effet, les méthodes récentes (Mackenzie et al. 2003, Mackenzie et al. 2002) prenant en compte les variations de probabilité de détection des espèces ont été adaptées pour être appliquées à l'analyse de co-occurrence (Mackenzie et al. 2004). Peu d'espèces sont suffisamment voyantes pour être détectées systématiquement. Or les 'fausses absences' (non détection malgré la présence des pies et/ou des corneilles) peuvent biaiser les patterns de présence et de co-occurrence entre espèces.

-Échantillonnage des populations et sélection des données :

Les données sont issues du suivi STOC pour les années 2001 à 2005. Sont retenus les carrés pour lesquels l'habitat, l'artificialité du paysage et le taux de prélèvement départemental sont connus. Au total, 394 carrés ont été visités dans lesquels la pie et la corneille sont présentes (l'une ou l'autre), ou absentes.

-Approche par capture-recapture des 2 espèces (cf partie I).

-Paramètres de co-occurrence et d'interaction entre espèces :

La modélisation simultanée de la présence de la pie et de la corneille est une extension de la modélisation d'occupation habituelle pour une seule espèce ('*single season model*', McKenzie 2002). Mais outre l'estimation des paramètres d'occupation des 2 espèces, cette modélisation estime aussi les probabilités d'occupation conditionnelles à la présence de l'autre espèce.

Les paramètres sont :

ψ^C - probabilité d'occupation de la corneille,

ψ^P - probabilité d'occupation de la pie,

ψ^{PC} - probabilité d'occupation par les 2 espèces (probabilité de co-occurrence),

p^C - probabilité de détecter la corneille, sachant que la pie n'est pas présente,

p^P - probabilité de détecter la pie, sachant que la corneille n'est pas présente,

r^C - probabilité de détecter la corneille, sachant que pie et corneille sont présentes,

r^P - probabilité de détecter la pie, sachant que pie et corneille sont présentes,

r^{CP} - probabilité de détecter la pie et la corneille, sachant que les 2 sont présentes,

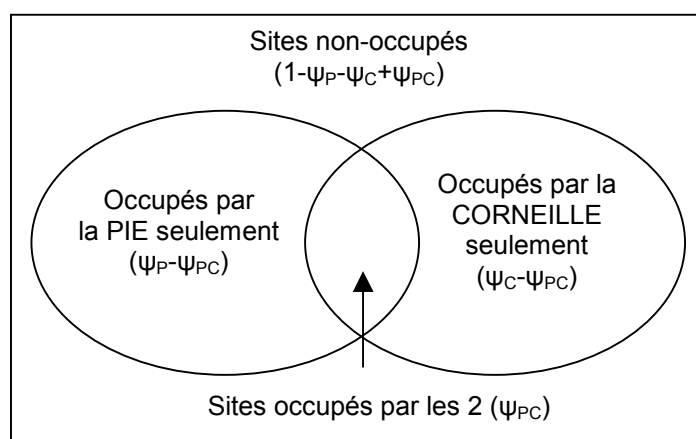


Figure 21: Probabilités pour chaque état d'occupation. L'ellipse de gauche représente la probabilité d'occupation de la pie, ψ_P , et l'ellipse de droite représente la probabilité d'occupation de la corneille, ψ_C (d'après Mackenzie et al. 2006).

L'analyse de co-occurrence présente deux opportunités différentes de quantifier le niveau d'interaction entre les 2 espèces :

- ✓-La première concerne l'interaction en terme d'occupation spatiale.
- ✓-La seconde concerne l'interaction en terme de probabilités de détection.

Dans le cas de la relation pie-corneille, nous nous sommes concentrés sur l'interaction spatiale. L'analyse des probabilités de détection, conditionnelle ou non à la présence de l'autre espèce, a certainement un intérêt dans l'analyse des relations de compétition. En effet, ce paramètre peut varier suivant le degré de dominance d'une espèce sur l'autre. Comme il est aussi lié à de nombreux autres facteurs comme l'abondance, son interprétation est difficile. Egalement, comment interpréter des variations de détection mesurées à l'échelle des carrés STOC alors que l'interaction de ce point de vue est issue de comportements observés localement.

L'interaction est donc étudiée au travers des paramètres d'occupation spatiale (ψ_P , ψ_C et ψ_{PC}) seulement. La paramétrisation du modèle permet ici de tester si l'occupation d'une espèce a lieu indépendamment de la présence de l'autre et dans le cas inverse si cette interaction est positive ou négative (attraction ou évitement). Si la pie et la corneille occupent les sites indépendamment, la définition statistique de l'indépendance implique que la probabilité qu'un site soit occupé par les 2 espèces est égale au produit des probabilités d'occupation de chacune des espèces :

$$\psi_{PC} = \psi_P \times \psi_C$$

La sélection de modèles peut être construite pour proposer certaines hypothèses biologiques concernant l'indépendance d'occupation, notamment en comparant les valeurs de vraisemblance des modèles suivant les 2 paramétrisations

- (1) les modèles où ψ_P , ψ_C et ψ_{PC} sont estimés chacun (paramétrisation complète),
- (2) et les modèles où seulement ψ_P , ψ_C sont estimés (et ψ_{PC} déduit des 2 probabilités d'occupation, paramétrisation réduite).

Le niveau d'interaction entre les deux espèces peut être mesuré par le rapport des valeurs de co-occurrence (ψ_{PC}) sur le produit des taux ψ_P et ψ_C (issus des modèles à paramétrisation complète). Ce rapport est le Facteur d'Interaction Spécifique 'SIF' (MacKenzie et al. 2004). Les valeurs de ce rapport <1 suppose un évitement d'une des 2 espèces vis-à-vis de l'autre, à l'inverse des valeurs >1 suggère une co-occurrence plus fréquente que celle attendue sous l'hypothèse d'indépendance.

Sur la base du modèle le plus intégratif, les modèles d'occupation issus des paramétrisations réduite et complète ont été sélectionnés suivant le critère d'Akaike (Burnham et Anderson 2002). L'ajustement des modèles permet de sélectionner et d'évaluer la validité des hypothèses biologiques, dont l'hypothèse nulle d'indépendance d'occupation entre pie et corneille. La construction des modèles, leur sélection et l'estimation des paramètres ont été faites avec le programme Presence vs2.0.

-Modélisation de la co-occurrence (MacKenzie et al. 2004) :

L'analyse suit 2 étapes. Dans une 1^{ère} partie, nous testons si la présence de la pie est dépendante de celle de la corneille sans tenir compte des caractères de l'habitat et de l'effet du piégeage. Dans une 2^{ème} partie, nous ajoutons en co-variables les effets de l'habitat et du piégeage à la relation de co-occurrence pie/corneille. Par ces 2 étapes, nous souhaitons tester l'importance relative des effets liés aux ressources et à la prédation/compétition et comment la non prise en compte de certains facteurs de l'environnement peut sur- ou sous-interpréter les relations entre pies et corneilles.

Comme précédemment, le piégeage est mesuré par le taux de prélèvement par département. Les données d'habitat et de paysage sont issues des 2 bases de données 'STOC' et 'TERRUTI'. L'habitat est l'habitat principal décrit dans chaque carré (noté 'H'). Chaque habitat est classé dans les habitats semi-naturels, agricoles ou bâtis. Le paysage est décrit par la proportion de surfaces urbanisées en 2002 (notée 'PAL'). Les variables d'habitat et de paysage sont utilisées autant pour expliquer le taux d'occupation de la pie que celui de la corneille, étant données les préférences d'habitat proches entre ces 2 espèces.

Nous supposons que le taux d'occupation varie avec le taux de prélèvement (noté 'P'), pour la pie seulement. Pour la corneille noire, espèce déclarée nuisible et piégée en conséquence, nous supposons un effet négligeable du piégeage en raison d'un faible taux de prélèvement (<1% soit 131000 corneilles piégées, ROC 2000, Henry *in prep*). Enfin, nous faisons l'hypothèse d'une variation annuelle des taux d'occupation entre 2001 et 2005.

La modélisation intègre ces co-variables en utilisant la fonction de lien logit, supposant une distribution binomiale des paramètres d'occupation ($\psi_P, \psi_C, p_C, p_P, r_P, r_C, r_{CP}$). Une méthode pour incorporer plusieurs co-variables est d'utiliser un modèle logistique tel que :

$$\text{logit}(\theta_k) = \log\left(\frac{\theta_k}{1-\theta_k}\right) = \beta_k + \beta_{k1}(H)^* + \beta_{k2}(PAL) + \beta_{k3} * P \quad \text{avec } k=1,2,\dots$$

où θ_k est la probabilité du paramètre d'intérêt k, β_k l'intercepte pour la relation linéaire liant les probabilités d'occupation ou de détections aux co-variables site spécifique d'habitat (H), de paysage (PAL) et de prélèvement (P) suivant les coefficients β_{k1} , β_{k2} et β_{k3} .

1.3/Résultats

1.3.1-Ressources

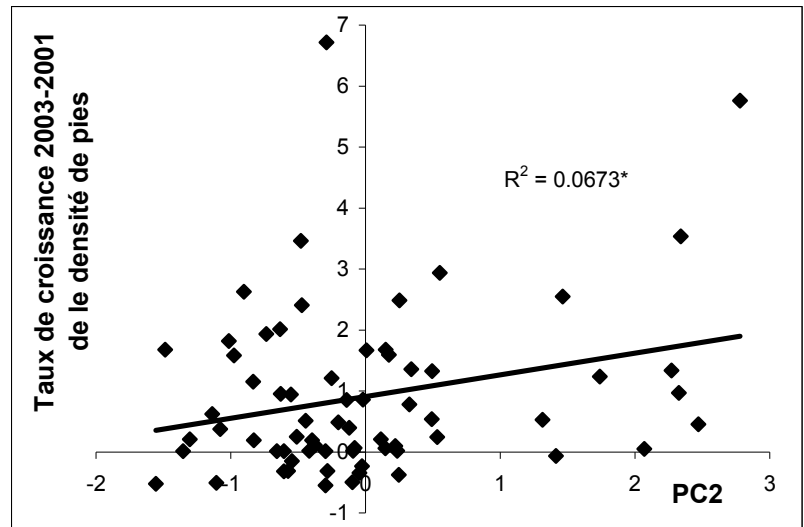
a/La densité de pies varie t'elle avec la végétation ?

Les résultats des régressions multiples entre la densité de pies estimées et les caractères des espaces verts montrent une meilleure parcimonie du modèle à co-variance spatiale par rapport aux modèles de régression standard en 2001 ($AIC_{SCM}=99.3$ vs $AIC_{SM}=111.9$) et en 2003 ($AIC_{SCM}=120.7$; $AIC_{SM}=125.7$). Dans tous les modèles l'effet de la richesse et de l'abondance en plantes herbacées (PC2 dans nos analyses) sur la densité de pies a été ajusté à l'effet de la surface des parcs. En 2001, la densité estimée dans les espaces verts n'est pas reliée à PC2 ($F_{1,64}=0.30$, $P=0.54$). En 2003, elle est positivement reliée à PC2 ($F_{1,64}=6.80$, $P=0.01$). Dans le cas de la relation entre le taux de croissance 2003/2001 et la végétation, aucun des 2 modèles n'est le plus parcimonieux ($AIC_{SCM}=232.1$; $AIC_{SM}=231.3$). Le taux de croissance est positivement relié à la richesse et à l'abondance en plantes herbacées dans les 2 modèles (SCM: $F_{1,64}=6.64$, $P=0.01$; SM: $F_{1,64}=6.98$, $P=0.01$; Figure 22).

Dans la partie II, nous montrions l'augmentation entre 2001 et 2003 des densités de pies dans les plus petits parcs du Département. Cet effet reste significatif ajusté par l'effet de la végétation (e.g. pour le modèle standard : $F_{1,64}=4.35$, $P=0.04$). Nos derniers résultats

prouvent que les populations répondent aussi positivement à l'abondance et à la richesse en plantes herbacées quelque soit la taille des espaces verts.

Figure 22: Variations de la densité relative de pies par point d'écoute entre 2001 et 2003 en fonction de la richesse et de l'abondance des plantes herbacées (*i.e.*, PC2 dans nos analyses; $n = 67$, * p -value <0.05).



b/La surface des territoires des couples de pies varie t'elle avec l'habitat ?

La surface des territoires de pies est positivement corrélée au degré d'ouverture de l'habitat (composante PC2), signifiant des territoires plus vastes dans des habitats ouverts, à pelouse champs ou prairies ($F_{1,11}=6.02$, $p=0.03$). En revanche, aucune relation significative ne relirait la surface des territoires de couples au degré d'entretien de l'habitat (composante PC1, $F_{1,11}=0.03$, $p=0.85$). L'entretien des basses strates de la végétation, de type pelouse pour les espaces ouverts (vs prairie) et de type jeune futaie entretenue pour les boisements (vs taillis non entretenus), n'aurait donc aucun effet sur la taille des territoires en reproduction.

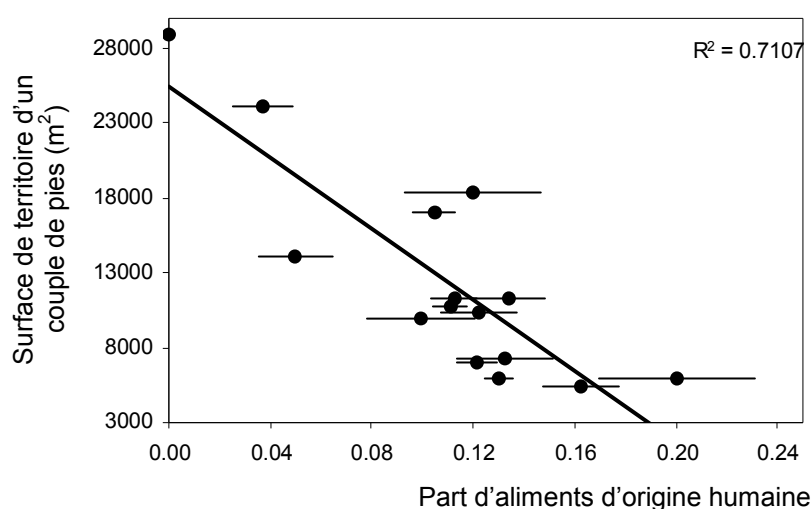


Figure 23: Relation entre la surface des territoires de couples de pies et le régime alimentaire dans 4 parcs urbains de Seine-Saint-Denis.

Enfin, la part d'aliments apportés par l'homme et prélevés par les pies varie de 0 à 20% en reproduction¹⁸ dans les parcs. Même si elle ne constitue pas la majeure partie du régime, cette composante alimentaire est négativement liée à la taille du territoire ($F_{1,11}=17.66$, $p=0.001$).

¹⁸ Cette part est positivement corrélée au nombre de promeneurs traversant les territoires de pies au cours de nos relevés ($R^2=62\%$, $p<0.01$)

1.3.2-Régulation des populations

a-Par le piégeage : Quels sont les effets du prélèvement sur :

- (1) la proportion d'immatures reproducteurs (%*NI*) ?
- (2) les tendances d'effectifs ?
- (3) les dynamiques spatiales ?

(1) sur la proportion d'immatures reproducteurs (%*NI*) :

En 2004, la participation de 14 piégeurs particuliers, de 4 associations, de 2 FDC et d'1 DDAF, de 39 communes et 13 départements, nous permet d'estimer un indice de l'effort de piégeage :

Nombre de pièges utilisés (p)	Nombre de jours de piégeage (J)	Fréquence annuelle de piégeage (F)	Autres piégeurs actifs (Ap)	Effort de piégeage (Ep)
1.70 pièges [1-3]	95 jours [2-200]	0.96 an ⁻¹ [0.25-1]	0.73 piégeurs [0-3]	= 306 jour.piège.an ⁻¹ [2-890]

Tableau 15 : Valeurs moyennes et extrêmes des paramètres entrant dans le calcul de l'effort de piégeage en 2004.

L'ANOVA teste les effets ajustés (et leurs interactions) du jour de capture, de l'effort de piégeage et de la distance de piégeage à la plus proche habitation sur la proportion d'immatures parmi les reproducteurs.

La proportion d'immatures (%*NI*) est négativement corrélée au jour de capture ($t=1.97$, $df=1$, $p=0.05$). %*NI* est en revanche positivement corrélée à l'effort de piégeage ($t=2.30$, $df=1$, $p=0.02$). La %*NI* reste en revanche dépendante de la distance à la plus proche habitation ajusté à l'effet de l'effort de piégeage ($t=2.12$, $df=1$, $p=0.04$). En revanche, l'interaction entre la distance de piégeage et l'effort de piégeage n'est pas significative ($t=0.03$, $df=1$, $p=0.97$), signifiant que le prélèvement sur la structure d'âge de la population reproductrice a le même effet partout.

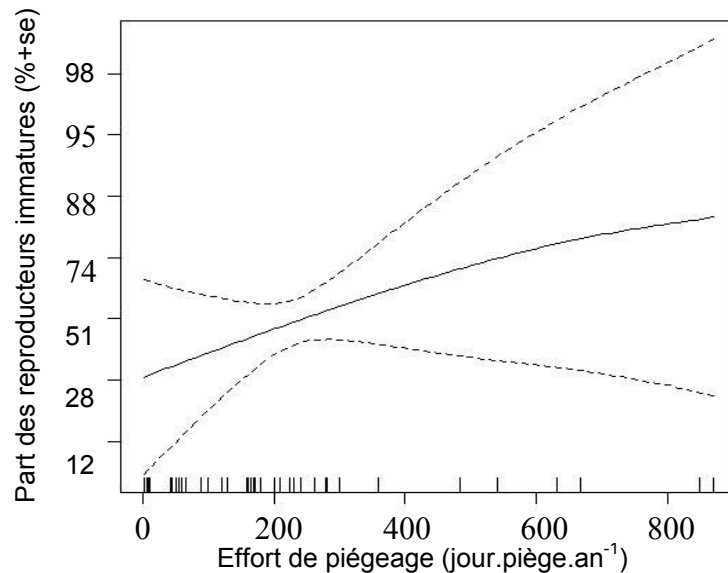


Figure 24 : Variations de la part d'immatures dans la population reproductrice suivant l'effort de piégeage (n=409 pies piégées immatures et adultes en 2004).

(2) sur les tendances d'effectifs

Dans un second temps nous avons testé les effets du piégeage sur les tendances d'effectifs. Un total de 336 carrés STOC ont été suivis de 2001 à 2005 (pour 4654 pies détectées). Ces carrés se distribuent dans 47 départements pour lesquels les effectifs de pies, le taux de prélèvement et les tendances sont estimés.

À l'échelle des carrés STOC, les densités de pies sont plus élevées dans la zone biogéographique méditerranéenne en comparaison aux zones atlantique, continentale et alpine (densité respective par carré égale à 0.70, 0.37, 0.31 et 0.31 pies, $F_{3,332}=12.75$, $p=0$). Par contre, au sein de ces zones, les différences de densité entre départements sont nulles ($F_{332,3}=0.08$, $p=1$).

Au vu de sa distribution et de son effectif, la pie reste une espèce commune en France (n=2224000 couples ± 290000 (se)). Les taux de prélèvements par le piégeage ont été calculés. En moyenne, $7\% \pm 8$ (sd) des effectifs de pies ont été prélevés par le piégeage en 2000. Cette estimation est basée sur les prélèvements connus de 47 départements. Rapporté à l'échelle de la France, ce serait près de 324000 pies qui auraient ainsi été piégées (considérant les 88 départements où celle-ci est déclarée nuisible). Ce total est 1.8 fois égal aux déclarations connues (179000 pies) et 1.5 fois égal au prélèvement par le tir pendant la période de chasse en France (223000 pies tuées d'octobre à février, ONCFS 2000). Ces chiffres confirment que l'effort de contrôle des pies en France se fait avant tout par le piégeage.

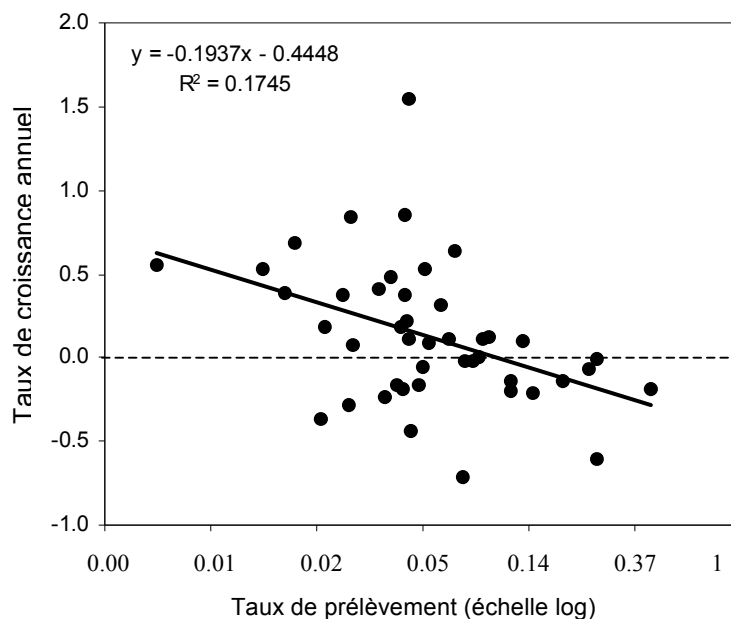
Assez logiquement, les prélèvements entre départements sont très variables (de 0 à 43% des effectifs pour les 47 départements renseignés). Ils sont positivement corrélés à l'effectif des départements (régression log-linéaire: $R^2=15\%$, $t=2.86$, $df=45$, $p<0.01$) et à l'abondance relative de pies dans les carrés STOC (régression log-linéaire : $R^2=9\%$, $t=2.11$, $df=45$, $p=0.04$) de chaque département. Autrement dit plus les densités de pies sont fortes, plus les prélèvements sont élevés.

De 2001 à 2005, la tendance d'effectif de pies en France est stable (taux de croissance de $3\% \pm 2(se)$, $\chi\text{-sq}=2.60$, $df=1$, $p=0.10$). Cette stabilité contraste avec le déclin de 61% de 1990 à 2001. Le taux de croissance actuelle, à l'échelle des carrés STOC, est indépendant de l'habitat (bâti, agricole et semi-naturels, $\chi\text{-sq}=1.39$, $df=2$, $p=0.50$).

Tout habitat confondu, les variations d'effectifs à l'échelle du paysage ne sont pas corrélées au taux de prélèvement estimé par département ($\chi\text{-sq}=0.46$, $df=1$, $p=0.50$). Cependant, cet effet varie entre habitats. Les tendances sont négativement corrélées au taux de prélèvement dans les paysages agricoles ($\chi\text{-sq}=4.59$, $df=1$, $p=0.03$). En revanche aucune relation n'existe dans les paysages bâtis ($\chi\text{-sq}=1.41$, $df=1$, $p=0.23$) et plus 'naturels' ($\chi\text{-sq}=1.64$, $df=1$, $p=0.20$).

La figure 25 présente la relation entre le taux de prélèvement et le taux de croissance des populations de pies par département en milieu agricole (l'échelle de résolution est celle du paysage). La croissance des effectifs est donc négativement liée au piégeage ($R^2=17\%$, $p<0.01$). En moyenne, pour des taux de prélèvements de plus de 10% par département, les effectifs de pies sont en déclin dans les habitats agricoles.

Figure 25 : Variations du taux de croissance 2001-2005 en milieu agricole suivant le taux de prélèvement par le piégeage en 2000 pour 47 départements ($R^2=17\%$, $p<0.01$).



(3) sur la dynamique spatiale :

Un total de 397 carrés STOC ont été suivis en moyenne 2.7 années de 2001 à 2005 (tableau 16). Ces carrés se distribuent dans 44 départements pour lesquels le prélèvement du au piégeage est connu pour l'année 2000, de même que l'habitat principal, le niveau d'artificialité du paysage et sa dynamique.

Taux de prélèvement (%)	Présence de pies	Nombre de carrés STOC						Taux d'occupation observé (se)	Taux de croissance spatiale observé (se)
		2001	2002	2003	2004	2005	Total		
Classe A [0.0-1.2]	non détectée	4	5	8	7	10	34	0.47 (0.06)	-0.05 (0.05)
	détectée	0	6	8	8	9	31		
Classe B [1.2-4.0]	non détectée	1	19	18	14	22	74	0.75 (0.02)	-0.03 (0.08)
	détectée	10	37	57	51	76	231		
Classe C [4-15]	non détectée	6	24	36	38	53	157	0.71 (0.01)	-0.06 (0.03)
	détectée	39	76	89	75	111	390		
Classe D [15-43]	non détectée	0	10	18	13	13	54	0.68 (0.03)	-0.07 (0.09)
	détectée	4	18	33	31	30	116		

Tableau 16 : Nombre de carrés STOC où la présence de pies fut détectée ou non, et pour chaque classe de prélèvement. Dans ce tableau, les valeurs d'occupation et de croissance spatiale ne sont pas corrigées par la probabilité de détection de la pie (valeurs observées), contrairement aux résultats qui suivront.

✓ Dynamique spatiale tout habitat confondu :

La sélection des modèles de dynamique spatiale est présentée dans le tableau A-1 en Annexes 1. Elle indique logiquement une variation des paramètres d'occupation (ψ), d'extinction (ϵ) et de colonisation (γ) suivant l'habitat et les caractères du paysage. Le poids des modèles $\{\psi(\cdot)\epsilon(\cdot)\gamma(\cdot)p(\cdot)\} \sim 0$ et $\{\psi(\text{PAL}) p(\text{HxPAL})\} \sim 0$ ne supporte pas l'hypothèse d'une absence de dynamique ou de variations aléatoires de ces paramètres. Sur la base du critère d'Akaike, les modèles $\epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{H})$ sont les mieux sélectionnés (Σ poids des modèles 1 à 3 égale à 0.93). La sélection confirme les résultats du manuscrit 1 (Annexe B-1), indiquant une relation négative du taux d'extinction (ϵ) avec l'artificialisation 'LA', et une variation du taux de colonisation (γ) entre habitats 'H'. Si l'occupation du paysage par les pies est marquée par des événements de colonisation et

d'extinction, pour autant nous ne notons pas de déclin spatial global de 2001 à 2005 (test LR Modèles 18-19: χ -sq=1.48, p=0.22).

La sélection de modèles valide l'hypothèse d'une corrélation positive entre le taux d'extinction locale (ϵ) et le taux de prélèvement 'P' (figure 26). Le taux de colonisation (γ) est en revanche indépendant de ce facteur. Si la dynamique d'occupation est en partie liée au piégeage, la présence de pies (ψ) n'est pas à ce jour corrélée au taux de prélèvement (test LR Modèles 5-10: χ -square=0.65, p=0.72).

✓ Dynamique spatiale suivant l'habitat :

Pour chaque type d'habitat, une nouvelle sélection de modèles est proposée (sauf pour les habitats bâtis où seuls 13 sites ont été suivis). Les tableaux A-2 et A-3 (Annexes 2 et 3) présentent respectivement les sélections pour les habitats agricoles et semi naturels. Dans ces 2 habitats, nous observons une tendance au déclin spatial mais non significative à l'échelle de 5 ans (-20% d'occupation dans les habitats semi naturels : test LR Modèles 14-15: χ -square=2.49, p=0.11, et -2% dans les habitats agricoles : test LR Modèles 13-14 χ -square=0.25, p=0.62).

De 2001 à 2005, si la pie tend localement à disparaître des espaces semi naturels, nous ne montrons aucun lien avec le piégeage (figure 27). En revanche, le taux d'extinction des populations dans les paysages agricoles est corrélé au piégeage. L'augmentation du taux d'extinction spatial conduirait mécaniquement les populations au déclin (pour un taux de colonisation fixe). Le taux de prélèvement au-delà duquel les populations disparaissent localement est de 8%. Cette estimation est cohérente avec les 10% calculés dans le cas du déclin d'effectif dans ce même habitat.

Même si la pie est en déclin dans cet habitat, les variations du taux d'occupation le long d'un gradient de prélèvement ne sont pas très marquées (l'occupation varie de 1 à 0.84 de la classe de prélèvement A à D). A l'échelle des carrés STOC (4 km²), la pie en milieu agricole reste une espèce commune.

Tout habitat confondu :

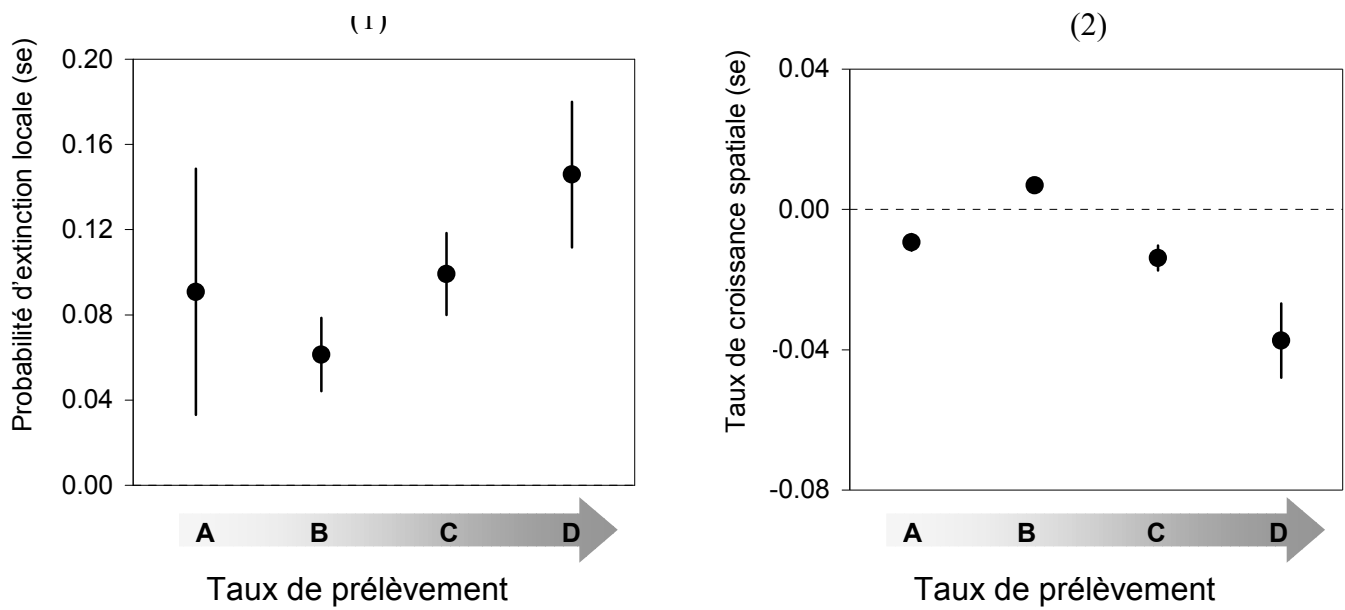


Figure 26 : Probabilités d'extinction (1) et de variations d'occupation de 2001 à 2005 (2) des pies à l'échelle du paysage (+se) suivant le prélèvement (et quelque soit l'habitat). Les classes de prélèvement A, B, C, D correspondent aux taux [0.0-1.2], [1.2-4.0], [4-15] et [15-43] %.

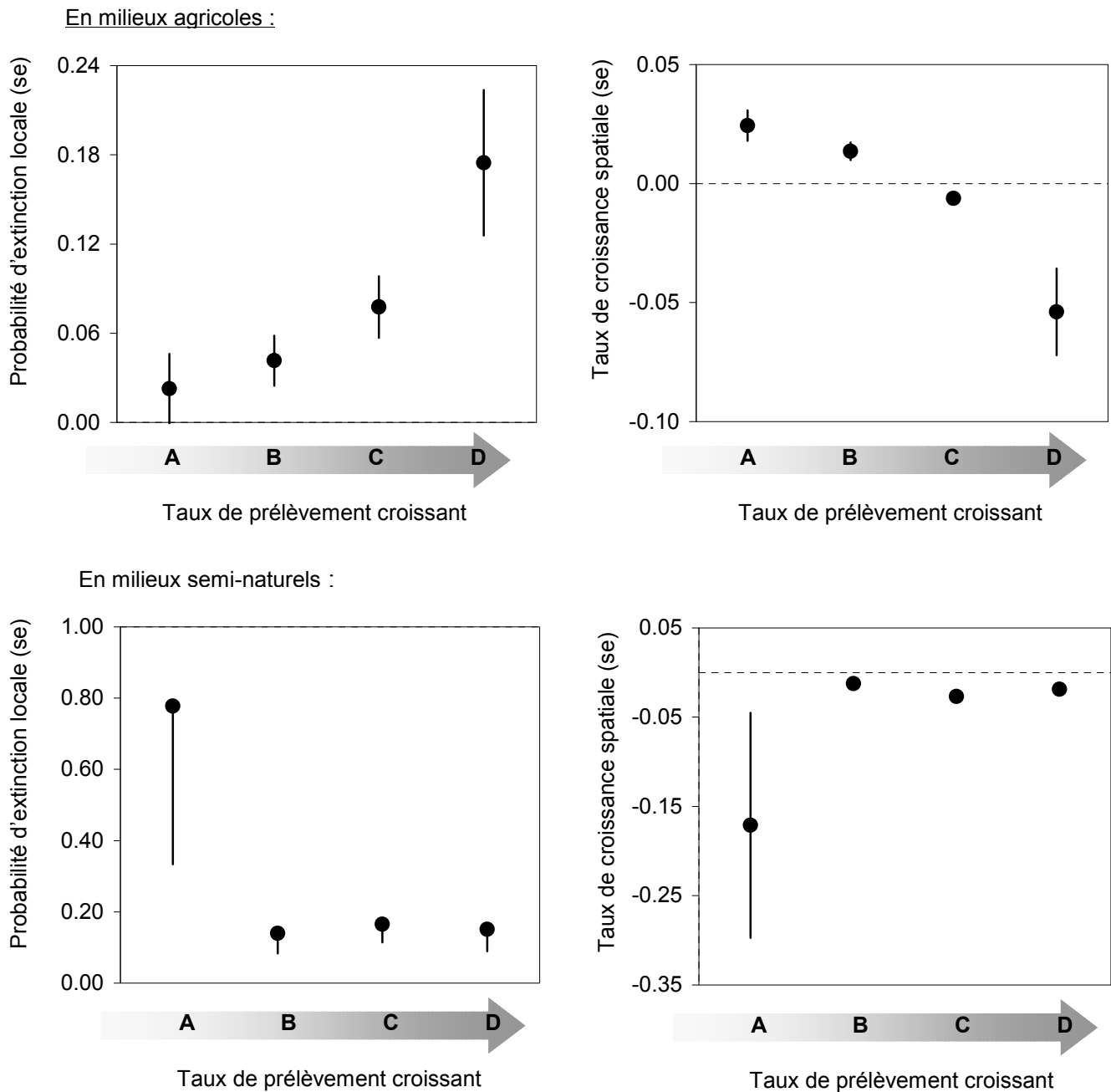
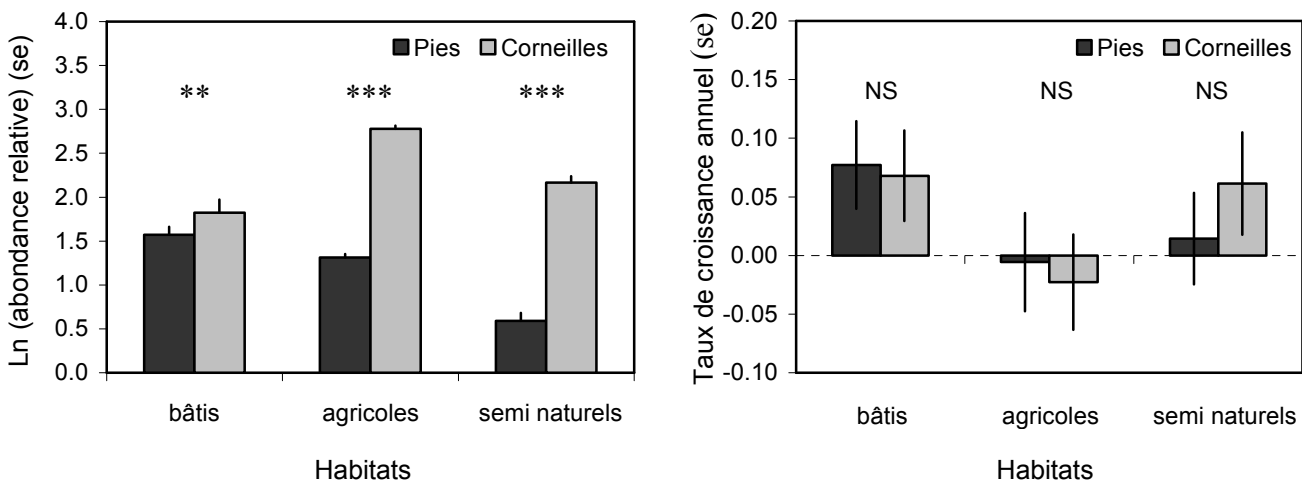


Figure 27 : Probabilités d'extinction (1) et variations d'occupation de 2001 à 2005 (2) des pies à l'échelle du paysage (+se) suivant le prélèvement en milieux agricoles et semi-naturels. Les classes de prélèvement A, B, C, D correspondent aux taux [0.0-1.2], [1.2-4.0], [4-15] et [15-43] en %.

b-Par compétition et prédation

(1) Variations d'effectifs :

De 2001 à 2005, 298 carrés STOC ont été suivis en moyenne 2.7 années. Sur la base de cet échantillon, les taux de croissance et les abondances relatives de la pie et de la corneille ont été estimés. Globalement, la corneille est plus abondante dans les milieux agricoles et semi naturels, à la différence de la pie qui est devenue spécialiste des milieux bâtis (Figures 28). Les tendances d'évolution des effectifs de pies et de corneilles dans ces 3 habitats sont stables de 2001 à 2005 même si nous notons une tendance à la croissance en ville pour les 2 espèces.



Figures 28: Variations des abondances relatives et des taux de croissance annuels de pie et de corneille par habitat (estimés en France de 2001-2005 par carré STOC, différence entre pie et corneille : NS non-significatif, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

Existe-t-il un lien entre les variations d'effectifs de pies et de corneilles,

Modèle 1 : Dans la première étape de l'analyse (*i.e.* sans tenir compte des effets de l'habitat et du taux de piégeage), nous montrons que le taux de croissance des effectifs de pies ne varie pas avec l'abondance relative de corneilles ($F_{1,1}=0.06$, $p=0.80$). En revanche, taux de croissance de pies et de corneilles sont positivement corrélés ($F_{1,1}=10.2$, $p=0.002$).

Modèle 2 : Dans la seconde étape de l'analyse, la même relation a été examinée en ajustant l'effet de la corneille par ceux des autres facteurs de l'environnement (habitat, piégeage). De même, nous ne montrons aucune corrélation entre les tendances d'effectifs de pies et les abondances relatives de corneilles ($F_{1,1}=2.6$, $p=0.11$). Les taux de

croissance des 2 espèces sont de nouveau positivement corrélées ($F_{1,1}=10.6$, $p=0.001$). Cette relation reste vraie quelque soit l'habitat (interaction [$H_i : \lambda_{\text{barc}_i}$] $F_{1,1}=2.2$, $p=0.12$).

(2) Co-occurrence d'espèces :

Nous considérons les patrons de co-occurrence entre les pies et les corneilles.

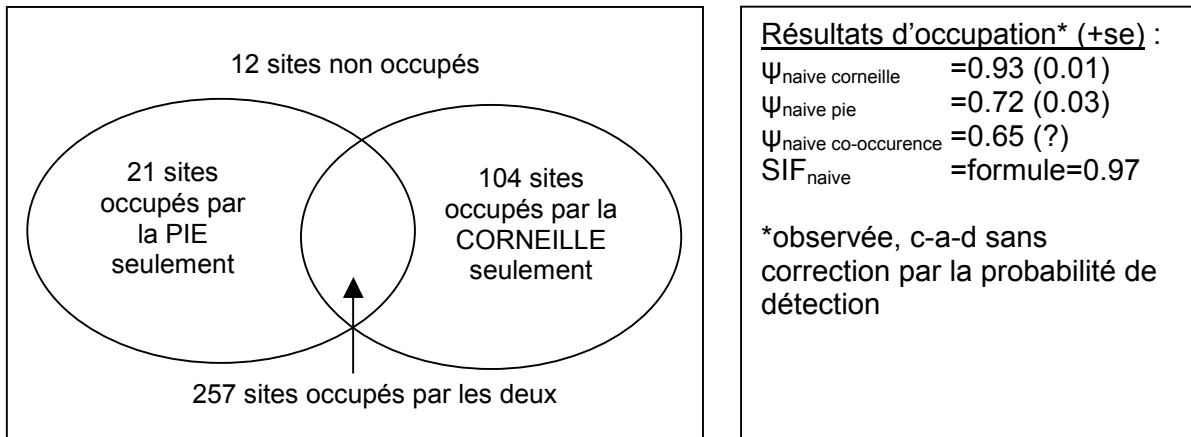


Figure 29: États d'occupation des carrés STOC (moyenne 2001 à 2005, $n=394$ sites). D'après le nombre de carrés occupés, il est possible de calculer les valeurs observées d'occupation et d'interaction 'SIF' (*i.e.* non corrigées par la probabilité de détection).

D'après les résultats de la figure 29, la co-occurrence 'observée' sur un même carré est fréquente (dans 65% des cas, $n=257$ carrés). Malgré tout, nous notons une forte proportion de carrés où la corneille est présente de façon exclusive (soit 26% des sites ($n=104$) contre 5% ($n=21$) pour la pie). Globalement, la pie disparaît des habitats semi-naturels et agricoles, là où la corneille est en expansion (Figure 30).

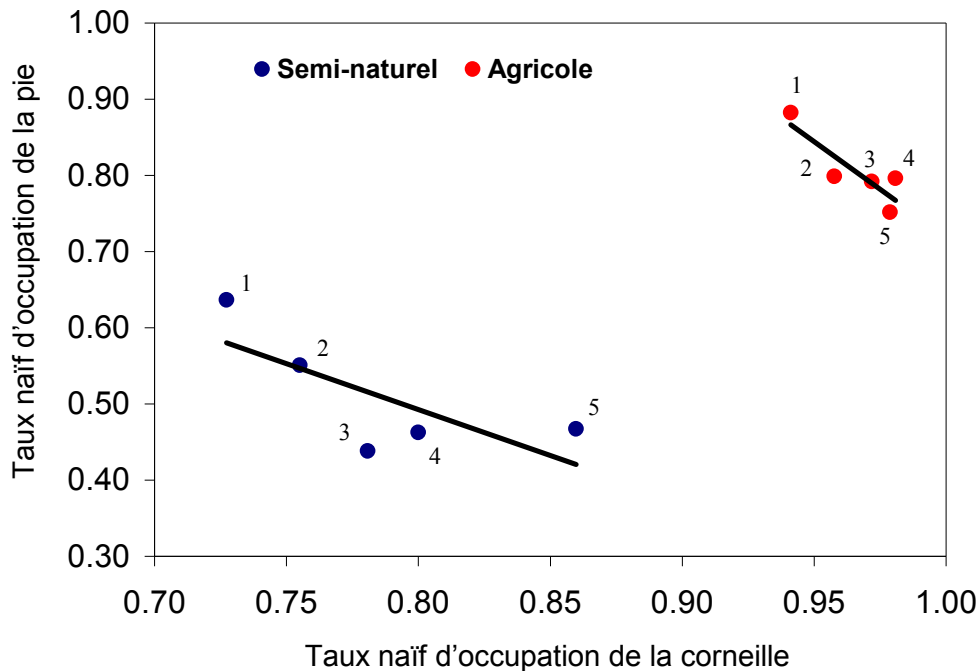


Figure 30 : Variations des taux d'occupation spatiale 'naïfs' de pies et corneilles de 2001 à 2005 (1=2001, 2=2002, 3=2003, 4=2004, 5=2005).

D'après la valeur du facteur d'interaction spécifique ($SIF_{naïve}=0.97$), ces premiers résultats ne signifieraient pas pour autant que la pie disparaît consécutivement à la présence de la corneille à l'échelle d'un même carré.

Ces résultats 'observés' restent-ils vrais en corrigeant les paramètres d'occupation par la détection ? Pour cela, les probabilités d'occupation et de détection ont été modélisées. Cette modélisation a été faite en deux parties pour montrer comment la non prise en compte des variables d'environnement qui peuvent être reliées à des préférences d'habitats des espèces change les patrons de co-occurrence.

- ✓ Dans la première phase de modélisation, nous avons testé les relations simples (modèles 8 et 9 du tableau A-4, Annexe 4), exprimant des probabilités d'occupation et de détection constantes quelque soient les variables d'environnement. La sélection donne l'évidence d'une interaction spatiale entre pies et corneilles, en raison d'un meilleur ajustement du modèle 8 qui fait l'hypothèse d'une valeur du paramètre $SIF \neq 1$ (noté ϕ) ($\Delta AIC_{9-8}=37.7$). Conformément à la prédiction d'un effet de la compétition pie/corneille sur les patrons d'occupations, la valeur ϕ_8 montre un évitement des 2 espèces ($\phi_8=0.45$, c'est-à-dire inférieure à 1)

- ✓ Deuxième phase : dès lors que les variables d'habitat, de paysage et de prélèvement sont prises en compte, les modèles 8 et 9 de la première sélection perdent de leur vraisemblance ($\Sigma w_{8,9} \sim 0$) et globalement les modèles sont améliorés. Logiquement, l'occupation de la pie, de même que celle de la corneille, varie avec les variables d'habitat et de paysage. Une fois la prise en compte des co-variables d'environnement, la comparaison des valeurs d'AIC des modèles faisant l'hypothèse $\phi=1$ (vs $\phi \neq 1$) indique que l'interaction pie/corneille est nulle et n'est que la conséquence de préférences d'habitat distinctes entre espèces et/ou des prélèvements. Par exemple, la comparaison aux modèles à paramétrisation complète (*i.e.* modèles 10-11 avec estimation du SIF) ne donne aucune vraisemblance à l'hypothèse d'évitement pie/corneille. Prendre en compte les préférences d'environnement des espèces est donc primordial pour tester la co-occurrence d'espèce. Les effets des facteurs de l'habitat, du paysage et du prélèvement sont résumées dans le tableau 17. Globalement, les résultats de la modélisation confirment les effets statistiques des co-variables d'habitat et de paysage sur le taux d'occupation de la pie. En revanche, contrairement à nos prédictions l'effet statistique du taux de prélèvement est positif sur l'occupation de la pie et négatif sur celle de la corneille. Enfin, ces résultats montrent que si la corneille est une espèce généraliste d'un point de vue de ses préférences d'habitats, elle évite à ce jour les paysages urbanisés.

Effets statistiques des co-variables	Paramètres d'occupation			
	ψ corneille	ψ pie	p corneille	p pie
Habitat	nul	$\psi_{sn} < \psi_f < \psi_{hs}$	nul	nul
Urbanisation du paysage	-	+	+	+
Taux de prélèvement	-	+	nul	nul
Tendance annuelle	+	-	+	nul
Moyenne des paramètres (se)	0.92 (0.01)	0.81(0.01)	0.40(0.01)	0.41(0.02)

Tableau 17 : Résumé des effets statistiques des co-variables d'environnement sur les principaux paramètres d'occupation de la pie et de la corneille (d'après les estimations issues du modèle 1, tableau A-4). ψ est le taux d'occupation, p la probabilité de détection, sn, habitats semi-naturels f, agricoles et hs, bâtis.

Chap2-Densité-dépendance

1.1/Introduction

Les populations ne peuvent s'accroître indéfiniment sans atteindre de limites. Un problème central est donc de découvrir de quelles façons sont régulées les populations ? Dans le premier chapitre de cette partie, nous avons montré les effets des processus 'top-down' et 'bottom-up' susceptibles de limiter les populations de pies. Dans ce second chapitre, nous étudions la relation densité-dépendance du succès reproducteur dans un paysage urbain où les densités de pies sont élevées. Le succès est un paramètre clé car il est meilleur dans les habitats urbains par rapport aux autres, ces variations sont donc susceptibles de déterminer les fortes densités de pies dans cet habitat. Cette information est donc importante pour montrer un quelconque processus de régulation et prédire le devenir des populations par la modélisation se basant sur des relations empiriques.

L'importante littérature sur la 'densité-dépendance' des paramètres démographiques fait de cette relation un véritable paradigme (Krebs, 1995), souvent invoqué comme un élément incontournable pour expliquer les processus de régulation. Le plus souvent ces relations sont étudiées à partir de corrélations d'un paramètre démographique donné avec la densité. Dans le cas de corrélations, le lien de cause à effet de la densité sur ce paramètre est alors communément admis. Pourtant, la densité en elle-même n'explique pas grand-chose, car ce n'est pas un mécanisme de la régulation à proprement parlé. En fait, la densité est vue comme une mesure 'substitut' à la disponibilité alimentaire, la territorialité, la prédation, les maladies, et d'autres facteurs de l'environnement (Krebs 1995). Par exemple, si la fécondité est fonction de la disponibilité alimentaire, et si la nourriture n'est seulement que vaguement corrélée à la densité de population, alors il n'est pas surprenant que la fécondité montre une vague relation avec la densité de population. Ayant testé cette relation à partir de données d'observations, sans base expérimentale, nous utiliserons avec prudence les résultats de la relation densité-dépendance de la fécondité. Cependant, nous avons choisi de les présenter car la densité-dépendance peut être discutée sur la base de l'écologie de la pie et du contexte d'étude. De plus cette relation est un atout pour la modélisation démographique de la population.

Nous avons vu dans la partie II que la fécondité variait entre habitats. Plusieurs auteurs ont montré un effet des ressources alimentaires sur ce paramètre (Hochachka and Boag 1987, Hogstedt 1981, Knight 1988) induisant par ce mécanisme des densités plus fortes (Jersak 2001), notamment de couples nicheurs (Knight 1988). En raison des fortes densités, nous faisons l'hypothèse que la compétition entre couples pour les ressources augmente et régule ainsi le nombre de poussins produits. D'un autre côté, les nids, dans

le cas de fortes densités, pourraient être mieux protégés des prédateurs car même si la pie est territoriale en reproduction, des comportements de défense collective ont lieu face aux prédateurs (Birkhead 1991). Étant donné le faible nombre de prédateurs aériens et terrestres dans les parcs urbains, nous rejetons l'hypothèse d'un bénéfice significatif de la densité de couples contre les risques de prédation. Par contre, la prédation des autres nids par des conspécifiques pourrait voir lieu, ce comportement ayant déjà été observé (Jerzak 1995).

1.2/Méthodologie

Notre objectif est de montrer la relation entre la densité de couples nicheurs de pies et le nombre de poussins à l'envol. En 2004 (et pour quelques nids en 2003), un suivi complet de la reproduction a permis d'estimer la date de ponte et le nombre de poussins produit par couple (âgés de 14-15 jours). Seuls les couples ayant engagé la reproduction (*i.e.* ayant pondu) ont été sélectionnés ($n=46$ couples). Ils sont issus de 4 sites urbains de Seine-saint-Denis : ce sont les parcs de La Courneuve ($n=16$ couples), du Sausset ($n=16$ couples), de l'Île-Saint-Denis ($n=8$ couples) et l'aéroport du Bourget ($n=7$ couples) (*cf* § 2.3.1).

Comment définir la densité locale de couples ? Les nicheurs sont cantonnés à leur territoire et dépassent rarement les limites de celui-ci. Nous avons donc supposé que les interactions conspécifiques devaient surtout s'établir avec les couples voisins. Nous avons fixé la distance potentielle d'interaction entre un couple et ses voisins à 2 fois le rayon d'un territoire moyen ($2 \times 75\text{m} = 150\text{m}$). Dans cette surface ($\sim 7\text{ha}$) centrée sur le nid des couples suivis, nous avons estimé la densité des couples nicheurs voisins (D_v). Les couples susceptibles d'interagir sont ceux ayant tout ou partie de leur territoire dans cette surface. Le nombre de couples voisins D_v a été estimé à partir d'une cartographie des nids en 2004. La densité des non-nicheurs n'a pas été prise en compte car difficilement estimable. Néanmoins, leur nombre augmente théoriquement avec les densités de couples, renforçant potentiellement les relations de compétition avec les couples suivis.

Il est fréquent que le nombre de poussins produits soit corrélé à la date de ponte et à l'âge des parents (Lack 1966). La production est plus faible dans le cas de pontes tardives et chez les immatures (en comparaison aux adultes). Afin d'en tenir compte, l'âge des reproducteurs a été déterminé (lors du baguage ou par l'observation à distance des rémiges primaires, voir critères d'âge partie I). Parmi l'ensemble des reproducteurs, seulement 5 sur 62 étaient immatures (seuls l'âge de 62 sur 92 nicheurs pies fut estimé). Étant donnée cette faible proportion et dans la mesure où les différences de productivité existent surtout entre immatures et adultes (Birkhead and Goodburn 1989), nous

considérons l'effet de l'âge négligeable dans nos analyses. La date de ponte par couple a été estimée à partir des visites répétées des nids.

Nous testons l'effet statistique de la densité des voisins Dv sur le nombre de poussins produits ajusté par l'effet de la date de ponte et des sites (*i.e.* parc) dans une analyse de variance multifactorielle ANOVA (statistique du Khi-2). Ce test est réalisé à partir d'un modèle de type GLM où nous supposons une distribution de poisson du nombre de poussins produits par couple en utilisant la fonction de lien log, tel que :

$$\text{Log}(\text{Nombre de poussins}) \sim \text{sites} + \text{date de ponte} + Dv$$

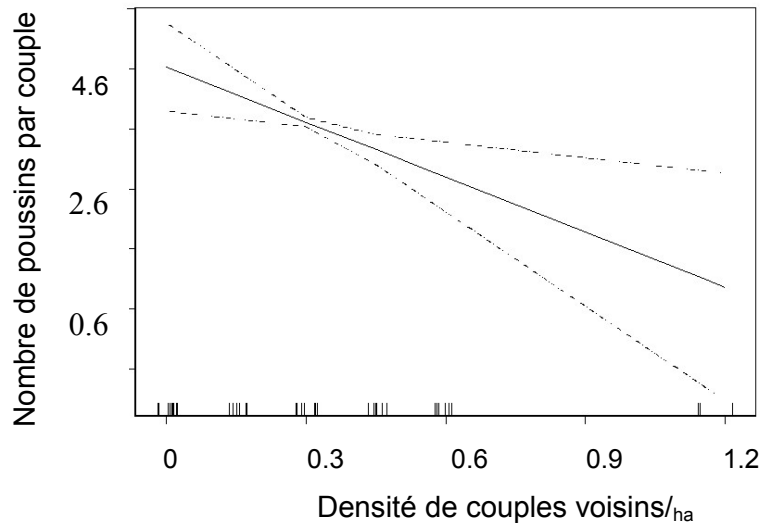
Tout facteur dont l'effet statistique n'est pas significatif est retiré du modèle. Afin de chercher les effets non linéaires de la densité de couples voisins, les résultats graphiques sont obtenus sous un modèle mixte Generalized Additive Model (GAM), similaire au GLM mais prenant en compte dans la structure des données les relations non linéaires (Siriwardena et al. 1998, Guisan et al. 2002). Les résultats statistiques sont ceux du GLM et les représentations graphiques du GAM. Ainsi dans le modèle ci-dessus, les effets de la densité Dv sur la production de poussins seront 'lissés', chacun des effets représentés étant ajustés à l'autre. Toutes les analyses utilisent les packages mass et mgcv du logiciel statistique R version 2.3.1. (R Development Core Team 2006).

1.3/Résultats

En 2003 et 2004, le devenir des couvées de 46 couples, des 4 sites d'études, est connu. Dans un rayon de 150m autour des nids suivis, le nombre moyen de territoires est estimé à 2.21, soit une densité moyenne Dv de 0.31 couples/ha (de 0 à 1.11 couples/ha pour le maximum, $sd=0.30$). Cette estimation est cohérente avec les densités de couples de pies estimées à l'échelle entière des parcs (0.30 couples/ha en moyenne, partie II). Malgré des densités de pies variables entre sites, le nombre moyen de poussins n'est pas différent entre La Courneuve, le Sausset, l'Île-Saint-Denis et le Bourget ($F_{3,45}=0.56$, $p=0.65$). Si le nombre de poussins produits ne varient pas entre sites, il est négativement corrélée à la densité de couples voisins ($F_{1,45}=7.18$, $p=0.01$), suivant la relation linéaire suivante (figure 31).

La date moyenne de ponte est le 7 avril (étalées du 18 mars au 30 mai). Les couples qui pondent tard produisent moins de poussins (pente de la relation=-0.05 poussins/jour, $sd=0.01$, $F_{1,44}=18.6$, $p<0.001$), confirmant les relations connues pour ce facteur.

Figure 31: Relation densité-dépendante du nombre de poussins produits par couple dans



les espaces verts urbains de Seine-Saint-Denis en 2004 (pour 46 couples dans 4 sites d'étude).

Chap3-Discussion

Dans la partie précédente, nous avons mis en évidence la relation entre la présence/absence de la pie et les mécanismes de fécondité, de mortalité et de mouvements. Dans une démarche de diagnostic écologique, notre objectif ici est de montrer comment les paramètres d'abondance et d'occupation de cette population sont influencés par les processus top-down et bottom-up, densité dépendants ou indépendants. Au-delà du cas de la pie, nous voulons en plus déterminer l'importance relative de ces processus suivant leur échelle d'action sur l'état de conservation de la population (du territoire au paysage).

Quelles forces écologiques font évoluer les populations de pies ?

A- La mortalité due au prélèvement : les pies sont piégées massivement en France dans la quasi totalité des départements. A partir d'un indice de l'effort de piégeage, sommant plusieurs informations sur l'activité des piègeurs, nous avons montré un lien entre la structure d'âge de la population et l'effort de piégeage. Étant donné que le piégeage sélectionne principalement les reproducteurs, la structure d'âge mesurée par le ratio immatures/adultes est un indice composite de la survie des adultes et de l'âge à la première reproduction. Ce ratio augmente avec l'effort de piégeage et cela indépendamment de l'habitat. Le piégeage se traduit donc par la baisse de l'âge moyen des reproducteurs. La baisse à la première reproduction est une réponse classique des populations animales au prélèvement qui suppose une régulation par densité dépendance de la survie et du recrutement (Newton 1998). La régulation permet une compensation¹⁹ de la mortalité due au piégeage par les mécanismes démographiques (survie, fécondité et recrutement) jusqu'à un certain niveau de prélèvement (Aebischer 1997).

De quelles façons pourrait agir la compensation ?

(1) D'une part, par territorialité. A l'équilibre (*i.e.* structure d'âge stable), il y a régulation spatiale du nombre de couples territoriaux, les immatures étant généralement exclus des sites car inexpérimentés. Chez la pie, la part d'individus immatures varie de 5 à 60% des effectifs en âge de se reproduire (Birkhead 1991). Il est alors fréquent que ce surplus d'individus sans territoire reprenne les territoires laissés vacants après le retrait des reproducteurs. Le piégeage peut ainsi être compensé par un meilleur recrutement local. Newton (1998) fit la revue de 54 expériences de retraits de passereaux, perdrix, limicoles et rapaces, et montra que les individus retirés sont rapidement remplacés par d'autres appartenant donc à un pool d'individus dont certains non locaux. Pour les

¹⁹ A l'opposé les mortalités due à la chasse et naturelle peuvent être additives, sans compensation par une meilleure fécondité et un meilleur recrutement.

espèces mobiles, le prélèvement conduit à une immigration d'individus se déplaçant vers l'intérieur du secteur piégé pendant ou après. À l'échelle de plusieurs populations connectées, l'immigration peut donc compenser la mortalité due au piégeage par un recrutement non local (d'immatures ou non). La dispersion d'individus des populations non piégées vers celles piégées peut devenir une condition nécessaire au maintien des populations locales (de type 'source puit' Pulliam 1988). Nous n'avons pas de preuve empirique d'un tel fonctionnement spatial chez la pie mais c'est une conséquence prédictible du prélèvement dans le cas d'un effort de piégeage hétérogène dans l'espace (Novaro et al. 2005). Justement la régulation actuelle des espèces nuisibles n'est pas menée de façon uniforme et a lieu à l'échelle de certaines communes espacées d'autres non piégées. La structure spatiale du piégeage pourrait ainsi avoir des implications importantes pour l'écologie des populations et la gestion. Ces implications seraient d'autant plus importantes si le piégeage était associé à une structuration particulière des habitats suivant leur qualité (du point de vue des pies). Par exemple, les habitats urbanisés sont en général sélectionnés positivement par les pies. Le piégeage dans cet habitat créerait des habitats 'puits' mais attractifs que l'immigration alimenterait par sélection. Pour les pies, ces habitats s'apparenteraient à des 'pièges écologiques' (Ecological traps, Schlaepfer et al. 2002) car ils présentent en apparence tous les signes de bonne qualité pour la reproduction, l'alimentation...mais changeant la fitness et la dynamique de populations négativement (pour un exemple cf Shochat et al. 2006). Pour la gestion, les conséquences sont souvent l'inefficacité locale du piégeage par une immigration de pies. Si les mouvements de pies sont susceptibles de compenser les effets dus au piégeage à l'échelle d'un paysage, comme ce fut le cas dans le département urbain de la Seine-Saint-Denis, nos résultats ne permettent pas de prouver une compensation à plus large échelle (entre départements par exemple). Simplement, les variations de populations (en terme d'effectifs ou d'occupation de sites) semblent fortement liés au prélèvement par département de 2001 à 2005.

(2) Théoriquement, la compensation peut aussi avoir pour conséquence une meilleure survie et une meilleure fécondité par relâchement des relations de compétitions intraspécifiques. Les pies ayant échappé au piégeage survivraient mieux. Cet effet est généralement observé sur la survie juvénile (Gaillard et al. 1998, Eberhardt 1977). Une telle hypothèse est cohérente avec une part plus importante d'immatures dans la fraction reproductrice. Enfin, les effets du piégeage pourraient être compensés par une meilleure reproduction. Cette hypothèse est très probable étant donnée la relation densité dépendante du nombre de poussins produits par couple. L'élimination de certains couples permettraient aux autres de produire plus de jeunes, compensant les adultes piégés.

Finalement, l'ensemble de ces effets pourraient s'additionner, atténuant ou annulant l'effet du piégeage de sorte que les variations d'âge ratio (indice composite de la survie des reproducteurs et du recrutement) ne se traduisent pas de façon mécanique par une baisse d'effectif.

Quels sont les facteurs susceptibles de modifier la compensation ?

(1) Les mécanismes de compensation dépendent de l'effet des autres processus écologiques sur la survie, *i.e.* les ressources, la compétition interspécifique, la prédation naturelle, le parasitisme, les maladies...(Newton 1998). Dans le cas de la pie, l'âge ratio varie avec l'habitat (ou la distance aux habitations), celui-ci modifiant probablement la capacité des populations à compenser la mortalité due au piégeage. Pour autant nous ne montrons aucune interaction entre l'effet du piégeage et celui du à l'habitat. D'un autre côté, le piégeage (estimé au travers du taux de prélèvement) n'affecterait les tendances d'effectifs que dans les habitats agricoles, supposant aucun effet dans les habitats urbains et semi-naturels. Très probablement, ce contraste entre tendances d'effectifs s'explique car le piégeage est plus intense dans les habitats agricoles et non pas par une compensation facilitée dans les autres habitats. Seule une étude plus précise des relations densité dépendance sur les paramètres démographiques permettrait de le confirmer.

(2) Généralement ignorée, la saisonnalité de la relation densité dépendante apparaît aussi déterminante pour comprendre les réponses des populations au prélèvement. Il s'agit de comprendre à quelle saison la compensation peut avoir lieu (Boyce et al. 1999). Dans notre cas, nous pouvons faire l'hypothèse que les relations densités dépendantes soient plus ou moins marquées suivant l'habitat et la saison. En ville, il est probable que la régulation ait lieu principalement en reproduction (pour l'accès aux territoires et la production juvénile). Dans les habitats agricoles et semi-naturels, les densités de nicheurs sont plus faibles. En revanche, la compétition entre individus pour les ressources alimentaires pourrait être accentuée en hiver. La régulation agirait ainsi en automne et en hiver sur la survie juvénile, comme c'est le cas pour beaucoup d'espèces d'oiseaux dans les habitats non-urbains (Newton 1998), alors qu'en ville les ressources alimentaires sont en général abondantes toute l'année. Pour ces raisons, la régulation, et donc la compensation, est susceptible de varier suivant l'habitat entre populations d'une même espèce.

Pour conclure sur l'effet du piégeage, la compensation est un principe fondamental de la gestion des populations et doit être explorée plus finement par des approches expérimentales ou par la modélisation (*cf* dernière partie). De façon empirique, nous

démontrons que les populations de pies sont viables (taux de croissance > 0) jusqu'à un taux de piégeage de 8-10% des effectifs au-delà duquel l'effectif décline et la pie disparaît à l'échelle du paysage. Ce résultat souligne le rôle fort de la compensation dans le maintien des populations de pies même confrontées à un piégeage intense. Il est pourtant sous-estimé car nous n'avons pas tenu compte du prélèvement par la chasse dans ce calcul. Dans les habitats agricoles, le prélèvement induit la diminution des effectifs de même que la disparition de l'espèce à l'échelle des carrés STOC (paysage de 4km²). Étonnamment, ce déclin ne s'est pas encore traduit par une absence de plus en plus marquée de la pie le long d'un gradient de prélèvement. L'explication la plus simple est que le déclin des effectifs dans cet habitat est récent, le piégeage n'ayant pas eu le temps de 'modeler' de façon importante la distribution des populations.

B- Les ressources : Les pies sont généralistes, vivant et s'alimentant dans plusieurs types d'habitats et sur une large gamme d'aliments, prédisposant l'espèce à une colonisation des villes (Jerzak 2001, Johnson 2001). Le régime alimentaire, l'utilisation et la sélection d'habitats sont relativement bien décrits dans la littérature (Antonov and Atanosova 2002, Balanca 1984a, Holyoak 1968), c'est pourquoi nous n'avons pas détaillé finement les préférences écologiques des pies dans cette partie. Néanmoins, nous avons analysé les effets de certains paramètres simples liés à la composition et à la structure de l'habitat des parcs urbains, et à la fréquentation humaine. Toutes nos résultats se basent sur un suivi des couples et des abondances en reproduction uniquement.

Notre 'clé d'entrée' pour comprendre la relation qui lie le niveau de ressource alimentaire et l'abondance des pies a été le territoire. Les couples défendent généralement un territoire au sein duquel ils nichent et s'alimentent. Celui-ci doit être suffisamment large pour fournir les ressources alimentaires en reproduction sans être beaucoup plus étendu que ce dont le couple a besoin pour l'élevage des jeunes, auquel cas celui-ci s'exposerait à plus de prédation (hypothèse de la 'surface optimale' Wilson 2000) La surface des territoires exprimerait donc la dépendance des couples aux contraintes de leur environnement (qualité et prévisibilité de la ressource, présence de compétiteurs, de conspécifiques...). Dans les parcs urbains, l'amplitude de la surface des territoires suivis est relativement importante (moyenne=1.2ha, CV=0.6) et en grande partie expliquée par la proportion d'aliments d'origine humaine (=71%). Cette ressource constituerait un apport alimentaire important (en terme de poids sec et d'énergie, Balanca 1984b), réduisant la surface de prospection alimentaire du couple et donc du territoire. Cette interprétation repose sur l'hypothèse d'un lien de cause à effet des ressources alimentaires sur la surface du territoire. Testé expérimentalement, ce lien n'a pourtant jamais été démontré sur la pie (Vines 1981). Dans un second temps, nous montrons que des territoires vastes

sont associés à des habitats en proportion plus ouverts (pelouses et prairies vs boisements). Cette relation est aussi contraire à l'idée d'une diminution de la surface du territoire avec la quantité de ressources alimentaires accessible²⁰. Certains de ces territoires sont probablement peu attractifs car couverts de prairies (10-50cm) qui limitent l'accessibilité des proies (invertébrés) et la vigilance par rapport aux prédateurs. Les territoires établis dans des habitats ouverts seraient aussi plus susceptibles à la prédation par la corneille. Pour cette raison, les habitats boisés (>50% de la surface) seraient plus sélectionnés et les densités rencontrées plus fortes (Baeyens 1981a, Reese and Kadlec 1985, Tatner 1982). Ces espaces offriraient un couvert végétal suffisamment dense et protecteur en reproduction. Dans un troisième temps, nous montrons un effet négatif de l'entretien des basses strates de la végétation sur la surface des territoires. Cette relation est cohérente avec l'hypothèse d'un effet négatif des espaces ouverts de type prairie dans la prospection alimentaire. Comme l'alimentation des pies a lieu le plus souvent au sol, sur des proies animales en été, la coupe régulière des pelouses et des sous-bois aurait pu offrir une meilleure accessibilité des proies. L'effet de l'entretien de la végétation sur la surface des territoires ne ressort pourtant pas de nos analyses. Peut-être, l'entretien de la végétation, si elle offre une meilleure accessibilité aux proies, pourrait en contrepartie affecter la composition et la quantité de proies naturelles disponibles. Rien ne l'affirme. McDonnell et collaborateurs (2005) montrent par exemple que les espaces entretenus sont susceptibles de modifier la composition et la biomasse en vers importante qui constitue les proies principales des pies en reproduction (Birkhead 1991).

Pour un couple de pies, la conséquence de s'établir dans un parc fréquenté, boisé et entretenu serait donc l'acquisition d'un territoire de qualité. Cette hypothèse est confirmée par le comportement de défense des territoires très fort dans ce type de parcs. Egalement ce sont des territoires occupés toute l'année (Chiron, *pers.obs.*). Ces traits comportementaux offrent un diagnostic de la qualité des ressources défendues (Wilson 2000). Egalement, la qualité du territoire se mesure à la faible distance entre les zones d'alimentation et le nid (exemple du Crave à bec rouge ; Kerbiriou et al. 2006), réduite dans le cas de petits territoires²¹.

A l'échelle d'un parc, l'apport alimentaire et la gestion des espaces limiteraient la régulation spatiale par territorialité en réduisant les surfaces de territoires, permettant ainsi l'installation de plus de couples. Néanmoins, les populations à fortes densités pourraient être régulées par densité dépendance de sorte que les effectifs se stabilisent. A l'échelle des espaces verts, la complexité végétale (richesse et abondance en plantes

²⁰ La pie ne nourrit au sol, principalement dans les espaces ouverts.

²¹ Cette distance réduirait la garde du nid vis-à-vis des prédateurs.

herbacées) est plus déterminante sur les densités de pies en reproduction. Ces résultats confirment des études plus détaillées sur la sélection d'habitats (Antonov and Atanosova 2003). Une plus grande diversité végétale favoriserait une plus grande richesse en invertébrés. Or ceux-là restent la base du régime alimentaire des adultes (>80% Balança 1984), et presque la totalité du régime des poussins qui pourraient être désavantagés par une nourriture plus artificielle (Birkhead 1991). Si c'était le cas, la relation densité dépendante du nombre de jeunes produits ne serait qu'un 'substitut' pour expliquer l'effet de la qualité de la nourriture sur la production juvénile.

La taille des territoires est-elle due à la qualité de l'habitat (*i.e.* ressources, compétiteurs, prédation, piégeage, partenaire du couple) ou à la qualité des individus ? N'ayant pas fait de suivi individuel à plus long terme, il n'est pas possible de discriminer ces 2 aspects dans notre étude bien que leurs effets relatifs soient prouvés mais variables (Birkhead and Goodburn 1989, Hogstedt 1981). Probablement, des individus de 'bonne qualité' auront tendance à sélectionner eux-mêmes des territoires de bonne qualité. Cet aspect n'a pas été approfondi car l'application à la gestion ne le nécessitait pas. Le gestionnaire ne peut de toutes façons pas agir directement sur la qualité des couples nicheurs, sauf indirectement par un contrôle des ressources disponibles. L'entretien de l'habitat et la gestion des ressources alimentaires représentent donc des pistes de gestion intéressantes.

C- La compétition/prédation avec la corneille : Darwin (Darwin 1859) soulignait déjà le potentiel évolutif des populations comme une conséquence de la compétition et des interactions inter-spécifiques. Il est maintenant prouvé que la compétition pour une ressource partagée entre espèces proches peut conduire à des divergences écologiques, *i.e.* une différenciation d'habitat et/ou de nourriture (Lack 1966). Les interactions par compétition et prédation entre les pies et les autres corvidés sont importantes, or l'influence de ces interactions sur les patrons de distributions d'espèces est relativement peu connue. Nous avons choisi d'étudier les relations pies/corneilles à l'échelle du paysage étant donné le comportement dominant de la corneille. Nous avons testé les effets relatifs (*i.e.* comparés aux effets de l'habitat et du piégeage) de la présence et de l'abondance des corneilles à l'échelle du paysage sur celles des pies.

Globalement, l'analyse de co-occurrence entre pies et corneilles montrent une ségrégation spatiale des aires de distribution des 2 espèces. Cette ségrégation est le fait d'une distribution de chaque espèce dans des habitats différents. En effet, la corneille est plus abondante dans les milieux agricoles et semi naturels, à la différence de la pie qui l'est relativement plus dans les habitats bâtis. Cette dernière est aussi plus établie dans les paysages urbanisés, évités par la corneille. Pour autant, pies et corneilles ne vivent

pas dans des habitats strictement séparés puisqu'elles co-existent dans 65% des cas. A l'échelle d'un même habitat, existe-t-il un effet négatif de la corneille sur les populations de pies ? La compétition directe avec la corneille peut mener un couple de pies à l'abandon de son territoire (Bossema 1986). Un des messages de l'analyse de co-occurrence est que pour un habitat donné, l'abondance et la présence de la corneille n'affecteraient pas les populations de pies à l'échelle du paysage (4km²). En effet, dans un même habitat la pie a la même probabilité de présence que la corneille soit là ou pas. Si localement, ces interactions peuvent déterminer les distributions d'espèces, à l'échelle du paysage cet effet ne se retrouverait pas. Pourquoi ? Parce qu'il resterait des territoires refuges pour les pies. Dans le temps, les tendances d'effectifs des 2 espèces seraient indépendantes dans le sens où la croissance d'effectif et l'expansion spatiale des corneilles ne limitent pas celle de la pie dans un même habitat. D'une façon générale ce travail montre l'intérêt de prendre en compte l'habitat dans l'étude des interactions entre les 2 espèces. Sans cela, nous aurions pu interpréter la disparition de la pie comme la conséquence de l'expansion spatiale de la corneille. En ville, les croissances de pies et de corneilles coïncident même. Les habitats urbains représentent certainement de nouveaux habitats dans lesquels les 2 espèces n'entreraient pas encore en conflit pour les sites de nidifications.

Si la présence des pies n'est pas directement liée à la présence des corneilles actuellement, la ségrégation d'habitat pourrait néanmoins être une conséquence évolutive de la compétition/prédation entre ces 2 espèces dont le but fut de limiter leurs interactions négatives. Par contre, la ségrégation spatiale n'est pas la cause du déclin actuel des pies dans les habitats agricoles et semi naturels car cette dernière est bien plus récente. Notre façon d'analyser les relations interspécifiques est nouvelle et elle ne trouve son sens qu'avec la connaissance plus locale des interactions spécifiques (à compléter avec des approches expérimentales ou d'étude des dynamiques temporelles pour tenter d'inférer des hypothèses sur les processus expliquant les relations de compétitions).

La fécondité est-elle densité dépendante ? Jusqu'à présent aucune relation de ce type n'avait été mise en évidence chez la pie...mais que signifie t'elle ? Étant donnée que c'est une corrélation, nous sommes limités pour inférer directement les mécanismes qui pourrait être liés à une baisse de la fécondité. Que nous apprend la littérature ? Vines (1981) tenta de relier la fécondité aux variables d'environnement : il ne montre aucune corrélation avec la distance au nid voisin de pies le plus proche, la taille du territoire et la fréquence d'intrusion d'autres pies dans les territoires ou la fréquence d'alimentation des poussins par les parents. Les résultats de Vines ne permettent donc pas de dire dans quelle mesure la compétition intraspécifique pour les ressources, et pas seulement

l'accès à un site, affecte la fécondité. De même pour Reese et Kadlec (Reese and Kadlec 1985), aucun lien n'existe entre le nombre de poussins produits et la distance au nid le plus proche. Pour Vines, le meilleur prédicteur du succès reproducteur est la proximité aux nids de corneilles. D'autres auteurs le confirment (Baeyens 1981, Balança 1984), montrant que le succès des pies est limité quand les nids sont proches de ceux des corneilles. A Manchester, Tatner (1982) est le premier à imaginer un lien entre les densités de pies et une forte prédation conspécifique. Ce comportement est aussi observé dans des habitats non-urbains (Baeyens 1981). En ville, les effectifs nicheurs de corneilles, de même que celles d'autres prédateurs naturels, sont faibles dans les parcs urbains (Chiron, *pers.obs.*). A l'inverse, les densités de couples de pies nicheurs sont très élevées et bien plus que dans les études précédentes (surface moyenne du territoire : 1.2 ha en Seine-Saint-Denis, contre 5 ha pour Vines, et Reese). D'autre part, les auteurs précédents ne se basent pas sur la densité réelle mais sur la distance au nid le plus proche, qui n'est peut-être pas un bon indice (e.g. dans le cas d'une distribution agrégée des couples). De plus, ces études datent d'une période où la colonisation des villes par les pies étaient en cours sans qu'il est eu encore d'autorégulation. Pour ces raisons, nous pensons que la prédation conspécifique est une hypothèse sérieuse d'une fécondité densité dépendante comme l'ont confirmé de (rares) observations sur le terrain.

Remarques : le succès reproducteur exprimerait-il plutôt l'âge des individus, leur qualité ou celle de l'habitat ?

-Plusieurs auteurs montrent par exemple que l'âge des pies détermine en partie le succès reproducteur. Les immatures produisent moins de jeunes à l'envol que les adultes indépendamment des autres variables (Birkhead et Goodburn 1989). Parmi les adultes, les différences de succès reproducteurs sont néanmoins atténuées. En Seine-Saint-Denis, presque tous les reproducteurs sont adultes, *i.e.* un an ou plus²² (à l'exception de 6 immatures sur les 94 reproducteurs). Cela suppose donc que les variations du nombre de poussins expliquées par l'âge soient faibles.

-Qualité des territoires ? Les petits territoires sont supposés être de bonne qualité (en terme de ressources, de vigilance au nid, de proportion d'espaces boisés). Cette hypothèse est limitée pour expliquer la baisse du succès reproducteur. La seule hypothèse raisonnable est un appauvrissement de la ressource en invertébrés dans les petits territoires, pourtant indispensable aux poussins. Dans une étude complémentaire, nous n'observons cependant pas de conséquence sur la masse des poussins à l'envol.

²² Au-delà d'un an, il n'est plus possible de déterminer l'âge précisément.

-Qualité des individus ? Nous n'avons pas testé cette hypothèse dans cette étude mais son rôle dans le succès reproducteur est montré. D'après la théorie, il est probable que les individus de bonne qualité sélectionnent aussi les bons territoires, donc ceux de petites surfaces (Wilson 2000). Elle n'expliquerait donc pas les baisses de succès reproducteur.

Nous concluons donc à l'autorégulation par prédation conspécifique mais les autres hypothèses mériteraient d'être approfondies.

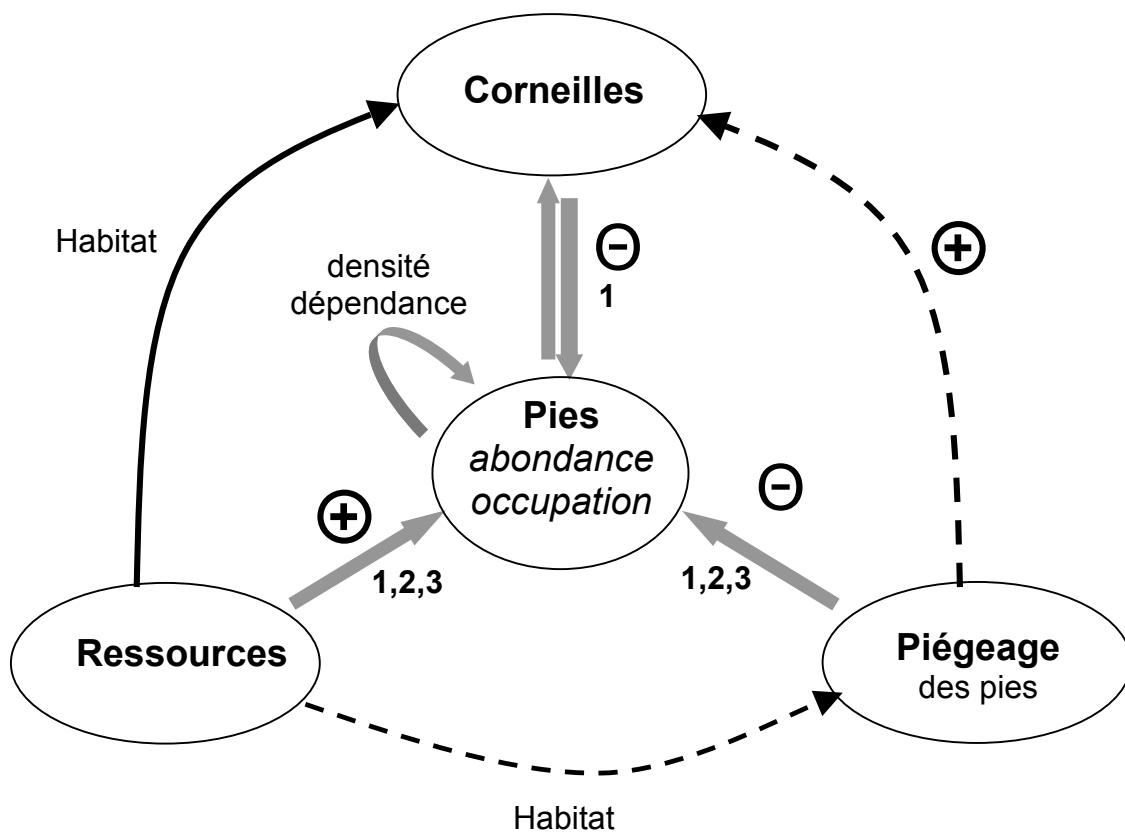


Figure 32: Schéma des effets des facteurs écologiques et de leurs interactions sur la dynamique d'évolution des populations de pies à l'échelle du territoire (1), des espaces verts (2) et du paysage (3) (en pointillé, les interactions qui restent incertaines).

Quel est le lien entre l'abondance de pies et les processus locaux (démographiques et écologiques) ?

Il y a une imprécision dans la littérature des définitions d'abondance ou des distributions données indépendamment de l'échelle spatiale d'observation (Gaston et al. 2000, Gaston et al. 1999). Cette confusion peut être volontaire lorsque ces mêmes études font l'hypothèse que l'abondance à une large échelle n'est finalement que l'extrapolation de l'abondance à une échelle plus fine (ou inversement). Ce serait faux si l'abondance

d'une population ou sa distribution ne se résumait pas à ce qui est mesuré localement (l'abondance locale ou l'occupation des sites suivis). Les relations entre l'abondance, l'occupation et la distribution vont dépendre de la dynamique de population d'une échelle locale à une échelle plus large. Les mécanismes démographiques sont responsables de ces effets d'échelle sur l'abondance ou l'occupation. Les 3 principaux sont les paramètres vitaux (1), l'effet 'rescue' et le fonctionnement en métapopulation (2), et la sélection d'habitat densité dépendent (3) (Watkinson et al. 2003). Nous n'avons pas étudié en détail ces processus et leurs effets sur les paramètres d'occupation et d'abondance des pies. Néanmoins il est possible d'inférer certaines hypothèses sur le rôle de ces processus dans la dynamique de populations au travers des réponses des pies aux processus écologiques (ressources, prédation/compétition et piégeage). Pour un même facteur, il s'agit de comparer les échelles. Si les processus locaux dominent (fécondité, mortalité, sélection d'habitat densité dépendante) alors la dynamique à plus large échelle est une extrapolation de la dynamique locale. A l'inverse, si les processus à large échelle dominent, alors la dynamique à large échelle de la population est guidée par un fonctionnement en métapopulation, tels que les extinctions et les recolonisations à l'échelle de sites, impliquant des mouvements. Dans le cas de la pie, les populations fonctionnent de telles sortes que les réponses aux facteurs et processus écologiques sont similaires de l'échelle locale au paysage, suggérant l'absence de phénomènes démographiques impliquant une échelle spatiale large (au-delà du paysage, quelques kilomètres). La dynamique démographique locale peut donc être extrapolée au paysage. De même, les effets locaux des facteurs écologiques sur les populations peuvent être extrapolés au paysage et très probablement à l'échelle d'un département ou d'un pays. Ces propos doivent être cependant nuancés par la compensation échelle-dépendante du recrutement d'immatrices pour remplacer les adultes piégés. En effet, localement, ces nouveaux individus recrutés (ou floaters) pourraient venir d'assez loin et compenser un grand nombre de pies piégées. Du coup, il y aurait une relation non-linéaire entre l'intensité du piégeage et le nombre de pies (avec un plateau au début puis une diminution). En revanche à l'échelle du paysage, si l'intensité du piégeage est uniforme, la relation sera beaucoup plus linéaire (baisse graduelle du nombre de pies avec l'augmentation du piégeage). De même la relation de co-occurrence pie/corneille est échelle dépendante mais avec une échelle dépendance différente. La corneille est susceptible de réguler les populations de pies à une échelle locale mais pas à l'échelle du paysage où la sélection de l'habitat est certainement plus importante.

En conclusion, les effets d'un facteur donné dépendent des échelles en lien avec les processus démographiques. Étant donné l'importance de ces mécanismes dans la

définition des patrons de distributions et ses conséquences pour la gestion, il est fondamental de décrire les populations à plusieurs échelles (Pautasso 2006). C'est là une étape importante pour comprendre les liens entre microécologie et écologie du paysage et le fonctionnement des populations. Pour la gestion (contrôle ou conservation des populations), la réponse générale des populations face aux processus écologiques est partiellement prédictible.

Partie IV /

Implications pour la gestion



Partie IV / Implications pour la gestion

Une des finalités de cette thèse est l'application à la gestion des populations d'oiseaux susceptibles de poser problèmes.

Quels en sont les enjeux généraux ? Certaines espèces font l'objet de critiques récurrentes à cause de leurs impacts sur les activités humaines (économiques, sanitaires et écologiques). C'est ce qui motive la régulation des espèces dites à 'problèmes' ou 'nuisibles' par le piégeage en France (Clergeau 1997). Quelque soit le contexte (en ville ou en dehors), la régulation des populations est généralement menée de façon empirique et ne répond pas toujours aux objectifs de départ, *i.e.* prévenir ou limiter les dégâts liés à certaines populations animales (Feare 1991, Destephano 2005). Cela se traduit par 2 symptômes réguliers :

(1) Dans certains cas, les mesures de gestion régulent de façon excessive les populations sans pour autant résoudre les problèmes.

(2) Dans d'autres situations, elles sont inefficaces car la régulation ne permet pas de réduire de façon suffisante les effectifs de populations à l'origine des dégâts.

Dans le premier cas, il y a un défaut d'évaluation de l'origine des problèmes. Par le passé, et peut être encore aujourd'hui, la régulation des populations encourageait un prélèvement maximum par le tir, le piégeage et l'empoisonnement des espèces qualifiées de 'nuisibles'. Cet engouement reposait sur l'hypothèse que le problème était le nombre d'individus, sans prêter grande attention à la cause (Dolbeer 1988). Or, le prélèvement est souvent fait d'une façon non sélective, il peut être dangereux, coûteux, et est éthiquement de moins en moins apprécié. Il est en plus recommandé que dans les situations où aucune autre solution n'est valable (Dyer et Ward 1977, Feare 1986). Cette gestion a donc conduit à la persécution d'espèces sans raison toujours apparente (Whitfield et al. 2004). Dans le second cas, l'inefficacité du contrôle vient des moyens mis en oeuvre et d'une méconnaissance de l'écologie et du fonctionnement des populations. Partant du principe que tout plan de gestion devrait prévoir efficacement les conséquences de son action, ces 2 situations soulignent les failles de la régulation des populations animales (*i.e.* mesures insuffisantes ou disproportionnées). Le cas de la régulation des pies ne fait pas exception à ces critiques. En effet, jusqu'à présent l'impact écologique de la pie n'a jamais été prouvé sérieusement bien qu'il soit la principale justification du contrôle des populations. D'autre part, nous avons montré que la régulation en France était une cause majeure du déclin des effectifs.

Les enjeux sont aussi locaux puisque cette thèse part d'une demande des gestionnaires du territoire de Seine-Saint-Denis. Globalement, cette demande est motivée

par le peu de connaissances pratiques concernant la pie et un premier échec du contrôle des populations dans les parcs urbains du Département. Les gestionnaires se sont alors tournés vers le Muséum pour connaître l'impact écologique de la pie sur les autres oiseaux, les causes des fortes densités dans les parcs urbains et élaborer une gestion adaptée des populations²³.

La proposition de mesures de gestion peut reposer sur l'expérience, à partir d'une connaissance empirique de la réponse des populations à la gestion. Parfois cela ne suffit pas (Pullin 2004). Notre démarche se base sur la compréhension du fonctionnement des populations et la traduction pratique de cette connaissance (Williams et al. 2002). Dans les 2 dernières parties, nous avons décrit et expliqué la dynamique des populations de pies en France, avec une lecture à plusieurs niveaux d'échelles. Comme pour beaucoup de populations faisant l'objet de prélèvements, les effectifs de pies fluctuent dans le temps, (Feare 1991, Destephano and Deblinger 2005). Cette dynamique est aussi associée à de fortes variations spatiales liées au prélèvement, se traduisant par une régression des populations non-urbaines et une expansion de la pie en ville. Globalement, l'état et l'évolution des populations en France seraient le résultat de processus démographiques et écologiques dépendant de l'échelle locale. Au regard de ces résultats, la gestion devrait donc être évolutive tout autant que le sont les populations et devrait s'adapter aux échelles de fonctionnement des populations. Egalement, les recherches en conservation modélisant les effets de stratégies de contrôle sont rares. La modélisation est plutôt tournée vers la gestion des populations d'espèces exploitées ou à conserver. À la vue du nombre d'espèces classées comme nuisibles en France, ces questions devraient faire l'objet d'un plus grand engouement en conservation.

Dans le cas de la régulation en France, l'action du gestionnaire (ou des piégeurs) est souvent locale (à l'échelle d'une commune et au cours d'une saison) car c'est à cette échelle que sont constatées les dégâts et les nuisances. Les échelles de gestion sont-elles pour autant adaptées au fonctionnement des populations ? Les différents niveaux d'échelles abordés dans notre travail donnent l'opportunité de réfléchir à cette question. En quoi le fonctionnement des populations de pies peut-il intéresser le gestionnaire ? Dans quelles mesures les mécanismes de compensation de la mortalité due au piégeage sont-elles un obstacle au contrôle des populations ? Comment organiser la gestion de façon à assurer l'efficacité locale du contrôle tout en conciliant la conservation des populations à une échelle plus large ?

²³ Un document appliqué à la gestion a donc été écrit pour répondre aux différentes questions des gestionnaires de SSD.

Cette partie est organisée en 3 chapitres ; le premier aborde l'impact de la pie à partir de méthodes expérimentales et comparatives, le second analyse l'effet de la saisonnalité de la compensation sur l'efficacité du piégeage à partir de la modélisation, enfin le 3è chapitre fait la synthèse.

Chap1-Impacts écologiques de la pie sur les oiseaux

1.1/ Introduction

Notre premier objectif est l'évaluation des conséquences de l'expansion de la pie dans les écosystèmes urbains en analysant la relation proies-prédateur 'oiseaux-pie'. Plus largement, l'urbanisation est un contexte d'étude original en écologie (Alberti et al. 2003, McDonnell and Pickett 1990). L'urbanisation agit sur la composition en espèces, l'abondance des prédateurs, des compétiteurs et des parasites (Marzluff 2001, Sukopp et al. 1995).

Dans certains cas, les prédateurs de tailles moyennes, comme la pie, sont favorisés car n'étant pas eux-mêmes régulés (Soulé et al. 1988). La pie est un prédateur opportuniste de nids (essentiellement de passereaux) dans les habitats urbains tout comme à la campagne (Timsit and Clergeau 1998). Son impact reste cependant controversé. D'un côté, seuls 2% de son régime alimentaire comprennent des restes de poussins (Balanca 1984b), mais c'est une sous-estimation car la prédation des œufs est ignorée dans ce calcul. Egalement, nous ignorons les conséquences de ses forts effectifs en ville. Les populations de proies pourraient ne plus compenser les forts taux de prédation (Smith and Quin 1996). Les passereaux sont aussi des espèces peu longévives, ce qui rendrait théoriquement la dynamique de populations sensible à une variation de la productivité juvénile (Krebs 2001). Ainsi, à terme, nous ne connaissons pas les conséquences de la prédation dans ce contexte d'habitat sur les risques d'extinction locale d'espèces. A la campagne, plusieurs auteurs suggèrent que la croissance des populations de corvidés a induit le déclin des oiseaux dont les nids sont facilement prédatés (*i.e.* à nid ouvert, Gooch 1991, Thomson 1998). Si le risque d'extinction locale des espèces prédatées augmente, existe-t-il une réduction de la richesse spécifique des communautés d'oiseaux ? La prédation peut-elle être la cause d'un remplacement des espèces locales par d'autres plus cosmopolites et plus compétitives ? Identifier ces processus est important car ceux-là pourraient participer au processus mondial d'homogénéisation biotique (Blair 2004, McKinney 2006).

Même si la prédation peut affecter négativement certains traits d'histoires de vie des oiseaux, presque toutes les proies vivent avec leurs prédateurs sans nécessairement décliner ou disparaître. En ville, les effets de la prédation s'ajoutent à ceux liés à l'altération de l'habitat et du paysage (Sih et al. 1985, Martin, 1993a, b, Suhonen et al. 1994, Côté et Sutherland, 1997, Jokimäki & Huhta 2000). Ces effets prédateur/habitat interagissent parfois de sorte que le risque de prédation serait supérieur dans les habitats fragmentés, tels que la ville (Chalfoun et al. 2002). Par une sélection de l'habitat en

reproduction, certaines espèces sont capables d'éviter les paysages présentant tous les signes liés à un risque fort de prédation (Møller 1988, Roos & Pärt 2004).

Nous étudions la dynamique des populations et des communautés d'espèces d'oiseaux communs des espaces verts de Seine-Saint-Denis en fonction des variations d'effectifs de pies. Les effets de la prédation tiennent compte des effets de l'habitat (diversité végétale et caractères des parcs, Chace 2004). Nous faisons l'hypothèse que la présence et les densités de certaines espèces nicheuses d'oiseaux dépendent des densités de pies car c'est le principal prédateur nicheurs dans les parcs urbains :

- ✓ Aux niveaux des populations, nous prédisons un effet négatif des pies sur la productivité juvénile de passereaux et d'oiseaux d'eaux dans les parcs urbains. Les effets de la prédation sont d'abord testés à partir d'une réduction expérimentale des densités de pies. Nous comparons ensuite les densités relatives de passereaux entre ville et campagne pour comparer les effets de l'habitat à ceux de la prédation (manuscrit 'Responses of songbirds to the Black-billed magpie regulation in urban habitat' Annexe B-2).
- ✓ Au niveau des communautés d'espèces, nous prédisons un impact négatif de la croissance des effectifs de pies sur la richesse et la dynamique de communauté (manuscrit 'Lack of a negative effect of the abundance of the black-billed magpie *Pica pica* on the dynamics of urban bird communities' Annexe B-3).

Pour les 2 niveaux (population et communauté), nous supposons un effet plus marqué de la pie sur les espèces les plus sensibles à la prédation (espèce à nid ouvert vs nichant en cavité).

1.2/ Méthodes

1.2.1-Impact sur les populations d'oiseaux

(cf manuscrit 'Responses of songbirds to the Black-billed magpie regulation in urban habitat' Annexe B-2).

Sites de l'étude

Quinze sites d'études ont été choisis dans la région parisienne, situés au maximum à 54 km du centre de Paris ($\bar{x} = 24.2 \pm 4.6$ (SE) km, cf carte 4). Les sites sont divisés en 2 groupes suivant leur densité de pies (voir méthode plus bas). Le groupe A inclut les 11 sites non urbains à faible densité de pies (voir détail des sites partie 2.2.2/). Chaque site est suivi en moyenne 1.7 années entre 2003 et 2005. Le groupe B inclut les 4 sites urbains à plus forte densité de pies (jusqu'à 1.3 adultes/ha, Lpo 2001). La surface de

ces parcs varie de 12.5 à 450 ha et ont été suivis 2.5 années en moyenne entre 2003 et 2005.

Suivi des populations d'oiseaux

Le plus souvent, le suivi de la reproduction se base sur le succès de nids naturels ou artificiels afin de prouver l'impact de la prédation (Jokimaki et al. 2005). Plusieurs biais sont associés à ce type de méthodes (Batary et Baldi 2004, Burke et al. 2004, Faaborg 2004). Parce que la prédation dure jusqu'à l'indépendance des juvéniles (Newton 1998), le taux d'échec des nids sous-estimerait les effets de la prédation. Le nombre de poussins volants est un indice plus global de l'effet de la prédation sur la productivité que le succès des nids car il prend en compte la part réelle de poussins ayant survécu à la prédation

Tout d'abord, nous avons eu recours à des captures aux filets pour estimer les nombres de jeunes volants et d'adultes de passereaux, ainsi que la proportion de juvéniles par espèce (*i.e.* le rapport du nombre de juvénile sur l'effectif total capturé pour un site donné et par espèce de 2003 à 2005). Comme la proportion de juvéniles devrait être corrélée au succès reproducteur local (Bart et al. 1999, Newton 1999, Du Feu and Mcmeeking 2001), celle-ci est un indice de la 'productivité juvénile après l'envol'.

La capture au filet est standardisée sur la méthode suivi STOC-capture (Suivi Temporel des Oiseaux Communs, Julliard et al. 2003a). Chaque oiseau capturé est identifié comme adulte ou juvénile et bague individuellement pour permettre son identification ultérieures, et ainsi éviter les double comptages. Le nombre et l'emplacement des filets est fixe au sein d'un site de capture ainsi que le nombre et la date des sessions (de 3 à 5, entre mai et mi-juillet chaque année).

Ensuite, nous utilisons le STOC-point d'écoute (Julliard et Jiguet 2002) pour comparer les densités relatives des oiseaux entre les paysages urbanisés et non-urbanisés de 2001 à 2004. Pour ce type de suivi, voir la partie 2.2.1/. la densité relative pour une espèce dans un habitat donné (urbain vs non-urbain) est calculée comme le nombre d'individus comptés divisés par le nombre de points d'échantillonnage dans cet habitat. Nous nous restreignons aux points du STOC de la zone biogéographique atlantique car elle englobe notre secteur d'étude.

Retrait expérimental des pies (Figure 33)

Nous étudions les variations des paramètres de populations (nombres d'adultes, de juvéniles capturés et la productivité post-envol) en réponse au retrait expérimental de pie de 2003 à 2005 sur la base du suivi STOC décrit plus haut. L'expérience est basée sur un design d'étude 'Before-after Control-treatment / BaCt' dans 2 parcs urbains (La Courneuve et le Sausset). Dans chaque parc est inclus un secteur de contrôle et un secteur de retrait établis non loin l'un de l'autre (distance de 600m). Au total, nous avons

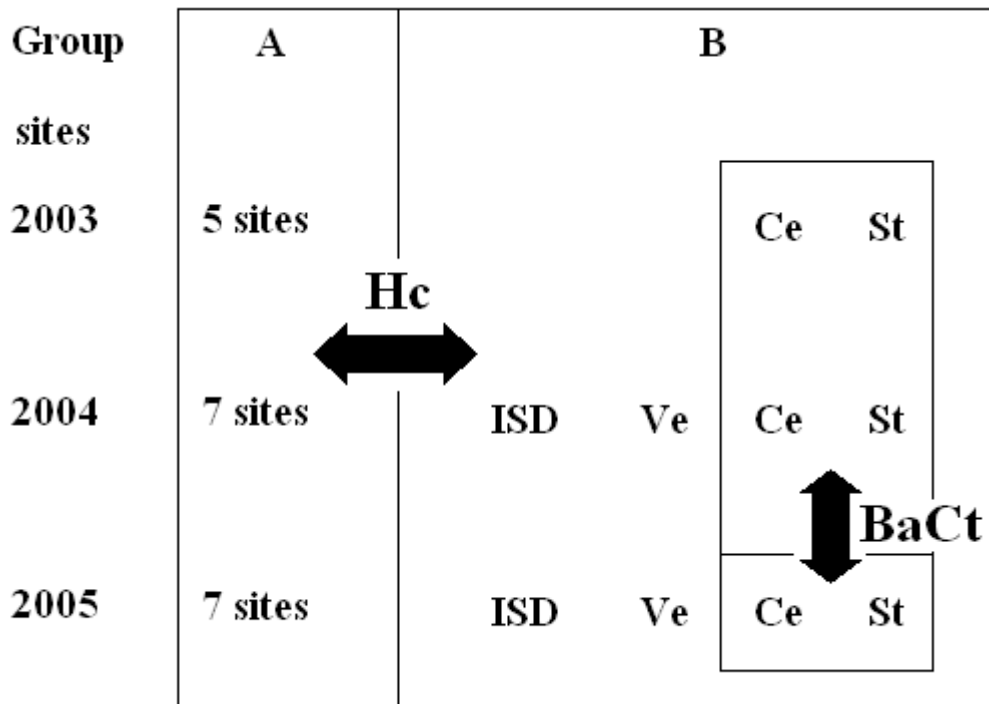


Figure 33. Designs d'étude choisis pour tester (1) l'impact de la pie (Before-after Control-treatment / BaCt) et (2) les effets de l'habitat (Hc) sur les populations d'oiseaux de 2003 à 2005. Le BaCt correspond à un retrait expérimental de pies où nous comparons le nombre de jeunes volants entre sites de retrait et de contrôle (dans les 2 parcs urbains de la Courneuve et du Sausset, Ce et St). Pour les comparaisons d'habitat, nous comparons la proportion de jeunes volants entre sites urbains (Ile-Saint-Denis ISD, Villetaneuse Ve + Ce et St) et sites non-urbains (des habitats agricoles et semi-naturels).

donc 2 contrôles x2 retraits = 4 secteurs. Ce design permet la comparaison simultanée des paramètres des sites de retrait et de contrôle quand la réduction a lieu en 2005. Le suivi des populations de passereaux avant la réduction (en 2003 et 2004) permet ainsi d'éviter les effets d'une variation des paramètres entre secteurs de contrôle et de retrait avant l'expérience qui aurait pu être mal interprété comme signifiant un impact. Aucun autre changement dans la gestion de l'habitat n'eut lieu au cours de la période d'étude.

Réduction et suivi des densités de pies

Nous avons réduit le nombre de pies dans les 2 secteurs de retrait durant toute la durée de reproduction des passereaux. La période de retrait débute avant la ponte, et se poursuit pendant l'incubation, l'éclosion, l'élevage et l'envol des poussins (*i.e.* de début avril jusqu'à mi-juillet). En mars, les pies ont déjà établi leur territoire et exclut les groupes de non reproducteurs des secteurs d'étude. Le retrait des pies eut lieu dans un rayon de 300m autour de la station d'échantillonnage des passereaux. Dans la mesure du possible, nous avons capturé chaque couple de pies à l'aide de petites cages et 'appelant' (pie captive attirant les autres, voir méthode partie I, 2.2.3/). L'observation des pies avant et l'inspection des organes sexuels secondaires au cours de la capture (plaque incubatrice pour les femelles et protubérance cloacale pour les males) nous permettent de séparer les nicheurs des non-nicheurs (Birkhead 1991, Svensson 1992). Toutes les pies ont été baguées et relâchées à distance des sites pour éviter un retour immédiat sur les secteurs de retrait (jusqu'à 200km). Le retrait fut répété systématiquement qu'un nouveau couple s'installait dans le secteur de retrait jusqu'à juillet pour maintenir un niveau bas d'effectif de pies. De plus, quelques non-nicheurs ont aussi été capturés volontairement pour réduire plus rapidement les effectifs dans le secteur de retrait (24% des captures). Avant la réduction, la densité de couples a été estimée à partir du suivi des nids en mars (Bibby et al. 2001). La densité de couples de pies est estimée dans un rayon de 300m des secteurs de captures de passereaux.

Avant et après les premiers retraits de pies, la densité relative fut suivie à partir de points d'écoute qui donnent une mesure précise de la densité de corvidés (Luginbuhl et al. 2001). Deux points de 10min dans chaque secteur de retrait et de contrôle furent fait chaque semaine de mars à juillet en 2005 (soit 4 points par parc x 20 séances). Les 2 points sont placés de telle sorte qu'ils couvrent plus de 50% de la surface de chaque secteur à l'aide de jumelles. Les secteurs de contrôle et de retrait sont suivis ainsi pour étudier les différences entre densités locales. En plus, les densités relatives des autres prédateurs sont notées pour détecter les effets potentiels des autres prédateurs (Soulé et al. 1988). Ce sont la corneille noire (*Corvus corone*), le geai des chênes (*Garrulus glandarius*), le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), le chat domestique (*Felis domesticus*) et le renard roux (*Vulpes vulpes*).

Analyses statistiques

-En 2005, l'efficacité du piégeage sur la densité de pies est estimée par le taux croissance de pies (λ) avant et après avril dans les secteurs de retrait relativement aux variations dans les secteurs de contrôle, telle que :

$$\text{Ln}(\lambda_{\text{retrait}}) = \frac{\text{Ln} (N_{\text{retrait après avril}} / N_{\text{retrait avant avril}})}{\text{Ln} (N_{\text{contrôle après avril}} / N_{\text{contrôle avant avril}})}$$

(avec N = nombre de pies comptées par point d'écoute, effet testé par un Khi_2).

-Nous estimons la réponse des passereaux à la réduction des densités de pies seulement pour les espèces les mieux échantillonnées (>15 individus capturés pendant 3 ans dans chaque groupe de traitement ; contrôle ou retrait), et afin de réduire l'erreur de type I.

✓ Nous estimons d'abord les variations d'adultes et de juvéniles bagués avant et après réduction de pies, relativement aux variations estimées dans les secteurs de contrôle, e.g. pour les adultes :

$$\text{Ln}(\lambda_{\text{adultes}}) = \frac{\text{Ln} (N_{\text{adultes retrait 2005}} / N_{\text{adultes retrait 2003/04}})}{\text{Ln} (N_{\text{adultes contrôle 2005}} / N_{\text{adultes contrôle 2003/04}})}$$

avec retrait ou contrôle = secteur, le piégeage ayant lieu seulement en 2005 sur les secteurs de retrait.

Les effets du retrait de pies sur les λ_{adultes} et λ_{jeunes} sont testés à partir d'un khi-deux et du Fisher exact test pour de petits échantillons (<200 individus). Concrètement, nous testons l'interaction entre les groupes de traitement (retrait et contrôle) et la réduction de pies (<2005 ou en 2005) dans un Modèle Linéaire Généralisé (GLM), utilisant la fonction de lien log qui suppose une distribution de poisson du nombre d'adultes et de juvéniles capturés. Comme les secteurs de contrôle et retrait sont proches dans chaque parc, nous avons supposé un effet de l'année identique entre eux.

✓ Ensuite, nous testons les variations de la production juvénile (= % de juvéniles) entre groupes de sites urbains et non-urbains (pour les espèces ayant plus de 15 individus capturés dans chaque groupe sur 3 ans). Nous supposons une distribution binomiale de la proportion de juvéniles en utilisant la fonction de lien logit. Les données de captures dans les secteurs de retrait en 2005 sont retirées de l'analyse. Les comparaisons de productivité entre sites urbains et non-urbains tiennent compte des

effets de l'année, de la date de capture et du type de nid (ouvert ou en cavité). Par une analyse de variance (ANOVA type III), nous testons les effets additifs et les interactions entre facteurs. Toutes les analyses sont faites à partir du logiciel S-PLUS.

1.2.2-Impact sur les communautés d'oiseaux

Nous utilisons le suivi 'COMMUNAUTE' oiseaux en Seine-Saint-Denis de 2001 à 2003, mené dans 67 espaces verts. Les abondances de pies et les paramètres de communautés sont corrigés par la probabilité de détection (cf partie I, §2.4.2/).

Secteurs d'étude

Le suivi de la communauté d'espèces nicheuses eut lieu dans les 67 espaces verts de Seine-Saint-Denis, de 2001 à 2003 (cf partie I §2.2.2).

Données d'habitat

Dans la partie précédente (partie III §1.2.1), nous montrions les effets de la structure et de la composition végétales, et de l'arrangement des espaces verts au sein de la matrice urbaine (surface, distance au centre urbain...) sur les densités de pies. Ces variables d'habitat influencent aussi les communautés d'oiseaux en ville (Donnelly et Marzluff 2004). Il était donc important de tester l'effet de la pie sur la communauté en tenant compte des effets des 2 variables d'habitat :

-La surface des espaces verts²⁴.

-La diversité et l'abondance des plantes herbacées²⁵.

Suivi de la communauté

Le suivi des espèces d'oiseaux nicheurs (pie incluse) a été fait à partir d'Indice Ponctuel d'Abondance (IPA) de 2001 à 2003 (cf partie I §2.2.2). Pour chaque parc, 5 points d'écoute de 10 min ont été réalisés 2 fois au printemps au cours desquels toutes les espèces vues et entendues sont notées. Un point important est que les 5 IPA d'un même parc sont pris comme 5 répliqués de la communauté d'espèces du parc et utilisés pour estimer les densités de pies et de richesse spécifique par parc corrigées par la probabilité de détection (probabilités individuelle pour l'abondance et spécifique pour les espèces).

Estimation des paramètres de communautés

²⁴ Négativement corrélées au degré d'urbanisation autour des espaces verts et positivement à la distance au centre urbain de Paris et à la diversité et l'abondance en arbres et en buissons.

²⁵ C'est-à-dire la composante PC2 de l'Analyse en Composante Principale de la partie III/1.2.1/a.

Les paramètres de richesse spécifique²⁶, le taux d'extinction et le turn-over sont estimés pour chaque espace vert. La richesse spécifique est corrigée par la probabilité de détection suivant Boulinier et al. (1998) en utilisant l'estimateur *Jackknife* et le modèle $M(h)$. Les estimations des taux d'extinction et de turn-over entre 2001 et 2003 suivent les définitions de Nichols et al. (1998). L'estimation du taux d'extinction est conditionnée par la détection d'une espèce en 2001 et utilise le modèle $M(h)$ pour estimer combien de ces espèces sont encore présentes en 2003. De même l'estimation du turn-over local est conditionné par la détection d'une espèce en 2003 et utilise le modèle $M(h)$ pour estimer de ces espèces n'étaient pas présentes en 2001. Par conséquent, le taux d'extinction locale a été défini comme la proportion d'espèces éteintes entre 2001 et 2003 et le taux de turn-over local comme la proportion de nouvelles espèces entre 2001 et 2003. Seuls les espaces verts comportant plus de 7 espèces détectées en 2001 et 2003 ont été sélectionnés. Pour montrer l'effet de la pie sur les oiseaux, la dynamique de la communauté fut estimée pour 2 groupes d'espèces : la communauté entière, *i.e.* toutes les espèces détectées sauf la pie, et la communauté réduite d'espèces susceptibles d'être affectées par la prédation due à la pie ($n=67$ espaces verts pour les 2 groupes). La sélection d'espèces sensibles à la prédation a été faite à partir de cas de prédation (littérature et *pers.obs.*) ou sur le type de nid des nicheurs, *i.e.* ouvert pour les espèces pouvant se faire prédater, en cavité pour les moins susceptibles. Tous les paramètres sont estimés à partir du logiciel COMDYN (Hines et al. 1999). Les moyennes sont données \pm s.e..

Estimation des densités de pies

Les densités de pies par espace vert sont estimées corrigées par la probabilité de détection des individus (voir partie I, §2.4.2) en 2001 et 2003.

Analyses de données

La richesse estimée et la surface des parcs ont été log-transformées pour assurer la normalité des résidus. L'homoscedasticité des variances a été aussi vérifiée. Nous utilisons des t-test pairés pour comparer les densités moyennes de pies en 2001 *versus* 2003, la richesse spécifique moyenne de la communauté entière (et 'sensible') en 2001 *versus* 2003, le taux d'extinction moyen *versus* le turn-over de la communauté entière (et 'sensible').

A partir de régressions multiples, nous étudions la relation entre la densité de pies et son taux de croissance entre 2001 et 2003 en fonction de la surface des espaces verts et la diversité et la composition végétales de la strate herbacée. Pour la communauté

²⁶La pie est exclue du jeu de données pour l'estimation des paramètres de communautés.

d'oiseaux, nous étudions les variations de richesse spécifique et le changement de composition de la communauté entre 2001 et 2003 (*i.e.* le taux d'extinction local et le turnover) suivant le taux de croissance des densités de pies à partir de régressions multiples. La même analyse a été faite pour la communauté entière et sensible à la pie.

Dans un premier temps, nous utilisons un modèle de régression classique supposant des erreurs indépendantes. Dans un second temps, afin de tenir compte d'une probable dépendance spatiale entre les parcs (autocorrélation spatiale), nous utilisons un modèle supposant une corrélation des erreurs et dans lequel leur covariance est une fonction de la distance séparant les parcs urbains (Hawkins et Porter 2003, pour des exemples en écologie; Littell et al. 1996; voir Selmi et Boulinier 2001; Selmi et al. 2002). Les régressions ont été faites à partir d'une procédure mixte (Littell *et al.* 1996) et du logiciel SAS (SAS Institute 1996). Les paramètres de covariance spatiale ('sill', 'range' et 'nugget') sont estimés à partir du semi-variogramme représenté avec le programme VARIOWIN (Pannatier 1996). Nous utilisons le critère d'AIC pour tester la parcimonie des modèles et leur ajustement aux données. Pour une différence d'AIC de plus de 2, le modèle le plus parcimonieux est celui avec l'AIC la plus faible (Burnham et Anderson 1998). Pour chaque modèle, l'effet des pies sur les paramètres de communautés est testé ajusté à l'effet de la surface des parcs et de la végétation. Toute interaction non significative entre facteurs est retirée du modèle.

1.3/ Résultats :

1.3.1-Impact sur les populations d'oiseaux

Efficacité du retrait sur les densités de pies

La cartographie des territoires de pies dans les 2 parcs (Courneuve et Sausset) avant le retrait expérimental indiqua de fortes densités (en comparaison des densités connues de la littérature) sur les secteurs de retrait tout comme sur ceux de contrôle ($\bar{x} = 0.49 \pm 0.05$ (se) couple.ha⁻¹). Les observations de terrain suggèrent aussi un nombre important de non reproducteurs qui augmentent les densités locales²⁷. Après avril, les densités de pies ont été réduites de 58% en moyenne sur les 2 secteurs de retrait par rapport aux secteurs de contrôles (Tableau 18). Les conséquences du retrait de pies ont été d'abord l'expansion des territoires des couples voisins et le remplacement des pies retirées par les pies non-reproductrices (*i.e.* des individus sans territoire, exclus des nicheurs et en attente d'un territoire pour nicher). Comme prévu, le piégeage du être reconduit chaque fois qu'un territoire était réoccupé afin de maintenir de faibles densités

²⁷ Le nombre de non reproducteurs reste malgré tout difficile à estimer car ces individus sont plus mobiles.

de pies. Sur les 31 couples nicheurs établis avant le retrait, 93 pies ont été retirées au total ce qui indique des déplacements importants d'individus de l'extérieur vers l'intérieur du secteur de piégeage. Le nombre total d'autres prédateurs resta faible et n'augmenta pas de façon significative après la réduction des densités de pies à La Courneuve et au Sausset (Tableau 18).

Sites	Densité de pies après retrait (indice Fev-Mar=100)				Efficacité du piégeage	Densité d'autres prédateurs que la pie après retrait (indice Fev-Mar=100)		Predator release (F-test)
	Fev-Mar	Avr	Mai	Juin		Fev-Mar	Avr-Mai-Juin	
Courneuve	100	73	62	48	$\chi\text{-sq}=3.48, df=1; P=0.06$	100	85	p=1.00
Sausset	100	44	54	37	$\chi\text{-sq}=9.47, df=1; P<0.01$	100	250	p=0.17
Nombre de pies capturées	0	41	33	19				

Tableau 18 : Variations des densités de pies et des autres prédateurs après retrait des pies (d'avril à juin) au cours du printemps 2005. La baisse de densités de pies aux points de retrait montrent que le retrait fut efficace jusqu'à juin.

Variations du nombre de jeunes volants et d'adultes baqués après le retrait des pies

Les variations des paramètres de population ont été analysées pour les 10 espèces de passereaux les plus capturées (tableau 19). Globalement, le nombre total de juvéniles capturés augmenta après le retrait des pies en 2005 et quelque soit le groupe d'espèces (différence entre nicheurs à nid ouvert et en cavité : $F=0.02; df=1; P=0.90$). Au niveau des espèces, seules plus de jeunes mésanges bleues ont été capturées après le retrait. Pour les autres, aucun changement n'eut lieu ($\chi\text{-sq}=6.58, df=7, P=0.47$). Pour la fauvette à tête noire, nous notons une baisse inattendue du nombre d'adultes capturés (tableau 19) et une augmentation du nombre d'adultes de mésange à longue queue après le retrait des pies. Ces résultats prouvent que des changements rapides et contrastés entre espèces et suivant l'âge (seulement significatif pour la fauvette à tête noire tableau 19) ont eu lieu après le retrait des pies.

Espèce	Secteur	Nombre d'adultes		Nombre de juvéniles		Variation relative		Contraste entre classes d'âge
		avant	après	avant	après	adultes	juvéniles	
Accenteur mouchet	contrôle	20	13	17	7	X-sq=0.06, NS	X-sq=0.53, NS	X-sq=1.14, NS
	retrait	38	20	24	17			
Merle noir	contrôle	30	30	4	5	X-sq=3.12, NS	F-test, NS	X-sq=0.12, NS
	retrait	58	30	9	8			
Fauvette des jardins	contrôle	4	5	1	2	F-test, NS	F-test, NS	X-sq=2.52, NS
	retrait	21	9	1	13			
Fauvette à tête noire	contrôle	13	25	21	18	négative X-sq=8.47, p<0.01	X-sq=0.92, NS	X-sq=9.31, p<0.01
	retrait	63	36	74	95			
Fauvette grisette	contrôle	9	17	10	6	X-sq=0.86, NS	X-sq=0, NS	X-sq=0.37, NS
	retrait	17	17	49	25			
Pouillot véloce	contrôle	5	1	21	5	F-test, NS	F-test, NS	X-sq=0.02, NS
	retrait	10	8	9	7			
Mésange charbonnière	contrôle	13	7	37	44	F-test, NS	X-sq=0.03, NS	X-sq=0.26, NS
	retrait	7	2	22	23			
Mésange bleue	contrôle	6	10	41	30	F-test, NS	positive F-test, p<0.01	X-sq=1.11, NS
	retrait	1	2	4	18			
Mésange à longue queue	contrôle	5	2	4	5	positive F-test, p<0.01	F-test, NS	X-sq=2.23, NS
	retrait	1	20	4	27			
Moineau domestique	contrôle	36	30	37	45	X-sq=2.36, NS	F-test, N	X-sq=0.37, NS
	retrait	14	24	1	5			
Total	Control	141	140	193	167	X-sq=3.55, NS	positive X-sq=5.13, p=0.02	X-sq=9.15, p<0.01
	removal	230	168	197	238			

Tableau 19: Nombres d'adultes et de jeunes volants bagués avant (2003 et 2004) et après la réduction expérimentale des densités de pies (en 2005) au sein des secteurs de contrôle et de retrait (dans les parcs de La Courneuve et du Sausset). Les variations d'effectifs dans les secteurs de retrait comparés aux secteurs de contrôle sont mentionnés si significatives (X-sq = X-square stats, NS non significatif).

Comparaisons de la proportion de jeunes volants et de la densité relative entre habitats urbains et non-urbains

Quatorze des 57 espèces capturées ont été retenues pour des comparaisons entre habitats (Tableau 220). Entre 2003 et 2005, 6800 individus ont été bagués sur les 15 sites. Au total, nous ne montrons pas de variations de la proportion de jeunes volants dans la population entre ville et campagne sur les 3 ans d'étude. Néanmoins, toutes les espèces ne présentent pas le même patron ($F_{12,685}=2.14$, $P=0.01$). Ces différences sont indépendantes du type de nid ($F_{1,697}=0.72$, $P=0.40$). En fait, seules 2 espèces présentent des variations significatives de la proportion de jeunes volants entre habitats ; le merle noir produirait moins de jeunes en ville alors que la mésange bleue a une proportion de jeunes en ville qui double (Tableau 20).

Espèces	Non-urbain		Urbain		Variations relatives PFP (SE)	P-value ($F_{stat}^{(1)}$)
	Nombre de jeunes volants	Nombre de d'adultes	Nombre de jeunes volants	Nombre de d'adultes		
Accenteur mouchet	46	132	67	83	+70 (35)	NS
Rouge-gorge	234	120	14	14	-18 (41)	NS
Grive musicienne	21	52	6	12	+21 (71)	NS
Merle noir	101	239	35	208	-72 (13)	** ($F_{1,12}=17.6$)
Fauvette des jardins	34	122	6	27	-49 (43)	NS
Fauvette à tête noire	433	413	155	122	+23 (20)	NS
Fauvette grisette	62	64	78	40	-14 (33)	NS
Rousserolle effarvate	42	188	36	224	+78 (43)	NS
Pouillot fitis	64	176	9	11	+35 (63)	NS
Pouillot véloce	210	221	49	24	+44 (35)	NS
Mésange charbonnière ⁺⁺	434	97	115	37	-36 (20)	NS
Mésange bleue ⁺⁺	200	63	104	23	+105 (50)	* ($F_{1,12}=6.1$)
Mésange à longue queue	59	48	28	16	+10 (58)	NS
Moineau domestique ⁺⁺	24	63	83	93	+54 (38)	NS
Total	1964	1998	785	934	+1 (7)	NS

⁺⁺ Seulement les espèces de mésanges (*Parus sp.*) et le moineau domestique (*Passer domesticus*) nichent en cavité.

⁽¹⁾ L'effet de l'habitat est ajusté à l'effet du site.

Tableau 20: Nombres d'adultes et de jeunes volants bagués pendant 3 ans dans les parcs urbains (n=4) et non-urbains (n=11), permettant l'estimation de la proportion de jeunes volants (PFP) dans les paysages urbanisés relativement aux autres (NS non-significatif, * $P<0.05$, ** $P<0.01$).

Entre 2001 et 2004, 252000 individus ont été comptés sur 2900 points d'écoute suivis en moyenne 2.5 ans. Pour les 14 espèces (exceptée la Rousserolle effarvate absente des comptages en ville), les densités d'espèces montrent des variations entre ville et campagne (tableau 21). Les populations d'accenteur mouchets, de merles noirs, et de moineaux sont plus denses en ville qu'en dehors, comme pour la pie. A l'inverse, les densités de fauvettes et de mésanges à longue queue diminuent. Globalement, les variations de densités 2001-2004 entre espèces ne sont pas liées aux variations de la proportion de jeunes capturés 2003-2005 ($r^2 < 0.01$, $P = 0.99$).

Espèces	Densités relatives dans les habitats urbains (%)	p
Accenteur mouchet	+86	***
Grive musicienne	-30	***
Merle noir	+39	***
Rouge-gorge	-67	***
Fauvette à tête noire	-27	***
Fauvette des jardins	-39	***
Fauvette grisette	-67	***
Pouillot véloce	-56	***
Pouillot fitis	-61	***
Mésange à longue queue	-33	***
Mésange bleue	+4	**
Mésange charbonnière	+24	***
Moineau domestique	+441	***
Corneille noire	-44	***
Pie bavarde	+176	***

Tableau 21: Densité relative dans les habitats urbains comparés aux autres (forêt, buissons, marais et champs) estimés de 2001 à 2004 à partir du STOC (Suivi temporel des oiseaux communs, restreint à l'aire biogéographique atlantique, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

1.3.2-Impact sur les communautés d'oiseaux

Au total, 62 espèces d'oiseaux ont été détectées en 2001 et 2003 dans les 66 espaces verts de Seine-Saint-Denis (Tableau A-6, Annexe 6). La densité relative de pie par espace vert augmenta de 2001 à 2003 (4.81 pies \pm 0.33 en 2003 contre 3.08 \pm 0.22 en 2001; t -test: $t=5.06$, $P < 0.001$, $n=67$, *i.e.* croissance de 58% entre 2003 en moyenne sur chaque espace vert). Et 96% des espaces verts étaient occupés par la pie en 2003 contre 82% en 2001.

La communauté entière d'espèces : sur la même période, la richesse en espèces d'oiseaux augmenta significativement de 2001 à 2003 (de 25.5 ± 1.1 à 28.5 ± 1.1 ; t -test: $t=3.09$, $P=0.003$, $n=67$). Sur la base de l'AIC, les modèles à co-variance spatiale et standard (régressions multiples classiques), liant les variations de richesse aux variations de densités de pies, ne sont pas distingués ($AIC_{SCM} = AIC_{SM} = 464.8$). Pour les 2 modèles, les variations de richesse ne sont pas liées aux variations de densités de pies ($P>0.05$). Le taux d'extinction moyen de la communauté entière a été significativement plus faible (0.12 ± 0.01) que le taux de turn-over moyen (0.19 ± 0.02 ; t -test: $t=2.99$, $P=0.004$, $n=67$; figure 34), confirmant la croissance de la richesse en espèces. Le résultat des régressions multiples du taux d'extinction suivant le taux de croissance des densités de pies montre que le modèle à co-variance spatiale ($AIC_{SCM}=-91.1$) est plus parcimonieux que le modèle standard ($AIC_{SM}=-87.4$). Le taux d'extinction moyen n'est pas relié à la croissance des densités de pies ($F_{1,65}=0.47$, $P=0.50$). Pour le taux de turn-over, le modèle spatial est aussi plus parcimonieux ($AIC_{SCM}=-54.8$ contre $AIC_{SM}=-56.8$ pour le modèle classique). Le turn-over n'est pas lié au taux de croissance des densités de pies ($F_{1,65}=0.72$, $P=0.40$).

La communauté 'sensible à la prédation' : Considérant seulement les espèces susceptibles d'être affectées par la pie, leur nombre a aussi augmenté de 2001 à 2003 (de 19.3 ± 0.8 à 21.0 ± 0.9 ; paired t -test: $t=2.21$, $P=0.03$, $n=66$; figure 34). Aucun effet du taux de croissance de la pie sur les variations locales de richesse, d'extinction et de turn-over n'est notée (toutes les $P>0.05$).

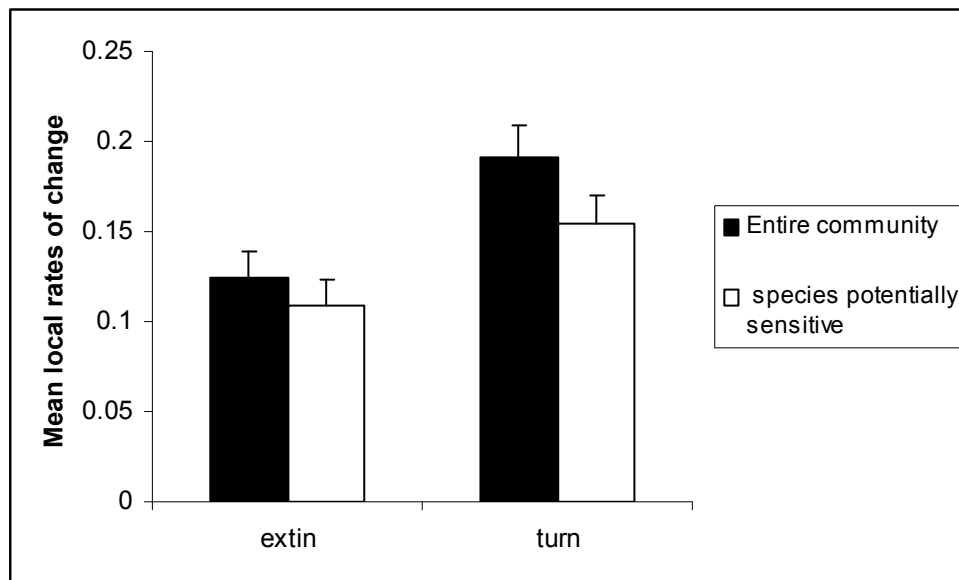


Figure 34: Taux d'extinction et turn-over moyens de la communauté d'espèces entière et celle susceptible d'être affectée par la pie ($n=67$ espèces vertes) entre 2001 et 2003. Les barres donnent les erreurs standards.

Pour la communauté entière d'espèces, la richesse spécifique en 2003 est liée positivement à la surface des espaces verts ($F_{1,65}=26.36$, $P<0.001$) et à la diversité et l'abondance des plantes herbacées ($F_{1,65}=6.05$, $P=0.02$).

1.4/ Discussion et implications pour la gestion

Au niveau des populations, il n'y a dans l'ensemble aucune évidence d'un effet bénéfique du retrait des pies sur le succès reproducteur des nicheurs locaux. Nos résultats montrent que la réduction des densités de pies a stimulé la capture d'adultes et de juvéniles seulement des 2 espèces de mésanges à longue queue et bleue. Aucune hausse de productivité ne fut notée pour les espèces de nids ouverts, pourtant les plus susceptibles à la prédation. En ce qui concerne la hausse du nombre d'adultes capturés, des cas de prédation sur les adultes sont notés dans la littérature (Fernández-Juricic et al. 2004). La pie est un prédateur non spécialiste capable d'attraper des adultes, peut-être pour fournir une source de protéine supplémentaire aux poussins. Mais ces attaques sont rares et le plus souvent sans succès de sorte qu'elles ne peuvent pas limiter les densités de passereaux. En revanche, l'évitement de la pie par ces mêmes espèces est plus probable et pourrait expliquer la sélection d'espaces attractifs où la pie aurait été retirée. Ce serait le cas des mésanges à longue queue et des jeunes mésanges bleues (peu susceptibles de se faire capturer au nid car celui-ci est protégé au fond d'une cavité). Les jeunes volants et les adultes de ces espèces grégaires se rassemblent habituellement pour se nourrir en groupe et auraient pu bénéficier librement de ces espaces sans pies. Pourtant, aucun mouvement d'individus bagués entre les secteurs de contrôle et de retrait ne fut observé en 3 ans. Dans l'ensemble, cette expérience révèle que les oiseaux sont capables de réagir rapidement à la présence/absence d'un prédateur. La pie pourrait jouer un rôle significatif dans la distribution locale des espèces d'oiseaux. Cependant, il est probable que l'attractivité des secteurs sans pies ait été ici accentuée par l'omniprésence de la pie partout ailleurs.

Contrairement aux mésanges, le nombre relatif d'adultes capturés de fauvette à tête noire (une espèce territoriale) a baissé à l'intérieur des secteurs de retrait de pies. Nous faisons l'hypothèse que cette baisse est liée au comportement de cette fauvette en reproduction. En effet, les chances de se faire capturer peuvent être liées à la défense du territoire ou au nourrissage des jeunes (Cézilly et al. 1996, Tavecchia et al. 2001). Les adultes reproducteurs seraient moins capturables après la réduction des effectifs de pies dès lors que la reproduction est terminée (*i.e.* jeunes envolés et indépendants). Dans le cas d'un échec à la reproduction (*e.g.* à cause de la prédation), la capturabilité des adultes serait restée élevée si par exemple les couples sont de nouveau actifs pour une ponte de remplacement. Nous n'avons pas pu tester l'hypothèse d'une variation des

probabilités de captures entre individus avant et après le retrait pour une espèce donnée à partir de méthodes de marquage-recapture car le nombre de contrôle était insuffisant. Parmi les nicheurs, cette hypothèse n'est valide que pour les espèces territoriales car les populations sont supposées fermées en reproduction donc limitant l'immigration et l'émigration d'individus.

Si nous supposons que le nombre de jeunes volants bagués est corrélé au nombre de jeunes produits au nid (Peach et al. 1996, Bart et al. 1999), alors nos conclusions contredisent les effets habituels de la prédation sur le succès des nids (Newton 1998, Côté and Sutherland 1997). La prédation des corvidés est négative sur le succès des nids des passereaux communs (Andren 1992) Timsit and Clergeau 1998, Paradis et al. 2000, Stoate and Szczur 2001). Mais ces études sont souvent corrélatives et menées en milieu agricole. Paradis et collaborateurs (2000) montrent par exemple une corrélation positive entre le taux d'échec des nids de turdidés (merle et grives) et la densité de corvidés (pie et corneille). Cependant, cette étude ne peut pas exclure l'effet de facteurs confondants liés au type d'habitat et aux variations annuelles. Stoate et Szczur (2001) montrent que le retrait des pies, des corneilles, de renards, du rat noir, de la belette et la martre est associée à un meilleur succès reproducteur du merle et de la grive musicienne. De la même façon, leurs résultats ne sont pas contrôlés par des modifications de la gestion de l'habitat dans leur zone d'étude, n'offrant pas un test des effets stricts de la pie. Notre résultat le plus surprenant est l'absence d'impact du retrait sur la productivité du merle noir car cette espèce est connue pour être vulnérable à la prédation (montré à Dijon Gregoire 2003 et à Manchester par Groom 1993). En fait, nos résultats suggèrent que la productivité du merle dans les habitats des parcs est plus faible par rapport à la campagne voisine où la pie est aussi moins présente. Notre expérience démontre que cette différence serait mieux expliquée par l'habitat que par les densités de pies. La faible productivité dans les parcs de la SSD contredit les résultats de la littérature qui fournit des résultats opposés (voir Gregoire 2003). Cet écart peut être élucidé par la connaissance des stratégies de reproduction du merle entre habitats (Gregoire 2003). Grégoire en décrit 2 dans les habitats boisés naturels et urbains, impliquant des périodes de reproduction plus longues dans les parcs urbains de mars à la fin de juillet. En ville, le nombre de tentatives de reproduction par femelle est supérieur au cours d'une année par rapport aux individus des milieux plus naturels. Dans notre cas, les jeunes ayant quitté le nid tardivement ne se seraient donc pas fait capturer par les filets de capture en raison de la durée limitée de l'échantillonnage. L'hypothèse d'une reproduction plus étalée en ville serait en accord avec le relatif bon état de santé des populations de merle en ville. En effet, d'après nos résultats les densités sont plus élevées en ville par rapport à la

campagne. Grégoire (2003) trouve aussi des taux de survie meilleurs pour les populations urbaines comparées aux populations plus rurales, qui auraient un meilleur succès reproducteur. Ces résultats pris globalement indiqueraient que les populations de merles sont à différents seuils d'équilibre dus à un compromis entre les paramètres démographiques (fécondité et survie) dans les habitats urbains et non-urbains. Mais dans les 2 cas, ils maintiennent leurs populations stables.

Nos résultats suggèrent que les fortes densités de pies n'altèrent pas la persistance des populations de passereaux au regard de l'impact limité sur la reproduction. Seule la mésange bleue produirait moins de jeunes en présence de pies. L'effet habitat semblerait néanmoins plus important car la mésange bleue produirait quand même plus de jeunes en ville, là où pourtant la pie est omniprésente et elle serait aussi plus abondante dans les espaces urbains. Cela signifierait que le peu que la pie prédate n'est finalement pas significatif par rapport aux effets des autres caractères de l'habitat. A plus long terme, les tendances de populations de ces espèces ne seraient pas non plus liées aux variations de densités de pies (au Royaume-Uni Gooch et al. 1991, Thomson et al. 1998). Parce que la colonisation des prédateurs n'est pas achevée en ville (Gregory and Marchant 1995), l'interaction entre proies et prédateurs reste dynamique, et nos conclusions ne sont pas définitives. Il est probable qu'il soit difficile de généraliser ce travail à d'autres échelles géographiques ou spatiale (Jokimaki et al. 2005).

Comparée au suivi de nids, la méthode basée sur la capture aux filets, afin de produire des indices de productivité comme la proportion de jeunes volants, est inhabituelle (Sutherland et al. 2004). Son application est appropriée dans ce cas pour étudier des espèces parfois difficiles à observer et vivant dans des différents habitats, permettant ainsi d'améliorer la standardisation de tels protocoles. Cependant; elle doit faire face à la difficulté d'interpréter la proportion de jeunes volants et ses variations. L'âge ratio varie fortement entre sites (Bart et al. 1999). D'autre part, la capturabilité des adultes et des juvéniles pourrait aussi varier fortement suivant les conditions de l'environnement.

L'absence d'impact de la pie au niveau des communautés est cohérente avec les résultats au niveau des populations. Dans l'ensemble, les richesses spécifiques des 2 communautés d'espèces d'oiseaux (toutes espèces confondues et celle plus 'sensible') ont augmenté de 10% sur la période d'étude. Contrairement à nos prédictions, la prédation par la pie n'est pas une force écologique majeure à court terme des variations de richesse dans les espaces verts de Seine-Saint-Denis. De plus, le taux d'extinction spécifique et la proportion de nouvelles espèces se sont pas influencés par la forte croissance des densités de pies. A court terme (*i.e.* en 2 ans), ces résultats prouvent que

l'évolution de la communauté d'oiseaux en ville (en terme de richesse et de composition) n'est pas dépendante de la croissance rapide d'une de ses espèces prédatrices.

Ces résultats ne sont bien sûr pas contradictoires avec l'idée d'une régulation des populations par la prédation. En effet les populations soumises à la prédation peuvent persister à plus faibles densités qu'elles ne l'auraient été sans prédateur. Le maintien d'une espèce est dépendant de la compensation de la mortalité due au prédateur. Cette compensation implique une démographie (*i.e.* mortalité naturelle et fécondité, mouvements) régulée par densité dépendance car nous n'avons pas noté de variations de la productivité au niveau des populations malgré la prédation. Nos résultats prouveraient que ces mécanismes de compensation sont importants pour le maintien des espèces en ville. Mais rien ne nous permet de dire si à l'avenir, la croissance des effectifs de pies ou l'arrivée d'un autre prédateur ne modifierait pas cet équilibre au-delà du seuil de compensation, conduisant à une baisse de la productivité.

Théoriquement, les petites populations sont confrontées à un plus grand risque d'extinction à cause d'aléas démographiques et environnementaux (Rosenzweig et Clark 1994), spécialement dans les paysages fragmentés qui limitent la dispersion et la recolonisation (*i.e.*, 'rescue effect', voir Brown et Kodric-Brown 1977). Globalement, nous avons trouvé que les événements d'extinction d'espèces sont rares dans la communauté. Pourtant, le risque de prédation pour les oiseaux a augmenté en raison des plus fortes densités de pies. Comment expliquer ce paradoxe entre l'absence de réponse de la communauté et la hausse du risque de prédation ? La réponse des espèces n'est pas immédiate en raison des mécanismes de compensation à l'échelle des populations et des espèces. C'est probable même si statistiquement, nous aurions pu noter dans l'ensemble l'extinction des populations les moins abondantes à l'échelle des espaces verts. Une des hypothèses pour expliquer ce paradoxe est que la communauté observée ne représenterait que 'le fantôme' de la prédation passée de sorte que les espèces actuelles non affectées par la prédation des corvidés, des chats...auraient été sélectionnées et les autres, pourtant potentiellement adaptées à la ville, auraient été éliminées par prédation avant. Les fortes abondances de certaines espèces et leur relative familiarité donnent peu de support à l'hypothèse que la pression de prédation en ville est forte sur les espèces présentes. Le risque de prédation estimé seulement à partir des densités de prédateurs serait donc un estimateur imparfait (Schochat *et al.* 2006). Les changements de régime alimentaire sont peut-être liés à une modification des comportements de prédation, les prédateurs opportunistes allant vers un régime plus artificiels (mais c'est sans compter l'importance le nombre de pies dans les parcs). Parce que les dynamiques proies-prédateurs sont dynamiques, nos conclusions ne sont pas définitives. De plus, il est

difficile de juger dans notre cas si la croissance des effectifs de pies entre 2001 et 2003 est une tendance plus globale ou simplement une fluctuation d'effectifs. Cependant, elle fut exceptionnelle en 2 ans et le double de celle observée dans la région. Les interactions proie-prédateurs doivent donc être suivies sur du plus long terme. Avec la croissance des populations humaines dans les villes (Vitousek *et al.* 1997), la généralité de ces résultats doivent être démontrés.

1.5/ Compléments de résultats sur l'impact de la pie sur les oiseaux d'eau :

Nous avons mené un suivi complémentaire et complet de la reproduction des oiseaux d'eau²⁸ de 2 parcs urbains de la Seine-Saint-Denis (La Courneuve et Sausset) pour mesurer l'impact de la pie sur leur reproduction. Nous n'avons pas présenté ces résultats avant car c'est seulement un diagnostic de l'impact de la pie. Cependant, nous en faisons mention car la prédation supposée des pies sur les couvées d'oiseaux d'eau a été le point de départ du piégeage dans les parcs et de la thèse. La pie régule-t-elle de façon importante la reproduction des oiseaux d'eau ? Quel est son impact comparé aux autres facteurs de l'habitat ? (Extrait du rapport « *La pie en Seine-Saint-Denis : adaptation aux parcs urbains. Quels modes de gestion ?* » Chiron 2006)



Photo 2: Nid de pie en bordure du Grand lac au-dessus d'un nid de Poule d'eau. L'étroite ceinture végétale autour du Lac laisse peu d'habitats disponibles pour la nidification des oiseaux d'eau.

Méthodes : Le diagnostic se base sur un suivi de nids naturels et artificiels :

Nids naturels : En 2005, une recherche minutieuse des nids des 5 espèces d'oiseaux d'eau nicheurs a commencé dès le mois de février. Trente quatre nids naturels ont été trouvés et visités chaque semaine. Le suivi a été maintenu jusqu'à l'envol des poussins des nids. La proportion d'œufs éclos et le nombre moyen de jeunes produit par couple ont été comparés à la littérature (Ferrer 2005).

L'ensemble des nids naturels a été cartographié afin d'étudier les différents placements des nids sur le succès reproducteur. (1/ sur berges, 2/ nid surélevé, 3/ nid en retrait de la berge ou 4/ nid

²⁸ Grèbe huppé (*Podiceps cristatus*), Bernache du Canada (*Branta canadensis*), Cygne tuberculé (*Cygnus olor*), Canard colvert (*Anas platyrhynchos*), Foulque macroule (*Fulica atra*), Gallinule poule d'eau (*Gallinula chloropus*).

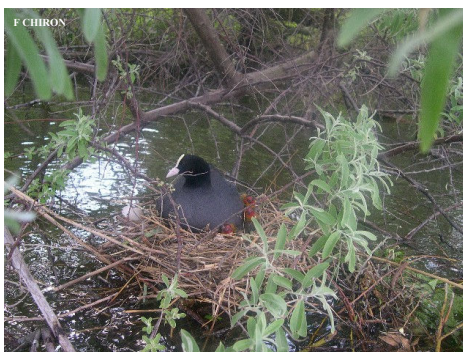


Photo 3 Foulque macroule protégeant ses poussins sur son nid disposé en retrait de la berge.

flottant²⁹). Nous avons estimé le succès des nids (défini par l'éclosion d'au moins un œuf de la couvée, Ackerman et al. 2004 ; Jokimäki et al. 1999) à partir de la méthode 'Survie des nids' accessibles dans Mark.

Nids artificiels : La même année et sur les mêmes sites, des oeufs en cire disposés dans 36 nids artificiels (=190 œufs) permirent d'identifier d'éventuels prédateurs par la comparaison des empreintes laissés après prédation avec celles de mâchoires de

prédateurs des collections du Muséum.

Sites d'études : 3 lacs et étangs ont été choisis à La Courneuve (Le Grand Lac, le lac Haricot et l'Étang des brouillards) et les 2 seuls au Sausset (Lac de Savigny et le Marais).

Résultats : Les œufs et les poussins d'oiseaux d'eau sont-ils prédatés par la pie?

Nids naturels : la proportion d'œufs éclos (50%) et le nombre moyen de poussins à l'envol par couple (2.1 poussins) sur les parcs ne diffèrent pas des états de référence publiés dans la littérature scientifique pour ces mêmes paramètres.

1- Des différences existent cependant entre les 2 parcs de La Courneuve et du Sausset (Figure 35). Le suivi des 34 nids naturels montre que les chances de succès des couples à la reproduction (*i.e.* produire au moins un jeune) sont meilleurs au Sausset qu'à La Courneuve (80% contre 52%, toutes espèces confondues).

2- Cet écart est dû à un échec très marqué des couples nichant

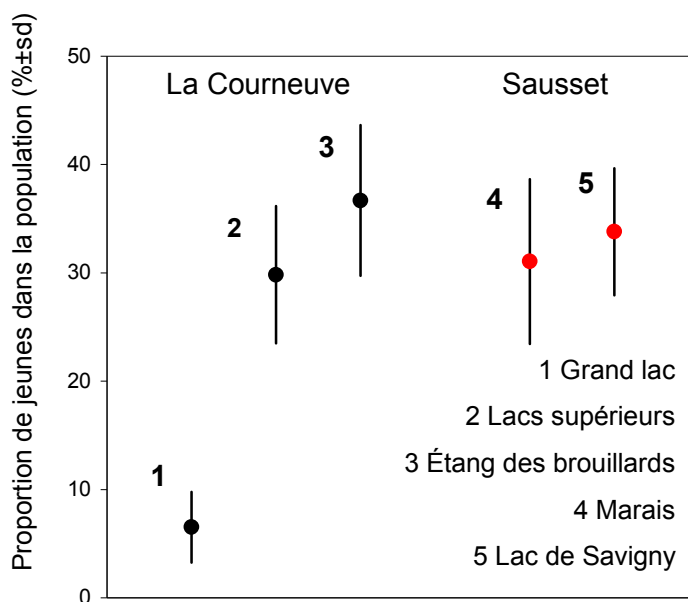


Figure 35 : Variations locales (intra et inter-parcs) de la production en oiseaux d'eau juvéniles

²⁹ Flottant : le nid se situe sur l'eau, sans contact avec les berges / Berges : le nid se situe sur les berges, au bord de l'eau / Surélevé : le nid se situe en hauteur (dans un arbre, au-dessus de l'eau) / Retrait : le nid est éloigné du bord de l'eau de plus de 5m.

au Grand lac (à La Courneuve). Après l'envol du nid, le faible nombre de poussins produits conduit à une faible part de jeunes 'volants' dans la population en comparaison aux autres sites.

Cette différence serait la conséquence d'un plus fort abandon des nids pendant l'incubation (suite à un dérangement par les visiteurs et une prédation des adultes) et la conséquence d'une prédation marquée sur les œufs voire les poussins d'oiseaux d'eau.

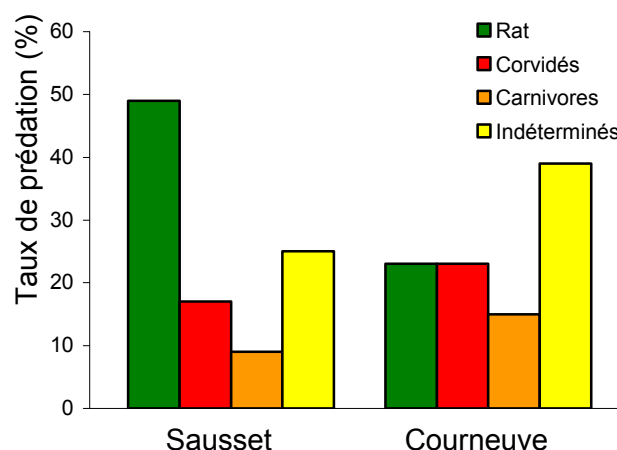
3-Le succès des nids, pour ceux facilement accessibles par les prédateurs terrestres ou les promeneurs, est limité (e.g. nids sur berges, tableau 22). Le nombre réduit de sites de nidification éloignés des berges et l'entretien intensif de la végétation des bords de lacs pourraient accentuer les risques de prédation sur les couvées d'oiseaux d'eau.

Position du nid	sur berge	surélevé	en retrait	flottant
Chances de succès à la reproduction	25%	45%	78%	76%

Tableau 22 : Effet de l'emplacement du nid sur le devenir des pontes (d'après le suivi des nids naturels)

Nids artificiels : en parallèle, l'analyse des empreintes laissées par les prédateurs sur les 190 œufs en cire, déposés dans 36 nids, montre que les corvidés ne sont pas les seuls prédateurs même dans des parcs urbains (surmulot, renard, corvidés ...). Les cas de prédation par les corvidés (pie bavarde et corneille noire) restent limités (~20% des cas, figure 36) malgré leurs fortes densités. Le rat semble être l'espèce prédatrice dominante même si une partie importante des prédateurs reste indéterminée à La Courneuve (40% des cas de prédation). Il s'agirait de prédateurs terrestres (chiens, renards, visiteurs) car les œufs ont disparu. Le faible recouvrement des nids par la végétation et leur faible éloignement des berges et des allées du parc accentueraient le nombre d'échecs. Afin de limiter l'effet local des prédateurs terrestres, la création de sites adaptés à la nidification de ces espèces est une mesure intéressante. Malgré tout, ces niveaux de prédation sont communs chez ces espèces et ils ne seraient pas un risque majeur à ce jour pour le maintien des populations.

Figure 36 : Effets relatifs des prédateurs sur l'échec à la reproduction des oiseaux d'eau des



parcs des parcs de La Courneuve et du Sausset (prédateurs identifiés à partir des empreintes laissées sur des œufs en cire).

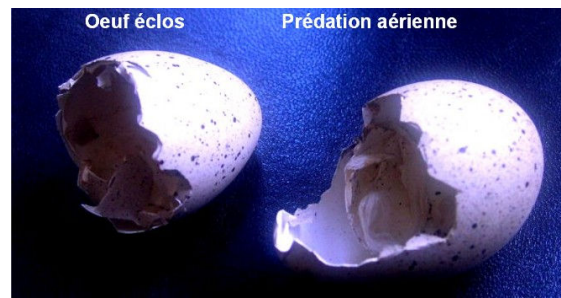


Photo 4 : Les restes d'œufs naturels donnent aussi une idée du succès ou de l'échec de la ponte.



Photo 5 : Les restes d'œufs factices (*i.e.* en cire) permettent d'identifier les prédateurs

Chap2-Réponses des populations au piégeage

2.1/ Quel est le rôle de la compensation ?

La compensation est la réponse démographique des populations aux effets de la prédation naturelle et du prélèvement sur la mortalité. Les mécanismes de compensation interviennent généralement comme une conséquence de la densité-dépendance (Newton 1998). De 1998 à 2001, le piégeage dans 2 parcs de Seine-Saint-Denis a démontré, par l'expérience, son rôle et les limites du piégeage. En effet, malgré des centaines de pies retirées, les densités sont restées stables dans les parcs (LPO 2001). A l'échelle du paysage, nous avons pourtant vu que le prélèvement agit sur les tendances d'effectifs. Cela montre donc que la compensation s'oppose à la gestion surtout localement et dans des habitats où les densités de pies sont fortes comme en ville.

De quelles façons alors améliorer l'efficacité du piégeage dans les parcs urbains ? A l'échelle d'une année, Boyce et collaborateurs (1999) ont montré que la mortalité non-naturelle n'était pas toujours compensée par densité-dépendance. Cette réponse des populations dépend de la saison au cours de laquelle celles-ci sont autorégulées par densité dépendance et donc de la biologie de l'espèce. En dehors de ces 'saisons', la mortalité non-naturelle (e.g. due au prélèvement) s'ajoute à la mortalité naturelle et est donc susceptible d'affecter plus fortement les populations. La saisonnalité de la régulation par densité-dépendance et ses conséquences sur la compensation ont été rarement étudiées. Elle pourrait expliquer certaines difficultés à prédire le devenir de populations soumises au prélèvement ou à la prédation (Begon 1996, Sinclair et Pech 1996). En ville, la régulation par densité-dépendance a lieu en reproduction en raison des fortes densités de pies pour un nombre limité de territoires (par compétition). La mortalité due au piégeage des nicheurs serait compensée par un meilleur recrutement et par une meilleure fécondité (cf partie III). Au cours de la période de reproduction, la seule pendant laquelle il est possible de piéger, la compensation est-elle toujours efficace ? Nous faisons l'hypothèse que l'effet de la compensation par densité-dépendance sur la fécondité et le recrutement varie du début à la fin de la période de reproduction (i.e. de mars à septembre). Le piégeage des adultes en début de saison laisserait le temps pour le recrutement de nouveaux nicheurs et permettrait un meilleur succès reproducteur des couples n'ayant pas été piégés. En revanche, en fin de saison de reproduction, le piégeage des adultes reproducteurs limiterait à la fois le nombre de jeunes produits et augmenterait la mortalité adulte. Nous avons étudié le succès du piégeage à différents moments de la reproduction et appliqué au cas concret d'une population d'un parc urbain de la SSD (e.g. Parc de La Courneuve : 450 ha, 200 territoires de pies).

4 stratégies annuelles de piégeage :

- Précoce** : piéger de mars à début avril (de la formation du couple à la ponte).
- Moyenne** : piéger de début avril à début juin (de la ponte à l'envol des jeunes).
- Piéger de l'envol des jeunes jusqu'à leur indépendance, en distinguant :
 - un piégeage de juin à début juillet (juste après l'envol) : **Tardive A**
 - d'un piégeage de juillet à septembre (avant l'indépendance des jeunes) : **Tardive B**

Un des mécanismes de compensation est le taux d'immigration³⁰. Dans un premier temps, nous avons estimé les populations à l'équilibre pour 3 taux d'immigration (0, 25 et 100%). Pour des taux d'immigration de 10, 25 et 100% (soit pour 200 couples, 10% = 40 pies, 25% = 100 pies et 100% = 400 pies immigrantes), nous avons estimé les effectifs du parc à l'équilibre sans piégeage : respectivement 467, 624 et 1524 pies. En comparaison, la population estimée pour le parc de la Courneuve (450ha) est de 523 pies en 2003. Afin de s'approcher du contexte d'étude du parc de la Courneuve, nous avons donc tenu compte d'un taux de 25% pour les résultats suivants. Pour chacun des scénarios de piégeage, nous estimons les tailles de populations à l'équilibre, le nombre de poussins à l'envol par femelle, les nombres de territoires occupés et de non-reproducteurs. Ces estimations ont été faites pour des taux de prélèvement par le piégeage de 5, 10 et 20%.

2.2/ Quel est l'effet de la chronologie du prélèvement entre années sur le succès du piégeage ?

Les effets du piégeage une année ne durent pas les années suivantes. Le devenir d'une population serait-il seulement sensible à l'effort de piégeage et à la période de piégeage à l'échelle d'une année ? La régularité du prélèvement au cours des années a-t-elle un rôle sur le succès du piégeage ? D'un point de vue théorique, cette question permettrait de connaître l'effet de la chronologie d'évènements de mortalité sur les risques d'extinction d'une population. D'un point de vue pratique, il permettrait d'optimiser le piégeage en définissant des plans de gestion sur plusieurs années.

3 stratégies de piégeage inter-annuelles :

- Piéger **tous les ans**
- ...**tous les 5 ans régulièrement** à période fixe (déterministe)
- ...**tous les 5 ans en moyenne** (stochastique)

³⁰ Proportion de l'effectif nicheur avant reproduction arrivant chaque année dans le parc (et nés en dehors).

2.3/ Méthodes

2.3.1-Modèle déterministe (la partie 'modélisation' a été faite par Alexandre Robert).

Les paramètres démographiques utilisés pour la dynamique de population ont dans un premier temps été intégrés à un modèle matriciel déterministe, implémenté dans le programme ULM (*Unified Life Model*, Legendre & Clobert 1995). La matrice de transition a été déterminée à partir du cycle de vie de l'espèce. Le modèle matriciel de Leslie (Leslie, 1945) est un modèle démographique en temps discret qui s'accompagne d'un certain nombre d'hypothèses concernant la population étudiée :

Cycle de vie basé sur les femelles uniquement.

Population fermée.

Population observée à intervalles de temps réguliers.

Phénomènes de densité – dépendance ignorés.

Processus entièrement déterministes : les transitions sont exprimées par des taux multiplicatifs.

L'effectif de chaque classe est considéré juste avant la reproduction (figure 37). Le modèle déterministe permet d'inférer les propriétés de la population à l'équilibre (Caswell 2000), et de connaître, en particulier, le taux de croissance de la population sous différents scénarios (qui pourront correspondre à des taux de prélèvement différents).

2.3.2-Modèle stochastique

a-Cycle intrinsèque

Le modèle utilisé pour modéliser l'impact du piégeage sur la dynamique de population de la pie est un modèle individu centré (*Individual-Based-Model*, e.g. Letcher et al. 1998), à deux sexes avec des générations chevauchantes.

A chaque pas de temps (=année), les femelles et les mâles en âge de se reproduire s'accouplent de manière aléatoire au sein d'une même sous population. Le nombre de territoires de nidification est limité, selon les scénarios à une valeur K_{site} dans la population modélisée (qui correspond à un parc). Les individus s'accouplent selon un mode monogame, et la probabilité de participer à la reproduction est âge dépendante. Le succès reproducteur des couples au pas de temps t est modélisé selon un processus de Poisson d'espérance $F(t)$. La valeur de $F(t)$ est obtenue selon l'équation empirique densité dépendante (modèle GLM) :

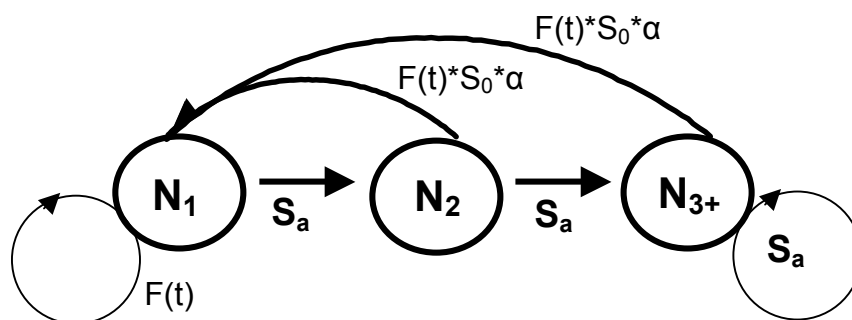
$$F(t) = -NT(t) \times (2.08) / K_{site} + 2.98$$

où $NT(t)$ correspond au nombre de sites de reproduction occupés à l'année t . Le sexe de chaque individu nouveau né est déterminé de manière aléatoire selon un sex-ratio primaire d'espérance 1 :1. Chaque évènement de survie/mortalité est modélisé à l'aide d'un tirage de Bernoulli dont l'espérance dépend de taux de survie annuels âge-spécifiques S_x . L'ensemble des taux démographiques intrinsèques utilisés est consigné dans le tableau 23.

Paramètre	Estimation	Référence
Survie 1ère année S_0	0.40	Cette étude*
Survie des oiseaux de 1an et plus (S_a)	0.70	Birkhead 1991
Nombre moyen de jeunes à l'envol/couple	$F(t) = -NT(t) * (2.08) / 2.98$	$K_{site} +$ Cette étude

*La survie juvénile estimée dans les parcs n'est pas égale à 0.40 mais à 0.26 (survie apparente, cf partie II). Nous avons majoré cette estimation pour tenir compte d'un probable effet de la dispersion sur cette estimation. Dans la littérature, la survie juvénile est estimée à 0.30 pour des habitats non-urbains (Birkhead 1991).

Tableau 23. Taux démographiques intrinsèques utilisés



Avec $N_1 + N_2 + N_3$: Nombre initial de reproducteurs

N : Effectif total avant reproduction (*i.e.* reproducteurs et de non-reproducteurs)

S_0 : Survie juvénile

S_a : Survies immatures et adultes

$F(t)$: fécondité des femelles immatures et adultes

Figure 37: Cycle de vie femelle de la pie utilisé pour la modélisation

b-Piégeage.

Le piégeage affecte à la fois la survie et le succès reproducteur des individus. Il est réalisé en appliquant un taux de mortalité additionnel sur l'ensemble de la population (des scénarios dans lesquels des probabilités différentes d'être piégé sont affectés en fonction de l'âge et du statut reproducteur des individus ont également été testés). A chaque pas de temps, le nombre d'individus piégés est tiré dans une loi de Poisson d'espérance $Np(t)$, tel que $Np(t)=X*N(t)$, où X correspond au taux de prélèvement, et $N(t)$ correspond à la taille totale de population. Lorsqu'un individu adulte reproducteur est piégé, le succès reproducteur de son nid est diminué d'une proportion x_{BS} et la survie de sa nichée est diminuée d'une proportion x_{JS} . Enfin, lorsque les deux individus d'un couple sont piégés, le nid peut être utilisé par un nouveau couple selon un taux de remplacement R_p . Différentes valeurs de ces trois paramètres ont été testées, en fonction de scénarios relatifs à la date de piégeage au cours de la saison de reproduction des pies (cf tableau 24).

Scenario de piégeage	Précoce	Moyen	Tardif A	Tardif B
x_{BS}	0	0.667	0	0
x_{JS}	0	0	0.5	0.1
R_p	1	0.25	0	0

Tableau 24. Scénarios de piégeage. Taux de réduction des paramètres de succès reproducteur et de survie juvénile appliqués lorsqu'un adulte reproducteur est éliminé par piégeage.

c-Modélisation des parcs et dispersion

Effet de la compensation : afin de rendre réaliste la modélisation, le nombre de territoires disponibles pour la population est de 200, soit l'équivalent du Parc de La Courneuve (~450ha). Tous les individus non-reproducteurs sont capables de disperser dans le parc à la recherche d'un territoire. Nous faisons l'hypothèse que la population est fermée (pas d'immigration de la matrice extérieure au parc).

Dans un second temps, les effets de différentes stratégies inter-annuelles de prélèvement avant reproduction ont été analysés. L'effectif à l'équilibre avant reproduction est de 500 individus. Nous avons comparé les variations d'effectifs de la population soumise à la stratégie de piégeage tous les ans aux variations d'effectifs pour la stratégie moins

fréquente (piéger tous les 5 ans, régulièrement ou aléatoirement, *i.e.* stochastique). Le taux de prélèvement annuel moyen est de 10%, en saison précoce et sans immigration sur le parc.

d-Protocole de simulation

Les tailles moyennes de population ont été examinées à l'aide de simulations Monte Carlo (1000 itérations) à un horizon temporel de 200 ans. Egalement, nous examinons la compensation en étudiant les variations du nombre d'individus non-reproducteurs et du nombre de juvéniles produits par femelle. Dans chaque cas, les effectifs initiaux utilisés (nombre d'individus présents et âge-ratios) correspondent aux effectifs de quasi-équilibres obtenus sur le long terme (500 ans) avec le scénario considéré (taux et type de piégeage, dispersion rentrante). Nous présentons à chaque fois les effectifs avant reproduction (*i.e.* les reproducteurs et les non-reproducteurs mais pas les juvéniles).

2.4/ Résultats

2.4.1-Succès du piégeage suivant la période en reproduction :

Effet sur la taille de population : à partir d'un effectif de quasi-équilibre obtenu sur le long terme (500 ans) et sans piégeage, mimant la population d'un parc urbain de la SSD (soit 623 pies pour un taux d'immigration de 25% sans piégeage), nous avons estimé le devenir de la population sur 200 ans pour les différents scénarios annuels de piégeage (de précoce à tardif B). Pour tous les scénarios, la population ne s'éteint jamais

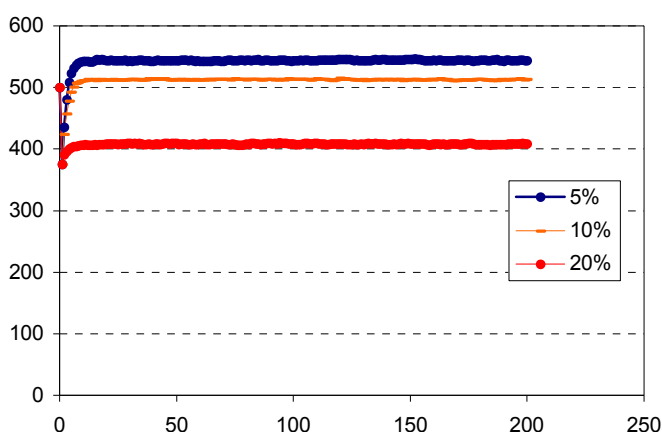


Figure 38 : Variations d'effectifs sur 200 ans de la population pour la stratégie annuelle 'Précoce' de piégeage (et les 3 taux de prélèvement). Les effectifs atteignent un effectif de quasi-équilibre (de la population régulée) rapidement que nous avons repris dans la figure 39 pour toutes les stratégies.

mais est régulée, atteignant un effectif de quasi-équilibre en dessous de celui sans piégeage.:

Pour chaque scénario, nous avons représenté les tailles d'effectifs des populations régulées par le piégeage (*i.e.* après avoir atteint un quasi-équilibre). La figure 39 présente ces tailles d'effectifs suivant les 4 stratégies et pour 3 taux annuels de prélèvement (5, 10 et 20%). La baisse d'effectif est aussi liée à une diminution du nombre de territoires occupés (Figure 39bis).

Pour cette population, la stratégie tardive B de piégeage est plus efficace pour réduire la taille d'effectif comparée aux stratégies précoce et moyenne. Egalement, l'effet de la saison n'est pas identique pour chaque taux de prélèvement. En effet, l'effet de la saison est atténué pour un taux de prélèvement élevé. L'effet du taux de prélèvement n'est pas non plus constant suivant la stratégie annuelle de piégeage. La baisse d'effectif est non proportionnelle à l'effort de piégeage (*e.g.* pour une stratégie précoce, la baisse d'effectif à l'équilibre est nettement plus rapide passé un taux de prélèvement de 10%).

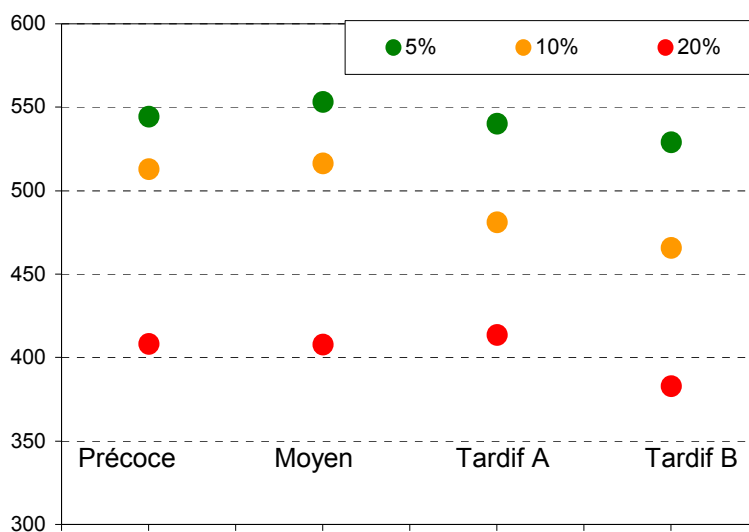


Figure 39 : Effectifs à l'équilibre (*i.e.* régulés) pour les différents scénarios annuels de piégeage (Précoce, moyen, tardif) et pour 3 taux de prélèvement annuel (5, 10 et 20%). Pour tous les scénarios, le taux d'immigration est de 25%. La population au quasi-équilibre sans piégeage est de 623 pies.

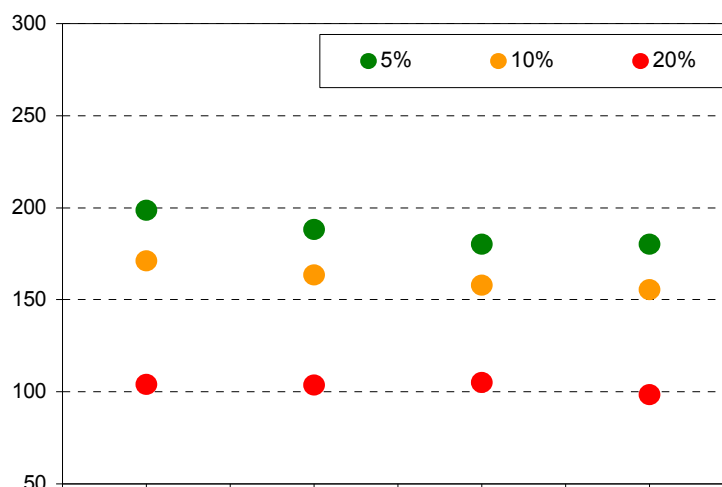


Figure 39 bis : Variations du nombre de territoires occupés pour les différents scénarios annuels de piégeage (Précoce, moyen, tardif) et pour 3 taux de prélèvement annuel (5, 10 et 20%). Pour tous les scénarios, le taux d'immigration est de 25%. Sans piégeage, le nombre de territoires occupés est égal à 200.

Effets sur la fécondité :

Le nombre de poussins produits par femelle sans piégeage a été modélisé et est égal à 0.9. Quelque soit le scénario de piégeage, le nombre de poussins produits par femelle augmente. L'augmentation varie suivant le taux de prélèvement et la stratégie de piégeage. La fécondité double pour des taux de prélèvement élevé supérieur à 10% et dans le cas de stratégies précoce et moyenne de piégeage. La compensation pourrait

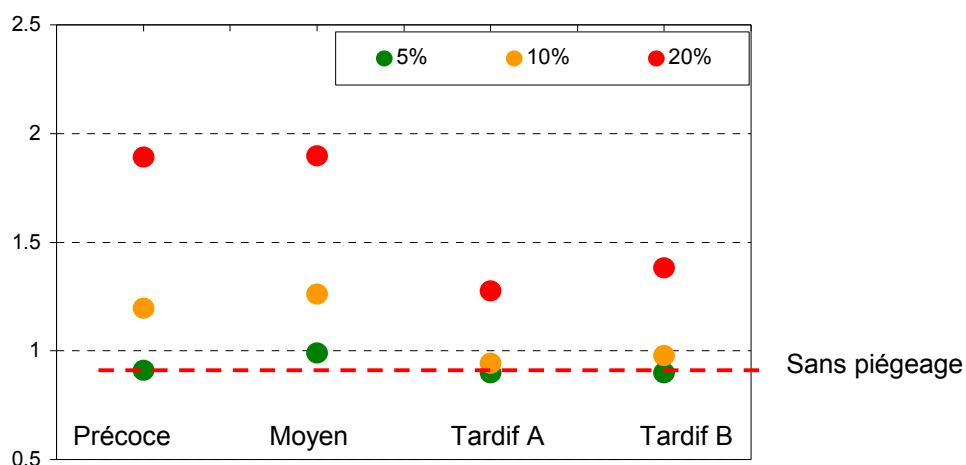


Figure 40 : Variations du nombre de poussins produits par femelle pour les différents scénarios annuels de piégeage (Précoce, moyen, tardifs) et pour 3 taux de prélèvement annuel (5, 10 et 20%). Pour tous les scénarios, le taux d'immigration est de 25%. Le nombre de poussins produits sans piégeage est égal à 0.9.

donc avoir lieu comme le résultat d'une meilleure fécondité des couples survivants au piégeage, essentiellement dans le cas de piégeage en début de saison.

Effets sur le nombre de non-reproducteurs :

Le nombre de non-reproducteurs des populations régulées varie entre populations soumises suivant la stratégie annuelle de piégeage et suivant le taux de prélèvement. Le nombre de non-reproducteurs est maximal et stable pour l'effort de piégeage le plus fort (*i.e.* 20%). Pour le taux le plus faible (*i.e.* 5%), le nombre de non-reproducteurs augmente pour des stratégies tardives de piégeage.

Sous l'hypothèse que la proportion de non-reproducteurs est inversement corrélée à la probabilité d'accéder à la reproduction pour une pie, ces résultats sont contre-intuitifs car cette probabilité diminuerait avec l'effort de piégeage. La compensation des prélèvements dus au piégeage ne serait donc pas facilitée par un meilleur recrutement pour des taux croissants de piégeage. En revanche, la probabilité de recrutement augmenterait pour dans le cas d'une stratégie précoce. La compensation pourrait dans ce cas avoir lieu par un remplacement des nicheurs piégés au cours de la même saison de reproduction, augmentant ainsi le recrutement intra saison et diminuant ainsi la proportion de non-reproducteurs.

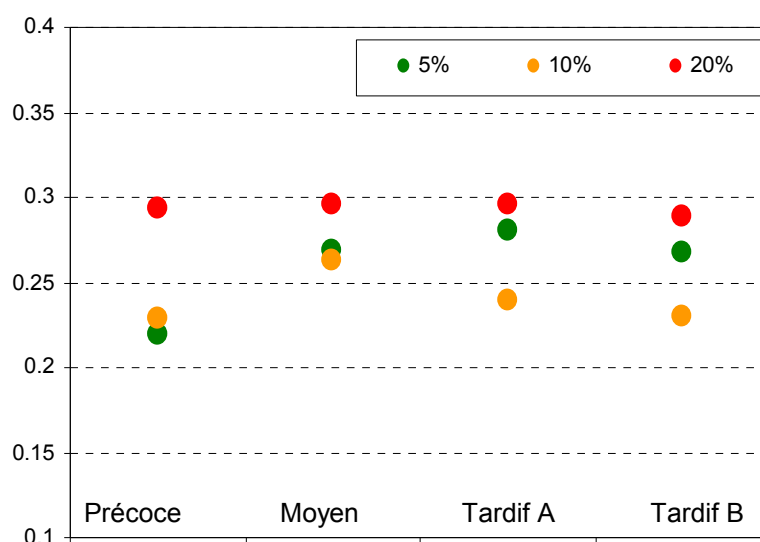


Figure 41 : Variations de la proportion de non-reproducteurs dans la population avant reproduction, pour les différents scénarios annuels de piégeage (Précoce, moyen, tardif) et pour 3 taux de prélèvement annuel (5, 10 et 20%). Pour tous les scénarios, le taux d'immigration est de 25%.

Globalement, ces résultats sont un premier aperçu de l'efficacité des stratégies de piégeage annuelle sur les variations d'effectifs de pies d'une population modélisée mimant celle du parc urbain de La Courneuve. Ils mettent en relief les variations conjointes de la fécondité et du nombre de non-reproducteurs, tous deux susceptibles de pouvoir compenser la mortalité due au piégeage. Dans ce contexte de population, la fécondité pourrait compenser les effets d'un prélèvement modéré de 5 à 10%. Au-delà de ce taux, la fécondité ne semble pas être corrélée aux variations d'effectifs (ou très faiblement). La proportion de non-reproducteurs reste relativement élevée quelque soit le scénario de piégeage (de 23 à 29%) et indépendante du nombre de territoires occupés. D'après nos modèles et ces résultats, le nombre de non-reproducteurs ne serait peut-être pas un facteur de compensation important dans la population. Au sein d'une année, la probabilité qu'un territoire soit réoccupé diminue au cours de la saison dans nos modèles et conformant à ce que nous avons noté sur le terrain. Cette contrainte pourrait peut-être expliquer le maintien d'un pool important de non-reproducteurs et une faible compensation par ce paramètre de la mortalité due au piégeage.

Une étape importante de la modélisation nécessite de connaître la sensibilité des variations d'effectifs aux paramètres de fécondité et de la proportion de non-reproducteurs. Ces analyses sont en cours.

2.4.2-Effets des stratégies inter-annuelles

La figure 42 montre les variations modélisées d'effectifs suivant les stratégies inter-annuelles de piégeage (et pour une stratégie annuelle précoce). Cette population est soumise à un taux de prélèvement de 10% en moyenne par an. Pour cet exemple, le taux d'immigration est égal à 0.

Les effectifs diminuent moins rapidement pour une mortalité régulière et fréquente (*i.e.* tous les ans) que dans le cas d'une mortalité irrégulière (*i.e.* stochastique) et peu fréquente (*i.e.* tous les 5 ans), pour le même taux moyen de prélèvement en moyenne. Il est encore trop tôt pour généraliser ce résultat car nous n'avons pas encore eu le temps de réaliser des simulations pour les autres stratégies annuelles de piégeage et des taux d'immigration et de prélèvement croissants. Mais c'est un premier résultat qui montre la sensibilité possible des populations à la chronologie des événements de mortalité.

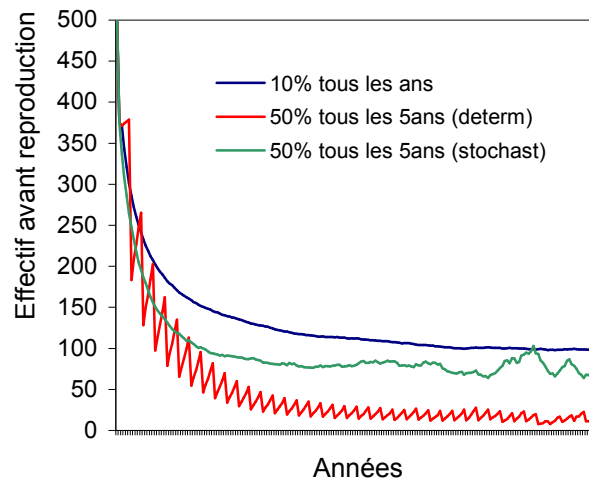


Figure 42: Variations d'effectifs de la population de pies suivant 3 scenarii de gestion au cours des années (pour une stratégie annuelle précoce).

Chap3-Implications pour la gestion

Les risques de prédation sur les oiseaux en ville dépendent t'ils de l'abondance des pies ?

L'abondance des prédateurs est souvent considérée comme un indicateur du risque de prédation (Gering et Blair 1996, Jokimaki 2000, 2005). En ville, ces risques seraient élevés à cause des fortes densités de corvidés (Henriksen 1989, Jersak 2001, Marzluff et Neatherlin 2006). En région parisienne, la pie est probablement le prédateur de nids le plus abondant dans les parcs urbains. Pour autant, nos résultats montrent qu'elle ne régule pas les populations d'oiseaux communs de façon substantielle. Nos résultats ne supportent donc pas l'hypothèse d'un lien entre l'abondance d'un prédateur, même le plus abondant, et les risques de prédation. Nous montrons aussi dans les parcs que les prédateurs sont nombreux (terrestres ou volants). L'estimation du risque due à une de ces espèces est donc plus complexe que sa simple abondance, et fait l'impasse sur les interactions avec les autres prédateurs.

La régulation des pies est-elle un outil pour la conservation de la nature en ville ?

Devant le faible impact écologique de la pie sur les populations et les communautés d'oiseaux des espaces verts de SSD, la régulation de la pie est inutile pour la conservation dans les parcs urbains. Etant donnée la croissance récente des effectifs de pies en SSD, l'équilibre de population n'a peut-être pas encore été atteint. Les relations proies-pies devraient donc encore évoluer, également en interaction avec l'habitat et les autres prédateurs. Celles-ci devront donc être suivies.

Il est difficile d'étendre nos résultats pour rejeter ou non l'intérêt de la régulation des prédateurs ou autres espèces à risques (mustélidés, renard, ragondins...) car les contextes sont souvent différents. Néanmoins, les gestionnaires souhaitant réduire les risques de prédation, où les dégâts, liés à une de ces espèces peuvent être confrontés à une impasse :

-Soit par un mauvais diagnostic du niveau de risque lié à une espèce qui peut être indépendant des densités comme dans notre cas. Piéger une espèce en particulier, ne change alors rien.

-Le remplacement d'une espèce cible de la régulation par une autre compétitrice pour les mêmes ressources (et causant potentiellement les mêmes problèmes) pourrait avoir lieu. Dans le cas de la pie, nos résultats ne le prouvent pas à l'échelle du paysage, c'est-à-dire que la disparition des pies à la campagne ne se fait pas au bénéfice des corneilles. À l'échelle locale, les 2 espèces sont en revanche compétitrices pour le territoire. L'élimination d'un couple de pies pourrait conduire à son remplacement par des corneilles d'autant plus dans des habitats où celle-ci est abondante et la pie en régression

(e.g. milieux agricoles). La régulation de toutes les espèces prédatrices est dans ce cas absurde, car les conséquences plus larges du retrait de prédateurs sur les populations proies ne sont pas prédictibles. La régulation des proies peut aussi intervenir comme la conséquence de la densité-dépendance par compétition et maladies (Newton 1998). Cela explique peut-être l'échec des programmes de retrait de prédateurs sur le succès à la reproduction des populations proies (Côte et Sutherland 1997).

Des pies, des pratiques de piégeage et des échelles.

Nous avons étudié le lien entre les pratiques de piégeage et leurs effets sur les populations de pies. La gestion et sa planification peuvent se faire à plusieurs échelles. De même, les mécanismes biologiques, influençant la distribution des populations de pies, sont échelle dépendants. Ce qui retient notre attention est l'échelle à laquelle l'homme agit le plus sur les populations afin de tester l'efficacité de la régulation.

Le piégeage peut avoir lieu à plusieurs échelles : d'une échelle locale, *i.e.* un parc urbain, une parcelle forestière.... À un niveau spatial d'étendue plus large comme le paysage voire un département. La gestion empirique par le piégeage dans les parcs urbains et plus largement dans les départements en France a montré que l'efficacité de la régulation dépend de l'échelle d'action (spatiale et temporelle) :

-Les échelles spatiales : le succès du piégeage est dépendant de mécanismes de compensation qui impliquent chez la pie des échelles spatiales surtout locales (<4km²). Localement, la compensation peut intervenir comme le résultat d'une dépendants sur le recrutement et la fécondité (peut-être aussi sur la survie). A l'échelle d'un parc urbain (~30ha), le piégeage libère des territoires attractifs pour des pies non fixées ('floaters'), *i.e.* à la recherche d'un territoire pour nicher. La compensation par ces pies peut être importante car ces individus immigrants peuvent venir d'assez loin et remplacer ainsi un grand nombre de pies piégées localement. Dans une moindre mesure, la compensation peut en plus résulter d'une meilleure fécondité des couples ayant survécu au piégeage. La compensation locale peut se faire jusqu'à un certain seuil de prélèvement au-delà duquel la baisse des effectifs sera alors proportionnelle aux efforts de piégeage.

A une échelle plus large (>4km²), nous avons montré que la baisse des effectifs de pies était reliée de façon relativement linéaire à l'effort de piégeage. A cette échelle, la baisse des populations est graduelle, montrant l'absence de compensation par immigration. La dispersion des pies juvéniles et adultes ne s'effectuant pas au-delà de quelques kilomètres, le remplacement des pies piégées à cette échelle serait plus rare rendant les efforts de régulation plus efficaces. L'effet du piégeage sur les populations à l'échelle d'un paysage n'est donc pas la somme des effets observés localement (e.g. dans un parc).

-Les échelles de temps : pour un même taux de prélèvement, les effets du piégeage sur les variations d'effectifs changent suivant le moment en reproduction. Nos résultats montrent donc qu'il n'y a pas que le nombre de pies piégées qui compte dans le succès de la régulation. Il est alors possible d'améliorer le piégeage localement dans des contextes d'habitats où la compensation est habituellement forte. A l'échelle locale, la compensation dépend du taux d'immigration, et donc de l'habitat. Des habitats tels que les parcs urbains sont attractifs et augmentent d'autant les chances de recolonisation dans la saison³¹ (*i.e.* qu'un couple piégé soit remplacé rapidement en reproduction). Le recrutement local et non-local³² est le principal mécanisme de compensation. Pour limiter l'installation et le succès de nouveaux couples au cours de la saison de reproduction, le piégeage tardif de juin à septembre est plus efficace. Il limite le succès reproducteur des nicheurs précoces (dans une certaine mesure) de même qu'il empêche leur remplacement. Dans le cas d'une faible immigration, le piégeage précoce est plus efficace car il retire les couples nicheurs et diminue d'autant la production juvénile sans qu'il y ait de recolonisation des territoires laissés vacants. Dans ce cas, la compensation par une meilleure fécondité des couples survivants ne permet pas de compenser la mortalité due au piégeage et de stabiliser les effectifs (surtout dans le cas de faibles densités où il n'y a pas densité-dépendance comme à la campagne).

Les stratégies annuelles et locales de piégeage doivent donc s'adapter au contexte de population et d'habitat. Cela devrait être vrai autant localement qu'à l'échelle du paysage et pour d'autres espèces. A l'échelle du paysage et au-delà (un département), les faibles distances de dispersion des pies ne permettent pas de compenser les effets du prélèvement par immigration. Par exemple, nous avons observé en SSD une hausse de 58% des effectifs de pies entre 2001 et 2003 à l'échelle du département. Or cette croissance, inhabituelle par rapport aux autres départements de la région Ile-de-France (+26%), coïncide avec l'arrêt du piégeage dans les parcs urbains de SSD en 2001. Le piégeage aurait donc été efficace à cette échelle mais pas à celle des parcs où la baisse des effectifs n'avait pas été significative (LPO 2001).

³¹ Similaire à un effet 'rescue' pour les populations locales (Pulliam 1988).

³² Non-local : pies nées en dehors du parc

Remarque : en pratique, est-il aussi facile de capturer les pies en début ou en fin de saison de reproduction ?

Cette question est importante pour l'application de nos recommandations. Pour un même nombre de pièges utilisés, l'efficacité des captures diminue vers la fin de la saison de reproduction car les couples de pies défendent moins régulièrement leur territoire après l'envol des jeunes (à partir de juillet) et sont ainsi moins susceptibles de rentrer dans les cages de capture³³ (cf principe de capture partie I). Tenant compte de cet effet du jour de capture, il est alors plus efficace de piéger en début de saison de reproduction quelque soit le contexte d'immigration et les objectifs de régulation³⁴ (Chiron 2006).

Par ailleurs, les effets du piégeage sur les effectifs varient suivant la stratégie inter-annuelle³⁵. Piéger moins régulièrement (i.e. pas tous les ans), en concentrant l'effort de piégeage une année donnée (e.g. tous les 5 ans), est plus efficace pour réguler localement³⁶. Ces résultats sont utiles dans le cadre d'une planification à long terme du piégeage. Cependant, cette logique ponctuelle de piégeage ne s'accorde pas à la gestion des espèces 'nuisibles' en France. En effet, à l'échelle d'un département il est courant que le piégeage pour une espèce donnée soit reconduit d'une année sur l'autre. Egalement, à l'échelle locale le piégeage est théoriquement la réponse à la déclaration de dégâts. Il paraît donc difficile d'ignorer ces derniers sous prétexte d'une planification peu fréquente et irrégulière des opérations de piégeage. Pour les pies, l'effort de piégeage en France évolue en fonction des effectifs de populations et du nombre de piégeurs³⁷ mais le taux de prélèvement devrait être relativement constant au cours du temps. Finalement, en quoi ces résultats sont-ils pertinents pour l'évolution des populations de pies ? Ils modélisent la sensibilité des populations à des événements de mortalités naturelles aléatoires (i.e. accidentelles). Comment ces événements (climatiques ?) interagissent-ils avec le piégeage et quels sont leurs effets relatifs sur les tendances de populations ?... Cela reste à découvrir.

Existe-t-il un compromis entre la gestion des risques liés à certaines populations et la conservation plus globale des espèces soumises à la régulation ?

En quelque sorte, c'est la question du choix : soit on régule, soit on conserve. Les deux options sont-elles compatibles et où se situe alors le compromis ? Cette question

³³ Pour un même effort de piégeage, l'efficacité de capture varie de 7 à 1 entre avril et septembre.

³⁴ Et sous réserve de l'absence d'évolution des moyens de piégeage.

³⁵ Localement et pour un même taux de prélèvement.

³⁶ Théoriquement, les différences entre stratégies interannuelles devrait être plus faibles à l'échelle du paysage (pas de compensation).

³⁷ Pour la pie, nous avons montré que les totaux de piégeage sont proportionnels aux effectifs.

rejoint les préoccupations de la gestion cynégétique qui cherche à concilier 2 objectifs à première vue opposés ; maximiser le prélèvement à la chasse tout en conservant les stocks de populations sur du long terme.

La régulation locale doit permettre de limiter les risques et les plaintes (écologiques, économiques et sanitaires) liés aux espèces. Dans certains cas, la régulation peut être menée de façon excessive à un point de mettre en danger la population locale de même que les espèces (*cf* Pigeon d'Amérique). Pour la pie, la réponse au compromis est dans l'analyse des effets du prélèvement suivant l'échelle. Les déclarations des dégâts, de même que les moyens mis en œuvre, sont locales. La conservation, elle, peut être imaginée à une échelle départementale ou à un niveau plus élevé (le pays). Car à ces 2 niveaux est possible le choix de classer ou non les espèces en qualité de 'nuisibles'. Par conséquent, le compromis se situe dans la combinaison de stratégies locales et plus globales. Certaines stratégies localement sont plus efficaces que d'autres (*e.g.* piégeage tardif, non fréquent), sans que la régulation eut à être menées sur de plus larges échelles. Par département, nous avons montré que les populations étaient en déclin pour des taux de piégeage supérieurs à 10% des effectifs de nicheurs. Ces 2 repères donnent donc les bornes inférieures et supérieures d'une gestion raisonnée des populations de pies qui puisse répondre à la fois aux exigences du contrôle (en réponse à des déclarations justifiées de dégâts) et au soucis de la conservation de l'espèce plus largement.

***Comment mieux conserver la nature en ville ?**

Les caractères des espaces verts (complexité végétale) et les ressources alimentaires apportées par l'homme déterminent en grande partie la présence et l'abondance des espèces en ville (Marzluff 2001). L'amélioration de la qualité et de la diversité des habitats dans les parcs urbains devraient donc bénéficier autant à la flore qu'à la faune. Agir sur les caractères de l'habitat pour limiter les effectifs de pies est une stratégie alternative au piégeage. Elle a aussi l'avantage d'enlever le problème éthique et émotionnel causé par le piégeage, surtout en ville où celui-ci n'est pas aussi habituel qu'à la campagne (Clergeau 1997). Le contrôle des caractères de l'habitat peut se révéler tout aussi satisfaisant voire plus efficace que la régulation par le piégeage. Cela signifie essentiellement la gestion des ressources alimentaires d'origine humaine. Elle permettra de limiter l'attractivité des parcs urbains et donc l'immigration nette dans les parcs (*e.g.* Restani et al. 2001) et d'augmenter la compétition conspécifique. Potentiellement, la ressource alimentaire peut aussi limiter les survies adultes et juvéniles.

Cependant, l'amélioration de l'habitat se fait sur du long terme et n'est peut-être pas applicable à tous les espaces en ville, même dans les parcs (car conflits possibles avec les services récréatifs offerts par le parc). Le contrôle des espèces à problèmes peut

donc ponctuellement se faire par le piégeage, qui agit à plus court terme, mais toujours en appui d'une gestion des ressources (nourriture et habitat). Dans tous les cas, et quels que soient les objectifs de gestion des populations de pies (contrôle ou non), la pie restera abondante dans les parcs de sorte que sa perception par le public ne changera probablement pas sans un effort de communication. Informer le public implique de décrire plus largement la nature en ville, en précisant que ses spécificités en feront pour toujours un habitat différent des milieux plus naturels. A nous aussi de changer notre perception sur ce que pourrait être la nature dans les espaces urbains.

Les gestionnaires se concentrent traditionnellement sur des secteurs sélectionnés et conservés au cours du temps, sur lesquelles la gestion est conduite de façon isolée des habitats périphériques. Pourtant la nature ne dépend pas seulement des conditions locales de gestion mais peut-être influencée par les effectifs des habitats périphériques comme la conséquence de la dispersion (Baillie et al. 2000). Les habitats environnants sont importants à prendre en compte, à un point que la gestion locale en dépende. Comme nous l'avons montré, l'arrangement spatial des parcs (leur taille et leur distance au centre urbain) influence leur richesse en oiseaux (Bolger 2001, Blair 2004). Comment alors optimiser la conservation dans des habitats de plus en plus urbanisés ? Cette connaissance des effets de la structure du paysage sur les communautés d'espèces est une base indispensable pour choisir de façon optimale les espaces de végétation à conserver (parcs, friches...) dans des habitats périphériques où la progression des quartiers résidentiel, commercial et industriel est la plus forte.

CONCLUSIONS-PERSPECTIVES

Cette thèse décrit de façon assez large les dynamiques spatiale et démographique d'une espèce commune à l'échelle du Paléarctique ; la pie. En France, c'est une espèce ayant fortement décliné depuis 1994. Paradoxalement, notre travail n'est pas issu d'un intérêt pour sa conservation, mais au contraire pour sa gestion (*i.e.* du contrôle de ses populations). Initialement en effet, notre principale question était d'évaluer la nécessité des opérations de contrôle de ses populations et la mise en place de méthodes efficaces de régulation des effectifs. Cette ouverture vers la conservation de cette espèce est une perspective non attendue de ce travail. Contrairement à ce que montrent nos résultats, la pie est souvent perçue par le public comme de plus en plus abondante. Qu'est ce qui explique cet écart entre nos résultats et l'impression générale ? La pie est de plus en plus adaptée aux habitats urbains ce qui en fait une espèce de plus en plus proche de l'homme. Ce contraste s'explique donc par la colonisation et le maintien des populations dans les habitats urbains simultanément au déclin et à sa disparition locale de la campagne. L'évolution de ses populations en France, et probablement dans d'autres pays européens (Jersak 2001), conduit celle-ci à devenir une espèce habitat-spécialiste des villes. C'est le premier message de cette thèse.

Le second message concerne l'impact de ce prédateur opportuniste sur les populations et les communautés d'oiseaux. Selon l'avis général (supporté autant par les naturalistes que les piégeurs), la pie est une espèce qui régule excessivement les populations d'oiseaux. Mythe ou réalité ? Il est évident que la pie prédate les nids d'oiseaux de passereaux et d'oiseaux d'eau (avec la corneille), aux stades œuf et poussin. En ville, le 'problème' associé à cette prédation a certainement 2 composantes. La première est une part émotionnelle liée à la vision de la prédation. D'une manière générale, les citoyens aiment voir et observer la nature à proximité de chez eux, de même qu'ils se sentent concernés par la défense du bien-être animal. En ville, cette prédation serait d'autant moins acceptée qu'elle se produit dans des espaces familiers (*e.g.* jardins, parcs), dans lequel tout risque pour la nature doit être éliminé (à relier au syndrome '*not-in-my-backyard*' décrit par Loker & Decker 1998). La seconde composante est de savoir si la pie pose un problème pour le nombre d'espèces et les effectifs d'oiseaux. Nous avons montré que la prédation n'est pas une force écologique déterminante pour le devenir des populations, même sensibles à la prédation. A court terme, elle ne serait pas non plus une force évolutive des communautés d'oiseaux (en terme de richesse et de composition d'espèces). A la campagne, la régulation par le piégeage se justifierait pour certains par la forte prédation de la pie sur les espèces gibiers (perdrix, faisans, canards...). La pie,

comme tous les autres prédateurs, serait ainsi une compétitrice pour le chasseur. Pour cette raison, la régulation est jugée nécessaire par les chasseurs pour accroître les effectifs d'espèces à l'automne. Les analyses portant sur le régime alimentaire démontrent pourtant la faible part de vertébrés dans l'alimentation de la pie (Tatner 1983, Balança 1984b). Elle ne serait donc pas un risque pour l'avifaune sauvage. C'est le second message de la thèse. Qu'est ce qui justifie alors son classement parmi les espèces nuisibles ? Les autres raisons, mineures, de son classement sont liées aux risques sur les cultures (maraichères et fruitières) et les élevages (Clergeau 1997, Boutinot 2001). Dans la littérature scientifique, aucun élément ne permet pourtant d'en estimer l'impact. Cela pourrait démontrer que ces dégâts, s'ils existent, sont locaux et ne justifient pas la régulation des populations de pies dans la quasi-totalité des départements français.

Pourquoi la pie a-t-elle alors gardé une si mauvaise réputation ? La pie n'a pas toujours été vue comme une espèce nuisible (Sax 2005). La perception d'espèce nuisible est héritée du début du 18 et 19^e siècle pour les dégâts causés par certaines espèces sur l'agriculture. Cette notion a ensuite été traduite dans le monde de la chasse, pour désigner certaines espèces causant une prédation jugée excessive sur le gibier et qu'il fallait réguler (Lambert 1999). Même si la définition d'espèces nuisibles a évolué (Micoud 1998) et semble ne plus être qu'un terme juridique (DeVulpillieres 2004a), l'héritage culturel populaire liée à la catégorisation des espèces (en nuisibles/utiles) ne semble pas s'effacé dans les esprits et les pratiques. L'absence de diagnostic sérieux relatif à l'impact de la pie sur la faune sauvage a été une des raisons de la non remise en cause du statut nuisible de cette espèce depuis l'arrêté du 30 sept. 1988, qui fixa la liste des espèces nuisibles en France. La thèse apporte un diagnostic de l'impact et du statut de l'espèce qui a largement évolué depuis 1988, permettant de réactualiser les connaissances utiles pour décider ou non du contrôle des populations. En France, les décisions de contrôle d'espèces nuisibles impliquent plusieurs échelles (figure 43). Dans le cas de pie, les dégâts sont locaux et déclarés par un plaignant (échelle de l'individu) auprès de sa commune pour demander une autorisation de piégeage. Chaque année après la consultation du Conseil Départemental de la Chasse et de la Faune Sauvage, le préfet de chaque département décide ou non de la régulation. S'il y a régulation, le piégeage est alors autorisé à l'échelle du département (ou de sa quasi-totalité), impliquant pour cela la totalité du réseau des piégeurs (plusieurs centaines par département). La mobilisation des piégeurs (figure 43, l'échelle du groupe) conduit à la régulation des populations à l'échelle du département. Dans cette chaîne de décision, les échelles sont découplées entre les dégâts constatés localement et la réponse plus large échelle en terme de gestion. Dans le

cas de la pie, et au vu du faible impact de cette espèce, la régulation est donc disproportionnée. Comment ce paradoxe entre le faible impact et la destruction systématique peut-il exister ? L'autorisation de piégeage par le département pourrait renforcer le sentiment du risque lié à ces espèces dites 'nuisibles' et légitimer les actions de piégeage sans toujours en avoir prouvé l'impact localement. D'autre part, il est probable que le piégeage à large échelle entretienne le sentiment de risque lié à ces espèces, menant à réguler chaque année. Dès lors qu'il ne prendrait pas en compte

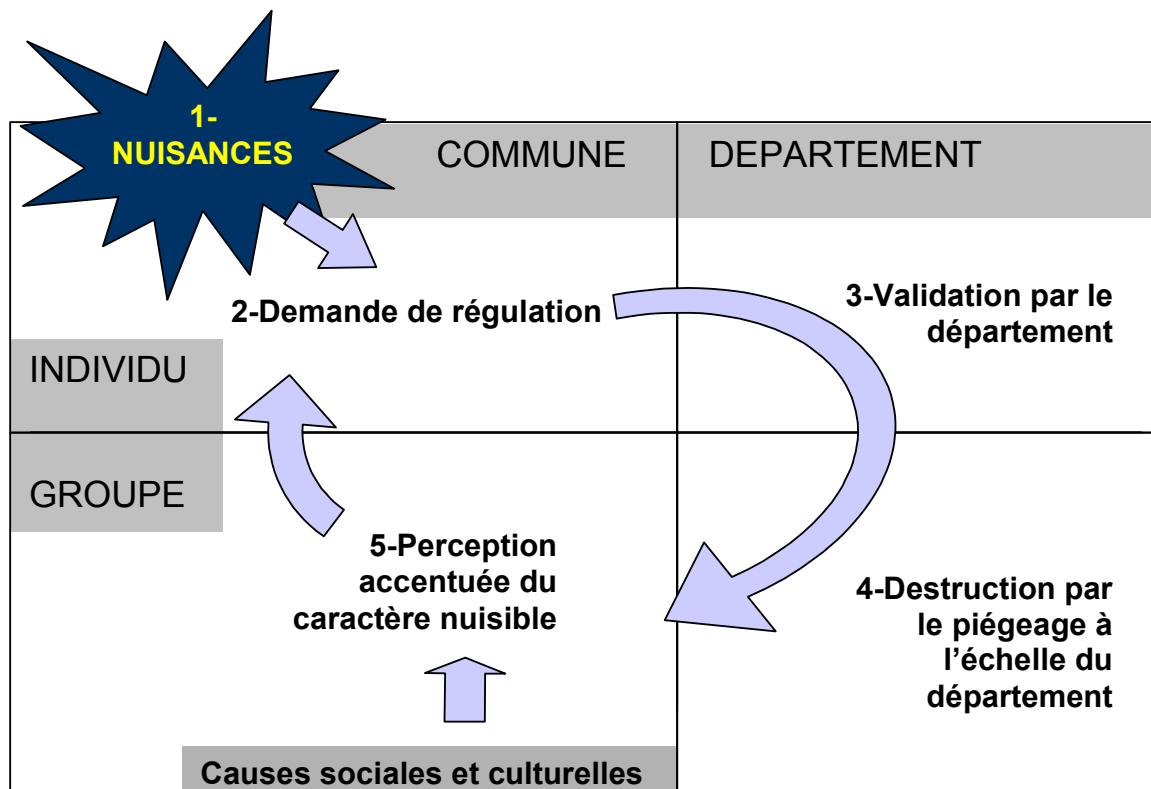


Figure 43 : Schéma représentant la chaîne de décisions relatives à la gestion des espèces nuisibles en France. La gestion part de la déclaration de dégâts (1)... Ce schéma montre aussi les échelles spatiales et sociales impliquées à chaque étape.

l'impact réel des espèces, le système actuel de classement et de décision de la régulation, n'est pas vertueux, et fonctionnant avec une certaine inertie.

Une partie de notre travail a consisté à faire un diagnostic de l'impact de la pie et nos premières conclusions montrent que les enjeux que nous dégagons sont plus tournés vers des réponses sociales, culturelles et liées à l'organisation de la gestion. Cela révèle que les questions environnementales liées la régulation ne se réduisent pas aux seules questions d'ordre écologique. Séparer les questions biologiques des questions humaines (aspects culturels et sociaux) n'a donc pas beaucoup de sens ici comme généralement en conservation.

Dans le contexte appliqué de la pie, les représentations et les perceptions de cette espèce sont une force déterminante de notre comportement vis-à-vis d'elle, indépendamment ou non de la connaissance de son impact. Les raisons du piégeage de la pie en France reste donc à mieux définir aux travers de recherches plus centrées sur l'Homme. Il s'agirait de connaître les motivations du piégeur, ou d'un groupe, et son rôle dans la décision de régulation. Egalement, comprendre les changements de perceptions entre contextes sociaux (*e.g.* urbain et rural) sur la régulation est un atout pour aider les gestionnaires à communiquer afin de faire comprendre les enjeux de la gestion. Egalement, le contexte social est aussi un élément pour définir les mesures de gestion qui soient les mieux comprises et acceptées par le plus grand nombre. Les 2 approches écologiques et ethnologiques peuvent être combinées dans un système où le comportement humain est modélisé en interaction avec le fonctionnement des populations animales (*cf* Systèmes Multi-Agents SMA). Un tel système a l'avantage de pouvoir comparer l'évolution des interactions sociétés-nature suivant différents scénarios de gestion. Dans le cas de la gestion des risques liés à certaines populations animales, c'est une alternative à l'utilisation de cartes de risques³⁸, qui sont moins dynamiques et intégratives que les SMA. Une telle approche intégrée (*i.e.* interdisciplinaire) du système société-nature aurait aussi l'avantage de développer en ville l'interdisciplinarité sur des cas concrets, rendant cette approche plus effective.

Enfin, le troisième message est l'importance de l'effet de l'échelle spatiale sur les processus écologiques. Nous avons fait l'hypothèse qu'il n'y a pas d'échelle d'observation unique correcte qui décrive les populations et les écosystèmes. Nous avons donc choisi de travailler à plusieurs échelles pour voir l'articulation des processus démographiques et écologiques entre elles. Cette approche nous a permis de comprendre quelques processus qui ont conduit au déclin, au maintien ou à l'expansion géographique des populations de pies. D'une manière générale, nous avons conclu que les processus locaux 'dominant', et que la dynamique des populations à plus large échelle spatiale (*i.e.* à l'échelle du paysage et au-delà) est une extrapolation raisonnable de la dynamique locale (et sous réserve d'une meilleure connaissance de la dispersion des pies entre habitats). Ces résultats offrent une ouverture sur l'étude de la synchronie dans l'espace des dynamiques de populations de pies et des effets de changements plus globaux que nous n'avons pas abordés dans la thèse. En conservation, la synchronie a d'importantes conséquences (du moins montrées d'un point de vue théorique) sur les risques d'extinction d'un groupe de populations connectées par dispersion. De la distance de

³⁸ Habituellement ces cartes sont un outil d'aide à la décision car elles croisent les informations relatives à l'écologie et celles propres à la susceptibilité des activités humaines d'être affectées par l'abondance d'une population (réf ?).

dispersion, il est possible de déduire la synchronie dans l'espace des populations (Paradis et al. 1999). Les espèces à faibles distances de dispersion comme la pie sont généralement peu synchrones ou seulement que très localement. Cependant la synchronie et l'effet de la dispersion peuvent être gommés par l'effet de facteurs plus globaux (e.g. les changements climatiques, la politique agricole commune...) agissant sur toutes les populations simultanément (Paradis et al. 1999). De la comparaison entre les distances de dispersion des pies et du niveau de synchronie entre populations, l'effet de changements globaux sur la dynamique des populations de pies est donc déductible indirectement. Une seconde perspective de recherches concerne les conséquences évolutives de l'isolement spatial des populations de pies entre villes et campagnes. Pour cette espèce, la ville constitue à la fois un nouvel écosystème et un habitat refuge. Les conséquences évolutives de l'isolement spatial des populations urbaines et non-urbaines de pies ne sont pas connues mais pourraient être importantes. De combien les populations des habitats urbains et non-urbains sont-elles alors différenciées entre elles ? Les changements dans la nature et l'intensité des processus écologiques en ville (Schochat 2006) devraient modifier les pressions de sélection, amenant à une différenciation génétique des populations d'habitats urbains isolées de celles des habitats plus naturels (Wandeler et al. 2003, Watts et al. 2004). Les différenciations morphologiques peuvent aussi être rapides (Yet 2004). L'analyse de l'évolution des traits de vie (physiologique, comportementaux et morphologique) de la pie serait un moyen de préciser comment les forces de sélection diffèrent entre habitats plus ou moins influencées par les activités humaines. Au mieux ces perspectives de recherches permettraient de lier les processus d'établissement, de fluctuations et d'extinction des espèces en ville (natives ou non) en lien avec l'évolution à long terme des sociétés humaines. La gestion bénéficiera certainement d'une telle connaissance écologique et évolutive des populations.

ANNEXES

A: Tableaux et figures

B: Articles

ANNEXE A-1

Effort de suivi optimal par couple (=42 localisations)

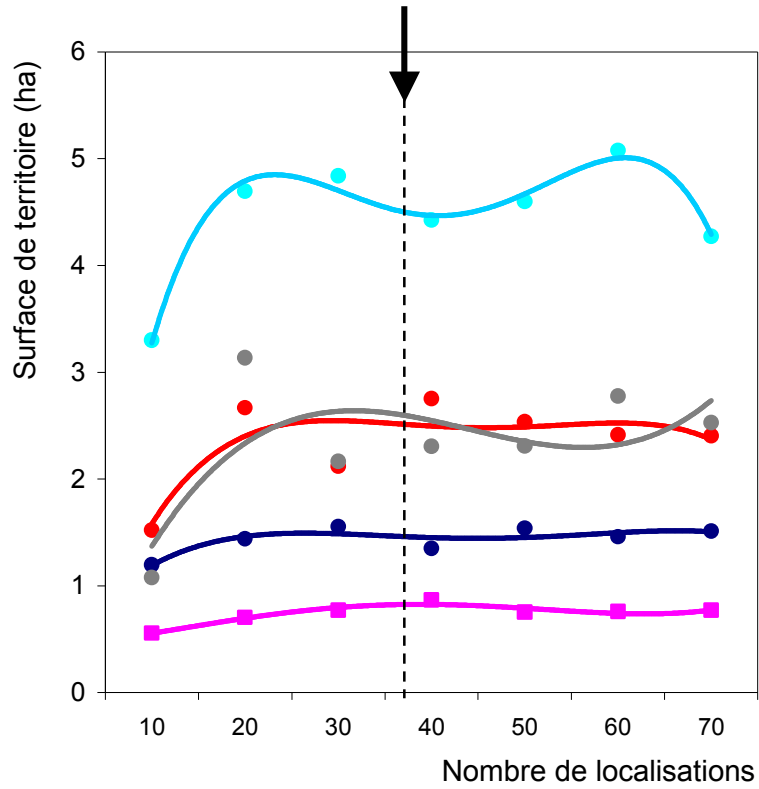


Figure A-1 : Relations entre les surfaces de territoire de 5 couples et le nombre de localisations ayant permis de les estimer. A partir de ces relations, nous avons déterminé visuellement le nombre minimal de points de suivi nécessaire pour modéliser les territoires et estimer leur surface (=effort de suivi optimal).

ANNEXE A-2

N°	Modèle	AICc	Δ	Poidsnp	Hypothèses biologiques sur les variations de ϵ et γ
1	$\psi(\text{PAL}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{H}) \rho(\text{HxPAL})$	10442.1	0.0	0.42	13 Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation variable entre habitats
2	$\psi(\text{H}+\text{PAL}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{H}) \rho(\text{HxPAL})$	10442.3	0.2	0.38	15 Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation variable entre habitats
3	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{H}) \rho(\text{HxPAL})$	10444.4	2.3	0.13	16 Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation variable entre habitats
4	$\psi(\text{PAL}) \epsilon(\text{P}) \gamma(\text{H}) \rho(\text{HxPAL})$	10446.3	4.2	0.05	12 Extinction liée au piégeage / colonisation variable entre habitats
5	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{HxP}) \rho(\text{HxPAL})$	10447.6	5.5	0.03	17 Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation variable entre habitats et piégeage
6	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{H}+\text{P}) \rho(\text{HxPAL})$	10447.6	5.5	0.03	17 Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation variable entre habitats et piégeage
7	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{H}+\text{P}) \rho(\text{HxPAL})$	10452.2	10.1	0.00	15 Extinction liée au taux d'urban. / colonisation variable entre habitats et piégeage
8	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{HxPAL}) \rho(\text{HxPAL})$	10454.7	12.7	0.00	15 Extinction liée au taux d'urban. / colonisation variable entre habitats et paysage
9	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{HxPAL}) \rho(\text{HxPAL})$	10454.9	12.8	0.00	15 Extinction liée au taux d'urban. / colonisation variable entre habitats et paysage
10	$\psi(\text{HxPAL}+\text{P}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{HxP}) \rho(\text{HxPAL})$	10454.9	12.8	0.00	19 Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation variable entre habitats et piégeage
11	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{HxPAL}) \rho(\text{HxPAL})$	10456.7	14.6	0.00	16 Extinction liée au taux d'urban. / colonisation variable entre habitats et paysage
12	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{HxPAL}+\text{LA}) \rho(\text{HxPAL})$	10458.3	16.2	0.00	16 Extinction liée au taux d'urban. / colonisation variable entre habitats et paysage
13	$\psi(\text{HxPAL}+\text{P}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{HxP}) \rho(\text{HxPAL}+\text{P})$	10459.1	17.0	0.00	20 Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation variable entre habitats et piégeage
14	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\cdot) \rho(\text{HxPAL})$	10464.4	22.3	0.00	14 Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation indépendante
15	$\psi(\text{H}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{H}) \rho(\text{HxPAL})$	10469.4	27.3	0.00	15 Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation variable entre habitats
16	$\psi(\text{PAL}) \rho(\text{HxPAL})$	10657.8	215.7	0.00	8 Extinction et colonisation nulles
17	$\psi(\cdot) \epsilon(\cdot) \gamma(\cdot) \rho(\cdot)$	10708.9	266.8	0.00	4 Extinction et colonisation aléatoires
18	$\psi(\text{PAL}) \rho(\text{PAL})$	10723.7	281.6	0.00	8 Pas de déclin spatiale
19	$\psi(\text{PAL}+\text{Déclin spatial}) \rho(\text{PAL})$	10724.2	282.1	0.00	5 Déclin spatial

Tableau A-2: Résumé de la sélection de modèles de dynamique spatiale des pies de 2001 à 2005 en France. Il présente les valeurs d'AICc, de Δ AICc (Δ), de poids des AIC (w) et nombre de paramètres (np). Ces modèles ont été proposés sur la base d'hypothèses biologiques et classés suivant leur valeur croissante d'AIC. (ψ) est le paramètre d'occupation spatiale, (ϵ) l'extinction locale, (γ) la colonisation locale, (ρ) la probabilité de détection, 'PAL' signifie % de proportion de surfaces urbanisées du paysage, et 'LA' son taux d'urbanisation, 'P' le taux de prélèvement par le piégeage, 'H' l'habitat, '+' un effet additif et 'x' une interaction.

ANNEXE A-3

N° Model	AICc	Δ	w	np	Hypothèses biologiques sur les variations de ϵ et γ
1 $\psi(\text{PAL}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\cdot) p(\text{PAL})$	7818.5	0.0	0.66	10	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation aléatoire
2 $\psi(\text{PAL}+\text{Gradient P}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\cdot) p(\text{PAL})$	7820.8	2.4	0.16	11	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation aléatoire
3 $\psi(\text{PAL}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{PAL}) p(\text{PAL})$	7821.6	3.1	0.14	11	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité
4 $\psi(\cdot) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{PAL}) p(\text{PAL})$	7822.5	4.0	0.09	10	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité
5 $\psi(\text{PAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{PAL}) p(\text{PAL})$	7823.5	5.1	0.05	8	Extinction liée au taux d'urban. / colonisation liée au artificialité
6 $\psi(\text{PAL}) \epsilon(\text{P}) \gamma(\cdot) p(\text{PAL})$	7824.8	6.4	0.03	9	Extinction liée au piégeage / colonisation aléatoire
7 $\psi(\text{PAL}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{PAL} \times \text{P}) p(\text{PAL})$	7826.8	8.4	0.01	15	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
8 $\psi(\text{PAL}) \epsilon(\text{L} \times \text{P}) \gamma(\text{PAL} \times \text{P}) p(\text{PAL})$	7827.1	8.6	0.01	16	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
9 $\psi(\text{PAL}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{PAL}+\text{P}) p(\text{PAL})$	7827.3	8.8	0.01	14	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
10 $\psi(\text{PAL}+\text{P}) \epsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{PAL}+\text{P}) p(\text{PAL})$	7829.5	11.0	0.00	15	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
11 $\psi(\text{PAL}+\text{P}) \epsilon(\text{L} \times \text{P}) \gamma(\text{PAL} \times \text{P}) p(\text{PAL})$	7838.1	19.6	0.00	18	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
12 $\psi(\text{PAL}^* \text{P}) \epsilon(\text{L} \times \text{P}) \gamma(\text{PAL} \times \text{P}) p(\text{PAL})$	7841.8	23.4	0.00	19	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
13 $\psi(\text{PAL}) p(\text{PAL})$	7899.5	81.1	0.00	4	Absence de déclin spatial
14 $\psi(\text{PAL}+\text{Déclin spatial}) p(\text{PAL})$	7901.3	82.8	0.00	8	Déclin spatial
15 $\psi(\cdot) \epsilon(\cdot) \gamma(\cdot) p(\cdot)$	7945.4	126.9	0.00	4	Dynamique aléatoire

Tableau A-3: Résumé de la sélection de modèles de dynamique spatiale des pies de 2001 à 2005 dans les habitats agricoles. Il présente les valeurs d'AICc, de ΔAICc (Δ), de poids des AIC (w) et nombre de paramètres (np). Ces modèles ont été proposés sur la base d'hypothèses biologiques et classés suivant leur valeur croissante d'AIC. (ψ) est le paramètre d'occupation spatiale, (ϵ) l'extinction locale, (γ) la colonisation locale, (p) la probabilité de détection, 'PAL' signifie proportion de surfaces urbanisées du paysage, et 'LA' son taux d'urbanisation, 'P' le taux de prélèvement par le piégeage, 'H' l'habitat, '+' un effet additif et 'x' une interaction.

ANNEXE A-4

N° Model	AICc	Δ	w	np	Hypothèses biologiques sur les variations de ε et γ
1 $\psi(\text{PAL}) \varepsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{PAL}) p(\text{PAL})$	1889.0	0.0	1.00	11	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité
2 $\psi(\text{PAL}) \varepsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{PAL}+\text{P}) p(\text{PAL})$	1997.3	108.2	0.00	12	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
3 $\psi(\text{PAL}+\text{Gradient P}) \varepsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{PAL}) p(\text{PAL})$	1998.3	109.3	0.00	12	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité
4 $\psi(\text{PAL}^*\text{P}) \varepsilon(\text{LAXP}) \gamma(\text{PALxP}) p(\text{PAL})$	2045.9	156.9	0.00	15	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
5 $\psi(\text{PAL}) \varepsilon(\text{LAXP}) \gamma(\text{PAL}+\text{P}) p(\text{PAL})$	2050.2	161.2	0.00	14	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
6 $\psi(\text{PAL}+\text{P}) \varepsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{PAL}+\text{P}) p(\text{PAL})$	2054.7	165.6	0.00	15	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
7 $\psi(\text{PAL}) \varepsilon(\text{LAXP}) \gamma(\text{PALxP}) p(\text{PAL})$	2059.0	170.0	0.00	15	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
8 $\psi(\text{PAL}) \varepsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{PALxP}) p(\text{PAL})$	2065.4	176.4	0.00	16	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
9 $\psi(\text{PAL}+\text{P}) \varepsilon(\text{LAXP}) \gamma(\text{PALxP}) p(\text{PAL})$	2067.2	178.2	0.00	18	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité et au piégeage
10 $\psi(\text{PAL}) \varepsilon(\text{P}) \gamma(\text{PAL}) p(\text{PAL})$	2151.5	262.5	0.00	10	Extinction liée au piégeage / colonisation liée au artificialité
11 $\psi(\text{PAL}) \varepsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\cdot) p(\text{PAL})$	2154.8	265.8	0.00	10	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation aléatoire
12 $\psi(\cdot) \varepsilon(\text{LA}+\text{P}) \gamma(\text{PAL}) p(\text{PAL})$	2166.4	277.4	0.00	10	Extinction liée au taux d'urban. et au piégeage / colonisation liée au artificialité
13 $\psi(\cdot) \varepsilon(\cdot) \gamma(\cdot) p(\cdot)$	2184.4	295.4	0.00	4	Dynamique aléatoire
14 $\psi(\text{PAL}+\text{Déclin spatial}) p(\text{PAL})$	2208.0	319.0	0.00	5	Déclin spatial
15 $\psi(\text{PAL}) p(\text{PAL})$	2208.4	319.4	0.00	4	Absence de déclin spatial
16 $\psi(\text{PAL}) \varepsilon(\text{LA}) \gamma(\text{PAL}) p(\text{PAL})$	2221.7	332.7	0.00	8	Extinction liée au taux d'urban. / colonisation liée au artificialité

Tableau A-4: Résumé de la sélection de modèles de dynamique spatiale des pies de 2001 à 2005 dans les habitats semi naturels. Il présente les valeurs d'AICc, de ΔAICc (Δ), de poids des AIC (w) et nombre de paramètres (np). Ces modèles ont été proposés sur la base d'hypothèses biologiques et classés suivant leur valeur croissante d'AIC. (ψ) est le paramètre d'occupation spatiale, (ε) l'extinction locale, (γ) la colonisation locale, (p) la probabilité de détection, 'PAL' proportion de surfaces urbanisées du paysage, et 'LA' son taux d'urbanisation, 'P' le taux de prélèvement par le piégeage, 'H' l'habitat, '+' un effet additif et 'x' une interaction.

ANNEXE A-5

N°	Model	AIC	Δ	w	np
1	$\psi[(\text{PAL}+\text{P}+\text{an})_{\text{c}},(\text{H}+\text{PAL}+\text{P}+\text{an})_{\text{p}}]$ $p_{\text{c}},r_{\text{c}}(\text{PAL}+\text{an})$ $p_{\text{p}},r_{\text{p}}(\text{PAL})$	23111.7	0.0	0.59	20
2	$\psi[(\text{PAL}+\text{P}+\text{an})_{\text{c}},(\text{H}+\text{PAL}+\text{P}+\text{an})_{\text{p}}]$ $p_{\text{c}},r_{\text{c}}(\text{PAL}+\text{an})$ $p_{\text{p}},r_{\text{p}}(\text{PAL})$ $r_{\text{CP}}(\text{PAL}+\text{an})$	23113.6	1.8	0.24	23
3	$\psi[(\text{P}+\text{an})_{\text{c}},(\text{H}+\text{PAL}+\text{P}+\text{an})_{\text{p}}]$ $p_{\text{c}},r_{\text{c}}(\text{PAL}+\text{an})$ $p_{\text{p}},r_{\text{p}}(\text{PAL})$ $r_{\text{CP}}(\text{PAL}+\text{an})$	23114.3	2.5	0.17	22
4	$\psi[(\text{H}+\text{PAL}+\text{P}+\text{an})_{\text{c,p}}]$ $p_{\text{c}},r_{\text{c}}(\text{PAL}+\text{an})$ $p_{\text{p}},r_{\text{p}}(\text{PAL})$ $r_{\text{CP}}(\text{PAL}+\text{an})$	23130.1	18.4	0.00	25
5	$\psi[(\text{H}+\text{PAL}+\text{P}+\text{an})_{\text{c,p}}]$ $p_{\text{c}},r_{\text{c}}(\text{PAL}+\text{an})$ $p_{\text{p}},r_{\text{p}}(\text{PAL}+\text{an})$ $r_{\text{CP}}(\text{PAL}+\text{an})$	23130.3	18.6	0.00	27
6	$\psi[(\text{PAL}+\text{P}+\text{an})_{\text{c}},(\text{H}+\text{PAL}+\text{P}+\text{an})_{\text{p}}]$ $p_{\text{c}}=r_{\text{c}}(\text{PAL}+\text{an})$ $p_{\text{p}}=r_{\text{p}}(\text{PAL})$ $r_{\text{CP}}(\text{PAL}+\text{an})$	23302.8	191.1	0.00	15
7	$\psi[(\text{H}+\text{PAL}+\text{P}+\text{an})_{\text{c,p}}]$ $p_{\text{c}},r_{\text{c}}(\text{H}+\text{PAL}+\text{an})$ $p_{\text{p}},r_{\text{p}}(\text{H}+\text{PAL}+\text{an})$ $r_{\text{CP}}(\text{H}+\text{PAL}+\text{an})$	23400.5	288.8	0.00	37
8	$\psi[(.)_{\text{c}},(.)_{\text{p}}]$ $\varphi(.)$ $p_{\text{c}},r_{\text{c}}(.)$ $p_{\text{p}},r_{\text{p}}(.)$ $r_{\text{CP}}(.)$	23450.8	339.1	0.00	8
9	$\psi[(.)_{\text{c}},(.)_{\text{p}}]$ $p_{\text{c}},r_{\text{c}}(.)$ $p_{\text{p}},r_{\text{p}}(.)$ $r_{\text{CP}}(.)$	23488.5	376.7	0.00	7
10	$\Psi, \varphi [(\text{H}+\text{PAL}+\text{P}+\text{an})_{\text{c,p}}]$ $p_{\text{c}},r_{\text{c}}(\text{H}+\text{PAL}+\text{an})$ $p_{\text{p}},r_{\text{p}}(\text{H}+\text{PAL}+\text{an})$	23859.7	747.9	0.00	45
11	$\Psi, \varphi [(\text{H}+\text{PAL}+\text{P}+\text{an})_{\text{c,p}}]$ $p_{\text{c}},r_{\text{c}}(\text{H}+\text{PAL}+\text{an})$ $p_{\text{p}},r_{\text{p}}(\text{H}+\text{PAL}+\text{an})$ $r_{\text{CP}}(\text{H}+\text{PAL}+\text{an})$	24177.7	1065.9	0.00	43

Tableau A-5: Résumé de la sélection des modèles de co-occurrence spatiale entre la pie et la corneille de 2001 à 2005 en France. Il présente les valeurs d'AIC, de Δ AIC (Δ), de poids des AIC (w) et le nombre de paramètres (np). Seuls les modèles permettant d'expliquer la sélection figurent dans ce tableau. Ces modèles ont été proposés sur la base d'hypothèses biologiques et classés suivant leur valeur croissante d'AIC. (ψ) est le paramètre d'occupation spatiale, p et r les probabilités de détecter la présence des espèces (conditionnelle ou non). Pour tous les paramètres d'occupation (ψ , p et r), la sélection des modèles s'est appliquée à la pie (p) et à la corneille (c). Les termes entre parenthèses représentent les variables d'habitat 'H', d'artificialité du paysage 'PAL', de piégeage 'P' et la tendance annuelle 'an'. (.) indique un paramètre constant quelque soit ces variables. L'absence du paramètre φ dans les modèles implique une valeur d'interaction spécifique 'SIF' égale à 1. De même, l'absence du paramètre r_{CP} implique une indépendance des probabilités de détection entre espèces

ANNEXE A-6

Noms communs	Noms scientifiques	Noms communs	Noms scientifiques
Galliformes		Passeriformes (suite)	
Perdrix grise*	Perdix perdix	Pinson des arbres*	Fringilla coelebs
		Geai des chênes	Garrulus glandarius
Piciformes		Hypolais polyglotte*	Hypolais polyglotta
Pic épeiche	Dendrocopos major	Hirondelle de cheminée	Hirundo rustica
Pic épeichette	Dendrocopos minor	Locustelle tachetée*	Locustella naevia
Pic vert	Picus viridis	Rossignol philomèle*	Luscinia megarhynchos
		Bergeronnette grise*	Motacilla alba alba
Cuculiformes		Gobemouche gris*	Muscicapa striata
Coucou gris	Cuculus canorus	Mésange bleue	Parus caeruleus
		Mésange charbonnière	Parus major
Apodiformes		Mésange nonette	Parus palustris
Martinet noir	Apus apus	Mésange boréale	Parus montanus
Pigeon biset*	Columba livia	Mésange noire	Parus ater
Pigeon ramier*	Columba palumbus	Mésange huppée	Parus cristatus
Tourterelle des bois*	Streptopelia decaocto	Moineau domestique	Passer domesticus
Tourterelle turque*	Streptopelia turtur	Moineau friquet *	Passer montanus
		Rouge queue noir*	Phoenicurus ochruros
		Rouge queue à front blanc*	Phoenicurus phoenicurus
Falconiformes		Pouillot fitis*	Phylloscopus trochilus
Faucon crécerelle	Falco tinnunculus	Pouillot véloce*	Phylloscopus collybita
		Pouillot siffleur*	Phylloscopus sibilatrix
Passeriformes		Pie bavarde	Pica pica
Rousserolle verderolle	Acrocephalus palustris	Accenteur mouchet*	Prunella modularis
Mésange à longue queue*	Aegithalos caudatus	Bouvreuil pivoine*	Pyrrhula pyrrhula
Pipit des arbres*	Anthus trivialis	Roitelet huppé*	Regulus regulus
Alouette des champs*	Alauda arvensis	Serin cini*	Serinus serinus
Linotte mélodieuse*	Carduelis cannabina	Sitelle torche-pot	Sitta europaea
Chardonneret élégant*	Carduelis carduelis	Etourneau sansonnet*	Sturnus vulgaris
Verdier d'Europe *	Carduelis chloris	Fauvette babillarde*	Sylvia curruca
Grimpereau des jardins	Certhia brachydactyla	Fauvette des jardins*	Sylvia borin
Corneille noire	Corvus corone corone	Fauvette grisette*	Sylvia communis
Choucas des tours*	Corvus monedula	Fauvette à tête noire*	Sylvia atricapilla
Corbeau freux	Corvus frugilegus	Merle noir*	Turdus merula
Hirondelle de fenêtre	Delichon urbica	Troglodyte mignon*	Troglodytes troglodytes
Bruant des roseaux*	Emberiza schoeniclus	Grive draine*	Turdus viscivorus
Bruant jaune*	Emberiza citrinella	Grive musicienne*	Turdus philomelos
Rouge-gorge*	Erithacus rubecula		

Tableau A-6 : Liste des 62 espèces nicheuses détectées en 2001 et 2003. Seules les nicheuses régulières ont été reprises dans cette étude (Le Maréchal & Lesaffre 2000), et les oiseaux d'eau ont été exclus car encore mobiles au printemps.

*indique les espèces nichant dans des nids ouverts, *i.e.* espèces susceptibles d'être affectées par la présence de la pie.

ANNEXES B

ARTICLES

B-1 : **CHIRON, LEE and JULLIARD**. 'Magpie dynamic in a dynamic landscape: new insights from an innovative methodology'. *Soumis*.

B-2 : **CHIRON and JULLIARD**. 'Responses of songbirds to black-billed magpie regulation in urban habitat'. *Accepte avec modifications mineures*. Journal of Wildlife Management.

B-3 : **CHIRON, HUSTE, JULLIARD and BOULINIER**. 'Lack of a negative effect of the density of the black-billed magpie *Pica pica* on the dynamics of urban bird communities'. *Soumis*.

B-4 : **CHAVATTE, CHIRON, CHABAUD, LANDAU**. Fidélisation du couple hôte-vecteur facteur de spéciation : 14 espèces de *Plasmodium* de la Pie. *Sous presse*. Parasites 2007.

ARTICLE B-1

Magpie dynamic in a dynamic landscape:
new insights from an innovative methodology

CHIRON François, LEE Alexandre and Romain JULLIARD

FRANÇOIS CHIRON, MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE. UMR 5173 MNHN CNRS, 55
RUE BUFFON CASE 51 75005 PARIS, FRANCE

ALEXANDRE LEE, LABORATOIRE D'ANALYSE DES RISQUES ET DE GESTION DE L'ESPACE, ENITA DE
BORDEAUX, 1 COURS DU GÉNÉRAL DE GAULLE, CS40201 – 33175 GRADIGNAN Cedex, FRANCE

ROMAIN JULLIARD, MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE. UMR 5173 MNHN CNRS, 55
RUE BUFFON CASE 51 75005 PARIS, FRANCE

Abstract: Spatial responses of a given species to landscape modifications are generally documented through their distribution at a given time along a gradient of land transformed. By focusing on patterns, we are limited to infer ecological processes driving the establishment and the extinction of a population in response to environmental disturbances which can further change over time. This could restrict the development of both ecological theory and issues surrounding conservation or population management. Here, we discover insights into the relationship between the spatial dynamic of the black-billed magpie, which has recently colonised urban areas, and the dynamic of landscape artificialisation in France. We explore magpie occupancy variations through extinction and colonisation processes and we propose new perspectives in landscape ecology on a large scale. Our study is based upon an innovative capture-recapture method that corrects magpie dynamic parameters to a pervasive bias of species detectability. The sampling scheme is based upon Pollock's robust design, which is usually restricted to mark-recapture studies. Overall, our modeling and analysis showed that changes in magpie occupancy are strongly influenced by landscape pattern as well as its dynamic and the nature of habitats surrounding study sites. It proves that populations shift rapidly towards urbanized environments, while the species is disappearing from the countryside. Such spatial approaches offer new opportunities to investigate ecological processes (like movements between populations) that result from habitat changes, and to make predictions about the evolution of biological systems.

INTRODUCTION

Habitat transformation (i.e. area loss, fragmentation and alteration) is an important global cause of species decline (Diamond 1989). Ongoing urbanisation can be considered the most drastic case of habitat transformation which has important consequences on species populations (Sukopp et al. 1995, Marzluff 2001, Alberti 2005). Such process may replace localized native species with cosmopolitan non-native ones, and then promote biotic homogenization on several spatial scales (Blair 2004, Mckinney 2006). Urban disturbance favors non-native species by reducing the threat of natural enemies, by modifying resources, and by altering the physical environment (Shea and Chesson 2002). In addition to disturbance, urbanisation leads to newly created 'man-made habitats', and renders them prone to be colonised by native species as well as exotics (see synthesis D'antonio and Meyerson 2002 for plants). These species are then able to expand their range in these new urban environments (Blair 2001). In this context, authors have highlighted the importance of 'exploiters' and 'adaptable species' as they contribute the most to biotic homogenization (Marzluff 2001).

Abundance and distribution patterns of these species along an urban-rural gradient have been well documented in different taxa (Mckinney 2006). But the pattern does not allow insight into the process of driving establishment and expansion of a given species. Study of the spatial dynamic (colonisation and extinction processes) is likely to improve our understanding of species response to habitat transformation (Clinchy et al. 2002). In addition, this approach enables us to propose hypothesis about the demographic mechanisms involved in species range variations, as fecundity, mortality and dispersal are known to be proximal causes of both spatial extinction and spatial colonisation (Burgman et al. 1993, Gaston and Blackburn 2002). Finally, linking patterns to underlying processes is key to the development of principles for population management and fundamental ecology.

We analysed the spatial dynamic of a species known to have recently colonised urban environments, the Black-billed magpie (*Pica pica*) (Birkhead 1991, Jerzak 2001). As magpies are nest predators, rapid expansion in urban ecosystems may decrease viability of prey populations. We focused on colonisation, extinction and occupancy variations over the 2001-2005 period to understand the magpie dynamic in relation to the local landscape dynamic. We expect

anthropogenic land transformation within a given habitat to improve magpie occupancy by increasing colonisation rate and decreasing extinction rate. As we suspected, the influences of the habitat matrix (from which the magpie can colonise both urban and suburban sprawls) (Jerzak 2001), we studied variations in the magpie dynamic according to surrounding habitats. Finally, we explore how a contrast in magpie population growth among habitats has led magpies to a ‘source-sink’ population function on a large scale. Our study relies on a national land cover database as well as the French Breeding Bird Survey over the 1989-2005 period.

Investigating spatial dynamic in relation to land modification

Despite widespread use of urban-rural gradient in ecological study (Clergeau et al. 2006, Jokimaki et al. 2005), gradient cannot simply assume linear changes of biophysical variables with distance from the urban core along a geographical transect. In fact, modern metropolitan areas are not simple concentric rings but are often polycentric entities that have variable density concentrations in several directions (Alberti et al. 2001). We prefer to use an ecological condition metric that is meaningful for studying magpie dynamic, like the proportion of land covered by human settlements. Further, gradient analysis supposes a functional link between ecological conditions and biological pattern. However, we cannot exclude complicating factors, independent to those studied along the gradient, that could have an effect on the observed pattern. Such factors could be the habitat type of the converted land or some habitat-specific human activity. Magpie response to land-modification will be best studied by focusing on the relationship between magpie spatial dynamic and temporal variations of land-cover areas. Land cover dynamic was obtained from the TERRUTI database (ACDA, 2003) to provide a measure of the rate of land converted to artificial areas. It is a land cover survey especially established to quantify the amount of change among natural or semi-natural, human settlement or agricultural habitat types during the 1992-2002 period in France. This survey provides a quantitative measure describing the state and the dynamic of the landscapes susceptible to determine magpie range expansion on a large scale. The TERUTI database offers the first opportunity to question the influences of landscape artificialisation that may determine magpie range expansion.

In addition, data issued from large scale monitoring is prone to pervasive bias such as variable species or individual detectability. In the field, observers rarely detect all present

individuals in a given site. Because detectability may systematically vary between sites (e.g. among habitats), our analyses accounted for such variations to make reliable inference about the biological system studied. Contrary to previous studies (Gaston et al. 1999), we assumed variations of magpie detection when estimating parameters of dynamic. We use an innovative capture-recapture method to estimate population dynamic parameters accounting for variable detectability, using presence-absence data (Mckenzie 2003).

METHODS

Magpie sampling

A breeding bird survey (BBS) was started in France in 1989, following a method inspired from an United Kingdom BBS (Sauer et al. 1997). The sampling method is based on skilled ornithologists who volunteer to count all bird species (in a standardized way) at the same sites over several years (Julliard and Jiguet 2002). In the same morning, each observer counts birds (visible individuals and singers) at 10 fixed locations (plots being at least 300m apart) during 5min intervals. The plot is visited twice a year (within April to mid-June). To be valid for temporal comparison, the count must be repeated on approximately the same date (± 7 days), the same time of the day (± 15 min within 1-4 h after sunrise), and by the same observer, each year. For a given point count, the maximum of the two annual visits were considered. Before 2000, the distribution of observers in France was not uniform across both regions and habitats (Julliard et al. 2003), therefore sampling should not be representative of the country as a whole during 1989-2000. Because of this lack of formal sampling procedure, our findings based upon this historical data are to be used with caution. A total of 151 roads (of 10 plots) were visited on average every 6.2 years between 1989 and 2001. After 2001, BBS coverage was extended to a large part of France. The 10 fixed locations are evenly distributed within a $2 \times 2 \text{ km}^2$ permanent square, that has been randomly selected. Such random selection ensured the survey of varied habitats (including farmland, forest, suburbs and cities). A total of 827 squares were visited on average every 2.6 years between 2001 and 2005. The large sampling coverage from 2001 onwards enables description of the magpie spatial dynamic.

A capture-recapture approach to study population dynamic

Basically, occupancy of a given species is measured as the proportion of occupied sites sampled. Because the investigator can never confirm the absence of magpie due to its imperfect detection, this approach could sound naïve. We apply a capture-recapture approach using BBS from 2001 to 2005 that corrects dynamic estimators by detection. The BBS sampling scheme based upon Pollock's robust design, is usually restricted to mark-recapture studies with temporal replicates (Pollock 1982). Robust design relies on two nested time-scale samplings. The visit to presented squares each year represented the primary period ($n=5$). Within each primary period, the 10 locations of a square are called secondary sampling. The use of spatial replicates instead of temporal ones enables an alternative approach for BBS sampling. Locations are sufficiently close together to assume no change in magpie square occupancy during each spring. In fact, as breeding pairs and non-breeders magpies are territorial from March to July (Birkhead 1991), individuals rarely move outside the territory for nesting and feeding during this period. Consider the detection history: 1100001000 0000000000 0001001001 where '1' denotes detection and '0' no detection. We assume no false detection of magpies when absent. It indicates that magpies are detected three times during secondary sampling of primary period 1 and 3 but not detected within period 2. The apparent absence of magpies during period 2 may either be due to the lack of detection among the 10 plots, or to genuine absence (i.e. due to local extinction after primary period 1), followed by recolonisation between period 2 and 3.

Parameters of the spatial dynamic

For our purposes, we use occupancy as an alternative state variable to abundance. Using notation of McKenzie (2003), occupancy at year t (ψ_t) is the probability that a square is occupied by magpies and (p_t) is the probability to detect magpies given their presence during one square sampling occasion (secondary sampling). If robust design supposes the population of each square is closed during spring visits, site occupancy can change over the years and therefore introduce two additional parameters. Let (ϵ_t) be the probability that a square occupied at year t become vacant at $t+1$ (local extinction) and let (γ_t) be the probability that a square vacant at year t is

occupied by the species at t+1 (local colonization). As shown by Eq.1, a mechanistic relationship that links occupancy rates from one year to the next is useful to make inferences:

$$\Psi_t = \Psi_{t-1}(1-\varepsilon_{t-1}) + (1-\Psi_{t-1})\gamma_{t-1} \quad (\text{Eq.1})$$

Then the rate of change in occupancy rate (λ_{t-1}) from years t-1 to t describes species range expansion or contraction by analogy with population size variations:

$$\lambda_{t-1} = \Psi_t (\Psi_{t-1})^{-1} = 1 - \varepsilon_{t-1} + \gamma_{t-1}((\Psi_{t-1})^{-1} - 1) \quad (\text{Eq.2})$$

So, the mean magpie occupancy rate of change ($\bar{\lambda}_{2001-2005}$) is calculated over four year intervals and is compared along gradients or between habitats.

Landscape data sources

We test basic hypotheses about the influences of the matrix of habitat and their conversion towards man-dominated landscapes on the magpie spatial dynamic. Land descriptions are provided by two independent databases, the BBS and the TERUTI sources. For each BBS point count, the surroundings within a fixed 100m radius are classified by observers as belonging to one of a standardised list of habitats. This list is organized into a standardized 4-levels land use description, inspired from the one developed by the British Trust Ornithologist (Crick 1992). In this paper, we only use the first level of this habitat description. The first level is a coarse division into 4 main habitat categories: farmland, semi-natural, urban and a last class comprising all other habitat types, such as wetlands and bare rock. Habitat type is defined at the square level if the same habitat was encountered in at least 6 of the 10 sampling locations of a square. A total of 214 squares are thus classified as semi-natural habitats ‘SN’ (forest 66%, scrub 16% and marshland 18%), 553 into farmland ‘F’ and 60 into human settlements ‘HS’. Magpies are missing from wetlands and bare rock habitats. In addition, the rate of land conversion is provided by TERUTI land cover database (Agreste Chiffres et Données Agriculture, 2003). TERUTI is a landscape statistical survey, developed for land-use estimation throughout space and time for all of France. It is achieved through a systematic description covering the whole territory with 15,500 cells of 2x2km². For our purposes, land cover is given for 1992 and 2002. In each cell, 36 fixed sample points are surveyed each year and assigned a physical

classification, including Proportion of Artificial Land ‘PAL’. PAL includes urbanized areas as well as any other human settlements (e.g. parking, roads, artificially altered land, green parks).

In order to quantify artificialisation over the 10 years, the proportion of artificial categories among each of the sample points in each cell is processed both in 1992 and 2002. We then calculate the maximum of the absolute value of change as an index of habitat artificialisation ‘LA’.

Since the TERUTI and BBS plots were designed independently, they are not always aligned. Therefore the kriging interpolation technique is used to adapt artificialisation measures to the BBS plots distribution. The interpolation technique provides the best linear unbiased estimator of artificialisation on BBS plot (Ashraf et al. 1997). TERUTI offers the first opportunity to question landscape influences in magpie range expansion on a large scale, using a metric of ecological conditions rather than a geographic urban-rural gradient.

Spatial dynamic modeling

Species detection history is modeled through a series of probabilistic parameters presented in McKenzie (2003) but not detailed here. Recently, similar approaches have been developed by Nichols and coworkers (1998) at the species community level and by Barbraud (2003) in a meta-population study. An important assumption of modeling is parameter consistency among squares in a given year at any given time to reduce heterogeneity, which can lead to biased estimates. As the magpie is a well-known species, detection heterogeneity among observers should be reduced (McKenzie 2003). Further, square-specific covariates may account for some forms of heterogeneity. Occupancy, extinction, colonisation and detection for a given habitat are thus modeled as a linear-logistic function of continuous variables ‘PAL’ and ‘LA’ in a multiple-season model. For instance, extinction in a given habitat x (ε_x) is estimated using the following relationship:

$$\text{logit}(\varepsilon_x) = \log\left(\frac{\varepsilon_x}{1-\varepsilon_x}\right) = \beta_x + \beta_{x1} * PAL_{2002} + \beta_{x2} * LA$$

where β_x is the intercept parameter for habitat x and where β_{x_1} and β_{x_2} are the model coefficients to be estimated for 'PAL' (in 2002) and 'LA' (between 1992 and 2002) site-specific covariates. Non-linear relationships between parameters and covariates are also examined by creating 5 categories of 'PAL' and 5 of 'LA' imputed as groups in the model. For 'PAL', successive categories of equal width intervals are defined (except for the last one which was extended to the upper limit value) which allow an evenness of sampling effort into categories. The classes of 'PAL' are $[0;0.07[$, $[0.07;0.14[$, $[0.14;0.21[$, $[0.21;0.28[$ and $[0.28;1.00]$. Similarly, classes of the Land Artificialisation are $[-0.020;0.000[$, $[0.000;0.015[$, $[0.015;0.030[$, $[0.030;0.045[$ and $[0.045;0.100]$. For 'LA', the first category is limited to negative values in order to precise the magpie dynamic when landscape artificialisation is reversed.

We also test for interactions between covariates as some compensatory mechanisms acting on colonisation or extinction rates can occur and may differ between habitats or along gradients. Model fitting, estimating and testing are carried out with the MARK program.

Model selection and parameter estimation

A number of nested models are fitted to the data that, step-by-step, constrained all parameters to be constant among the 5 years and habitats, as well as along PAL and LA gradients. Models are ranked using Akaike's Information Criterion (AIC; Burnham and Anderson 2002), which allows selection of the most parsimonious model from a candidate set. Models with the lowest AIC are the most appropriate to yield correct estimates. Thereafter, Likelihood Ratio Tests (LRT) are run among the nested models to isolate the most appropriate. We use a model averaging procedure to account for the uncertainty of model selection and likelihood theory to produce parameter estimates.

Measuring yearly increase rates of magpie abundance between habitats

The unit of count for the French BBS is the number of magpie individuals at a given site in a given year. The standard way of estimating the annual index of abundance (N_t) is to fit a model with the additional effects of site and year, assuming Poisson's distribution of the number of individuals and using a log-link function. Hence, the annual increase rates of magpie abundance (λ_t) are estimated as $\lambda_t = N_t * (N_{t-1})^{-1}$ from 1990 to 2005, for each of the main habitat

types (semi-natural land, farmland and human settlements). As most of the dispersal of magpie young takes place in September and October (shortly after the juveniles become independent of their parents) (Birkhead 1991), we may expect population growth in a given habitat to be influenced by emigration from adjacent areas during the same year-interval. We test for linear relationships with correlation of annual increase rates in abundance between habitats.

RESULTS

Model selection gives evidence that magpie detectability is not constant among study sites (Figure 1). On a secondary sampling location, magpie detection probability is lower within semi-natural habitat and farmland than within human settlements and shows an overall improvement with the presence of artificial areas. However, the actual magpie detection (given presence) at the level of a square is given by $[1-(1-\hat{p}_{\text{point}})^{10}]$ and so ranged between $\hat{p}_{\text{square Semi-Natural}}=1-(1-0.22)^{10}=0.92 \pm 0.10$ (se), $\hat{p}_{\text{square Farmland}}=0.96 \pm 0.10$ (se) and $\hat{p}_{\text{square Human Settlement}}=1.00 \pm 0.20$ (se). As a consequence we found ‘naïve’ values of magpie occupancy were just slightly lower than corrected estimates (Table 2, probability estimates among habitats are model averaging of models 1 to 5 presented in table 1). Accounting for imperfect detection of magpies within a square, model selection indicates that local occupancy, local extinction and local colonisation varied according to landscape and habitat (table 1, weight of model $\{\psi(.)\epsilon(.)\gamma(.)p(.)\} \sim 0$ gives little support for consistency in parameters). Based on AIC criterion, the model ψ (Habitat x PAL) is strongly supported (Table 1). Our modeling shows that the proportion of sites occupied by magpies in the years 2001-2005 is positively correlated with the proportion of artificial areas (PAL₂₀₀₂) for squares established on farmland and within semi-natural habitats (Figure 2). Within human settlements, all squares are saturated with magpies (100% of sites occupied regardless of PAL class). Secondly, selection supports models in which local extinction probability of the magpie (2001-2005) is negatively related to the rate of landscape artificialisation (LA₁₉₉₂₋₂₀₀₂) rather than the degree itself ‘PAL₂₀₀₂’ (LR test Models 5-7: χ^2 -square=0.1, p=0.71) (Figures 3). Although local extinction probability is higher in semi-natural habitat and on farmland than in human settlements, differences between habitats are not

significant (LR test Models 5-8: χ -square=6.6, $p=0.15$). Finally, colonisation is found to be a function of habitat and positively correlated to the proportion of artificial areas (LR test Models 2-3: χ -square=2.3, $p=0.13$ and LR test Models 3-4: χ -square=4.0, $p=0.05$).

By using magpie occupancy estimates in 2001, we can determine the proportion of squares occupied in years 2002-2005. In fact, sites occupied in year 2002 are a combination of occupied sites in 2001 (where the species became locally extinct), and unoccupied sites colonised by magpies (equation 2). Then, equation 1 enables us to produce annual rates of change in occupancy from 2001 to 2005. Although local occupancy probability did not vary globally on sampled squares in France ($\bar{\lambda}_{2001-2005} \sim 1$), results suggest contrasting spatial trends among habitats and along the gradients (Figures 4). Over the study period we observe an upward trend in magpie occupancy (net colonization) for squares located in artificial areas, which were recently transformed. This is consistent with our expectations. Conversely, a downward trend (net extinction) is recorded in low artificial squares and for those in which artificialisation was reversed in years 1992-2002 (this reversion mainly concerns conversion of non natural lawns to grassland).

Finally, the abundance of French magpie populations has shown a remarkable increase from 1989 to 2005 in human settlements, while decreasing on farmland and in semi-natural habitats (Table 3). We observed significant linear relationships between annual growth rates in abundance of the three habitats. Variations of growth rates between farmland and semi-natural are positively correlated. More surprisingly, rates between human settlements and both the other habitats are negatively correlated.

Discussion

Our study used new developments in capture-recapture methods, developments that account for imperfect detection of magpie presence when estimating parameters. We demonstrate that species detection at the level of point count increased along gradient of urbanized landscapes (Fig.1) and varied among habitats. As local magpie densities are generally high in urbanized landscapes (Jerzak 2001), increasing densities should have positively influenced species detection (Royle et al. 2005). Overall we found 'naïve' values of magpie

square occupancy were just slightly lower than corrected estimates. It suggests that correction by detection was not necessary (in our case) to produce unbiased comparisons. But in any case, the assumption of consistency in species detectability is restrictive because it is not always practical and must be tested.

Dynamic of magpie distribution in relation to landscape urbanisation

Based on a modeling approach that assumes imperfect magpie detection, we produce estimates of local colonisation, local extinction and resulting changes in occupancy rate. Overall, our results showed that the mean occupancy of magpies in France was constant over the study period ($\bar{\lambda} \psi_{2001-2005} \sim 1$). But stationarity in mean occupancy allowed study sites to be colonised and to be left successively throughout the years. Modeling is based on a priori hypothesis about likely sources of variation in parameter probabilities. It permits us to investigate several hypotheses about plausible spatial responses of magpies to land artificialisation (considered closely related to the urbanisation process). A selection of models show that changes in occupancy are not random but strongly influenced by the proportion of urbanised area, the rate of urbanisation and the matrix of habitat. The set of selected models confirms the ongoing and rapid expansion of magpie populations in urbanised landscapes, which become closer to humans. Expansion is improved in dense and moderate urbanised landscapes (with proportion of artificial area >21%) and is strengthened in farmland and human settlement habitat matrices. Contrary to expansion, the contraction of magpie distribution in low urbanised areas, and especially in semi-natural habitat, was unexpected. Magpies particularly decline in places where the urbanisation has been reversed between 1992 and 2002 (Land artificialisation <0). Although the magpie is a widespread and generalist bird species, these opposite spatial dynamics emphasize current differences in the occupancy states between habitats. Ongoing changes in occupancy mean that French populations shift slowly towards urbanised environments, while the species is disappearing from countryside. These rapid changes in distribution indicate that the magpie dynamic is related to urbanisation rather than a response to something affecting most or all of its range (e.g. climate change). On a larger scale, European monitoring shows that some magpie populations are either stable or slightly declining in some countries (Birdlife 2004).

Figure 3 allows insight into the spatial mechanisms that drive changes in occupancy state. Logically, both local extinction and local colonisation of magpies are affected. As the proportion of urbanised areas increased, so did local colonisation, while local extinction decreased. Urbanised areas thus improve the chances of the magpie to establish itself in a new (formerly vacant) site, as well as a chance to persist in this environment in the future. However, modeling also gives evidence that persistence during the 2001-2005 period is more dependent on the intensity of urbanisation dynamic between 1992 and 2002 rather than its level in 2002. This result implies that magpie populations could have taken advantage of recent urbanisation when compared to old conversion of land occurring prior to 1992. This finding is in agreement with a long-term study (1927-1987) carried out in the city center of Zielona Gora, Poland (Jerzak 2001). Magpie population increased the fastest in areas where urban revitalisation or renovation occurred. Finally, our results suggest that the level of colonisation also varied among habitats and with the presence of an urbanised area. The lack of colonisation by the magpie within semi-natural habitats may explain the decrease in occupancy level of this habitat between 2001 and 2005 ($\bar{\lambda} \psi_{\text{semi-natural}} = 0.95 \pm 0.01$ (se)).

Likely proximate causes of magpie spatial dynamic

A number of general assertions are commonly made about population parameters driving colonisation, extinction and related occupancy patterns (Pulliam 1988, Hanski 1999, Gaston et al. 2000, Gaston and Blackburn 2002). Using literature and knowledge of demography and behavior of the European magpie (Birkhead 1991), we detail likely causes of variations in occupancy. Not surprisingly, positive relationships between mean local abundance and occupancy constitute a well-known ecological pattern for any given species or those in a taxonomic group (Lawton 1993). The intra-specific abundance-occupancy relationship has been documented for the magpie in Britain on a large scale (Gaston et al. 1999): showing a positive correlation between abundance and occupancy on farmland and in woodland. As higher magpie densities have more often been found in urban habitats than in rural settings (Jerzak 2001), such a relationship must explain the observed increase in occupancy along the gradient of urbanised areas. Species with low local densities also tend to experience high level of local extinction

(Hanski 1982). Our findings are consistent with such hypotheses. The magpie exhibited the highest level of extinction during 2002-2005 period in case of patchily distributed populations (i.e. with low level of occupancy in 2001). This relationship is observed as we compare either the dynamic between habitats (Tab.1 and Fig.3) or along the urban-rural gradient (Fig. 2 and 3). The numbers of local extinctions are also prone to be reduced with the high dispersal abilities of individuals because local populations may be rescued by immigration. This implies that local populations would be connected, but information on dispersal abilities of magpie individuals are lacking at the level of landscape and among habitats. Birkhead and co-workers proved that the distances travelled by young magpies are among the lowest recorded for any passerine (Birkhead 1991). Pairs are also remarkably sedentary. Yet, probability of species extinction cannot be systematically reduced by the immigration and the recruitment of new individuals into a local population. Variations in magpie densities and spatial occupancy should be influenced the most by habitat quality and local human activity (Antonov and Dimitrinka 2003) through variations in survival and fecundity parameters. Overall, urban magpies have greater productivity in urban areas than in the rural part of their range, suggesting that urban population growth results from changes in urban landscapes rather than emigration. Urban magpies might survive better than those in rural areas for several reasons that are explored later (Jerzak 2001).

The growth of magpie populations in cities did not occur because individuals moved from rural to urban settings. In most areas, no magpie populations are known to undertake migration (Buitron 1988). Yet, the extent to which population densities and occupancy, in urban and non-urbanised areas, are independent is difficult to judge. One of the consequences of landscape complexity can be the source-sink dynamic produced when individuals in the same population occupy habitats of different quality. A surplus of individuals in source populations ($\bar{\lambda}_{Nso} > 1$) may 'rescue' declining populations ($\bar{\lambda}_{Nsi} < 1$) by dispersal and recruitment of birds (Pulliam 1988). In such settings, sink populations typically struggle to exist rather than thrive. In addition, natal and breeding dispersal may be a solution to regulate source populations. We may hypothesise that dispersal from city and suburb breeding populations ($\bar{\lambda}_{N \text{ human settlements } 1990-2005} = 1.13$) have contributed to maintain a constant, perhaps even enhance, non-urban magpie populations ($\bar{\lambda}_{N \text{ farmland } 1990-2005} = 0.90$, $\bar{\lambda}_{N \text{ semi-natural land } 1990-2005} = 0.92$). This implies that local

populations would have been connected, but information on the dispersal ability of magpie individuals is lacking at the level of landscape already mentioned. Correlations of annual density growth rates between habitats (from 1990 to 2005) presented in Table 3, were not consistent with such a scenario. The annual growth rate of magpie densities in human settlements is negatively correlated with the annual growth rate on farmland during 1990-2005 period (similar relationship is observed between growth rates in human settlements in semi-natural land). This relationship gives no evidence of bird movement from urbanised areas that will halt the density decline on farmland and semi-natural areas during this period. Perhaps, dispersal by diffusion (i.e. at short distance) was not sufficient enough to allow re-colonisation of formerly occupied sites. Also, breeders in urban populations may not yet have reached their carrying capacity threshold to allow natal or pre-breeding surplus dispersal towards adjacent rural habitats. In addition, suburban sprawl continually creates new breeding habitat that can be colonised by those urban magpies unable to obtain territory in densely occupied areas. Basically, investigations into dispersal and demographic traits, which compare populations from different habitats, would provide more insight into the independence between magpie populations (as has already been done for another corvid species, McGowan 2001).

Likely ecological causes of magpie spatial dynamic

To which aspects of the environment are magpie populations responding to via the processes of extinction and colonisation ? The magpie is still a generalist bird species and is able to exploit a large range of food sources (Tatner 1983, Balanca 1984). Its diet predisposes the magpie to synanthropy (Johnson 2001) and thus to colonise new man made habitats. Food source addition, like the remnants of anthropogenic food as found in cities, could influence the breeding success and other life traits of individual birds; survival of chicks, juveniles, immature and adults for example (Hogstedt 1981, Birkhead 1991). As breeders defend small territory sizes when provided with a greater availability of food in cities (pers. obs.), magpies are able to attain the highest densities in urban areas, which are also usually populated by a surplus of non-breeders. Magpies are prone to colonise newly created green space because enough resources are available but also because of the absence of competitors or predators. Urban environments particularly limit carrion crow populations and other natural magpie predators (Baeyens 1981, Buitron 1983).

In our case, the pressure of competition and predation may have been relaxed to lower magpie extinction rates with increasing artificial areas, particularly within recently urbanised areas. Another important source of bird extinction risk (for generalist species) is that of human persecution (Owens and Bennett 2000). In the U.K., the steady increase in magpie occupancy rates is associated with the decline in game keeping (Gooch et al. 1991). Britain occupancy rates rose from 0.43 to 0.80 in woodland and from 0.62 to 0.91 on farmland during the 1968-1991 period (the author's method was somewhat consistent with our naïve estimate, see Gaston et al. 1999). In France, the high extinction rate in semi-natural areas during the 2001-2005 period may be attributed to deleterious effect of hunting and trapping, which is still very frequent, (Clergeau 1997) but such impact has not yet been analysed.

Our study added a landscape perspective into the understanding of the magpie dynamic which was usually approached on a local scale (Jerzak 2001). Additionally, spatial modeling offers new developments in population study and innovative applications of BBS monitoring. Until now, landscape ecologists have generally considered the importance of analyzing landscape pattern as a step in explaining other ecological process. In fact, we demonstrated that populations could be more sensitive to the process that generates landscape rather than to the landscape itself, which is simply a collection of structural elements at a given time. As it was successful for population modeling in our study case, we emphasize the necessity to develop the responses of such populations in relation to the landscape dynamic. Also, linking both landscape and population dynamics may provide a key perspective in understanding ecological processes that operate on a landscape scale. Finally, aspects of our study could have a direct effect on this scale of urban wildlife planning. Documenting this aspect of bird ecology in rapidly developing zones, as well as in protected areas that are surrounded by a human-dominated matrix, will provide tools to plan species conservation or management programs in a more ecological and sustainable way.

Acknowledgements:

We sincerely thank the hundreds of volunteers who took part in the national breeding bird survey to whom this paper is dedicated (STOC EPS program). This work was supported by the French ministry in charge of the environment, the Muséum National d'Histoire Naturelle, the Institut

National de Recherches Agronomiques, and the Centre National pour la Recherche Scientifique.

We thanks Andrews Bull for improving the English translation.

Figure 1: Variations in the likelihood of magpie detection given its presence from 2001 to 2005 along the gradient of artificiality, within one square sampling location. On average, magpie detection probabilities at the same level are 0.22 ± 0.01 (se) for semi-natural habitat, 0.28 ± 0.01 (se) for farmland and 0.49 ± 0.02 (se) for human settlements. Estimates are issued from the French BBS that surveyed 827 squares sampled at an average of once every 2.6 years.

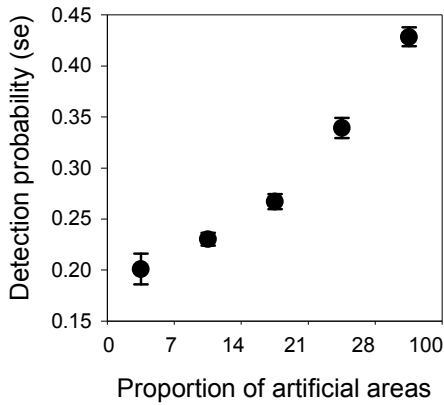


Table 1: AICc and Δ AICc values, AICc weights (w) and number of parameters (np) for various models of magpie dynamics. Models are supported by biological hypothesis. Models are ranked according to Δ .

N°	Model	AICc	Δ	w	np	Biological hypothesis about vital rates (ϵ and γ) variations
1	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{HxPAL}) p(\text{HxPAL})$	20238.4	0.0	0.25	17	Artificialisation -sp extinction and artificiality/habitat-sp colonisation
2	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{H+PAL}) p(\text{HxPAL})$	20238.5	0.1	0.24	16	Artificialisation -sp extinction and artificiality/habitat-sp colonisation
3	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{H+LA+PAL}) p(\text{HxPAL})$	20238.8	0.4	0.2	17	Artificialisation -sp extinction and landscape/habitat-sp colonisation
4	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{H+LA}) p(\text{HxPAL})$	20240.2	1.8	0.10	16	Artificialisation -sp extinction and Artificialisation /habitat-sp colonisation
5	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{HxPALxLA}) p(\text{HxPAL})$	20240.6	2.2	0.08	19	Artificialisation -sp extinction and landscape/habitat-sp colonisation
6	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{H}) p(\text{HxPAL})$	20242.2	3.8	0.04	15	Artificialisation -sp extinction and habitat-sp colonisation
7	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{PAL+LA}) \gamma(\text{HxPALxLA}) p(\text{HxPAL})$	20243.1	4.8	0.02	20	Landscape-sp extinction and landscape/habitat-sp colonisation
8	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{H+LA}) \gamma(\text{HxPALxLA}) p(\text{HxPAL})$	20243.3	5.0	0.02	22	Artificialisation /habitat-sp extinction and landscape/habitat-sp colonisation
9	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA+year}) \gamma(\text{HxPAL+year}) p(\text{HxPAL})$	20243.6	7.4	0.00	22	Habitat/landscape and year-sp parameters
10	$\psi(\text{H}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{HxPAL}) p(\text{HxPAL})$	20246.5	8.1	0.00	15	Artificialisation -sp extinction and artificiality/habitat-sp colonisation
11	$\psi(\text{H+PAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{HxPAL}) p(\text{HxPAL})$	20246.8	8.5	0.00	16	Artificialisation -sp extinction and artificiality/habitat-sp colonisation
12	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{C}) \gamma(\text{HxPAL}) p(\text{HxPAL})$	20247.5	9.1	0.00	16	Constant extinction and artificiality/habitat-sp colonisation
13	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{HxPALxLA}) \gamma(\text{HxPALxLA}) p(\text{HxPAL})$	20248.6	10.2	0.00	26	Habitat and landscape-sp parameters, but effects are different
14	$\psi(\text{HxPAL}) \epsilon(\text{LA}) \gamma(\text{PAL}) p(\text{HxPAL})$	20261.2	22.8	0.00	14	Artificialisation -sp extinction and artificiality-sp colonisation
15	$\psi(\text{C}) \epsilon(\text{C}) \gamma(\text{C}) p(\text{C})$	20888.0	649.6	0.00	5	Extinction and colonisation are random events
16	$\psi(\text{HxPAL}) p(\text{HxPAL})$	21821.0	1582.6	0.00	12	No extinction and no colonisation
17	$\psi(\text{C}) \gamma(\text{C}) \epsilon=1-\gamma p(\text{C})$	21273.8	1035.4	0.00	3	

Table 2: The number of squares where magpie presence is either detected or not, within the main habitats in France. Naïve occupancy (not corrected by the detection probability) is compared to corrected occupancies (NS non significant, *** $p < 0.001$).

Habitats	Magpie presence	2001 2002 2003 2004 2005					Total square number	Occupancy (SE)		Difference (p -value)
		naive	corrected							
Semi-natural lands	non-detected	14	53	73	66	106	312	0.44 (0.02)	0.46 (0.06)	NS
	detected	16	38	57	47	91	249			
Farmland	non-detected	30	70	77	73	87	337	0.77 (0.01)	0.77 (0.04)	NS
	detected	83	200	277	243	314	1117			
Human settlements	non-detected	0	2	1	3	2	8	0.95 (0.02)	1.00 (0.00)	***
	detected	6	28	39	33	43	149			

Figure 2: Variations in magpie square occupancy (2001-2005) along the gradient of artificial areas (PAL_{2002}) and among habitats. Relationships are issued from model-averaged estimates of models 1 to 5 that were presented in table 1.

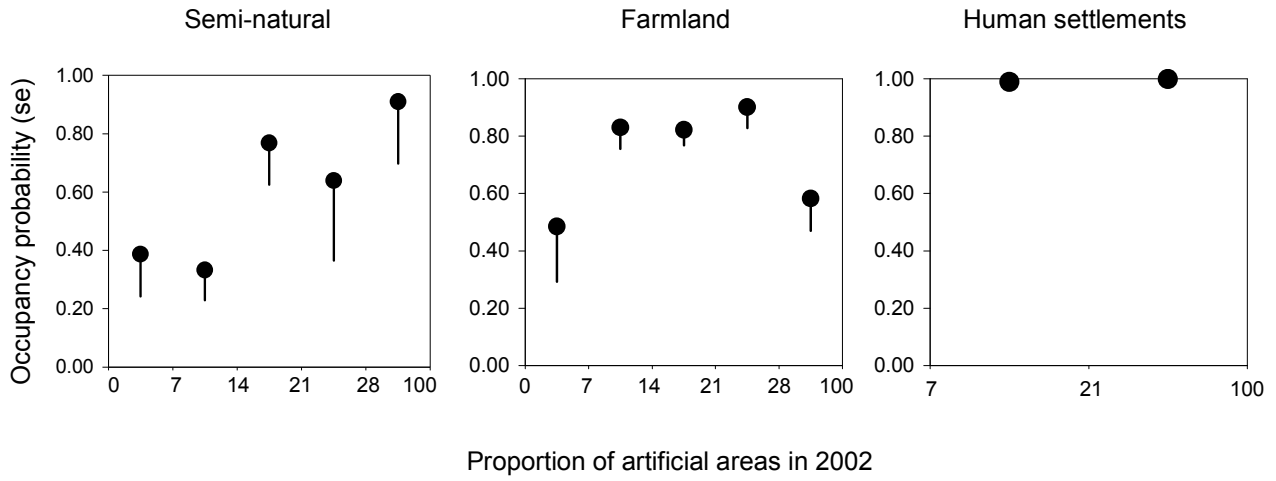


Figure 3: Local (re)colonisation and local extinction probabilities (\pm se) of magpies in sampled squares among main habitats, along the gradient of artificial areas (PAL₂₀₀₂) and along the gradient of landscape artificialisation (LA₁₉₉₂₋₂₀₀₂). Among habitats and along gradient of 'LA' values, extinction and colonisation rates are model averages of models 1 to 5 presented in Table 1. Along gradient of 'PAL' values, extinction and colonisation rates are model averages of models 1 and 2.

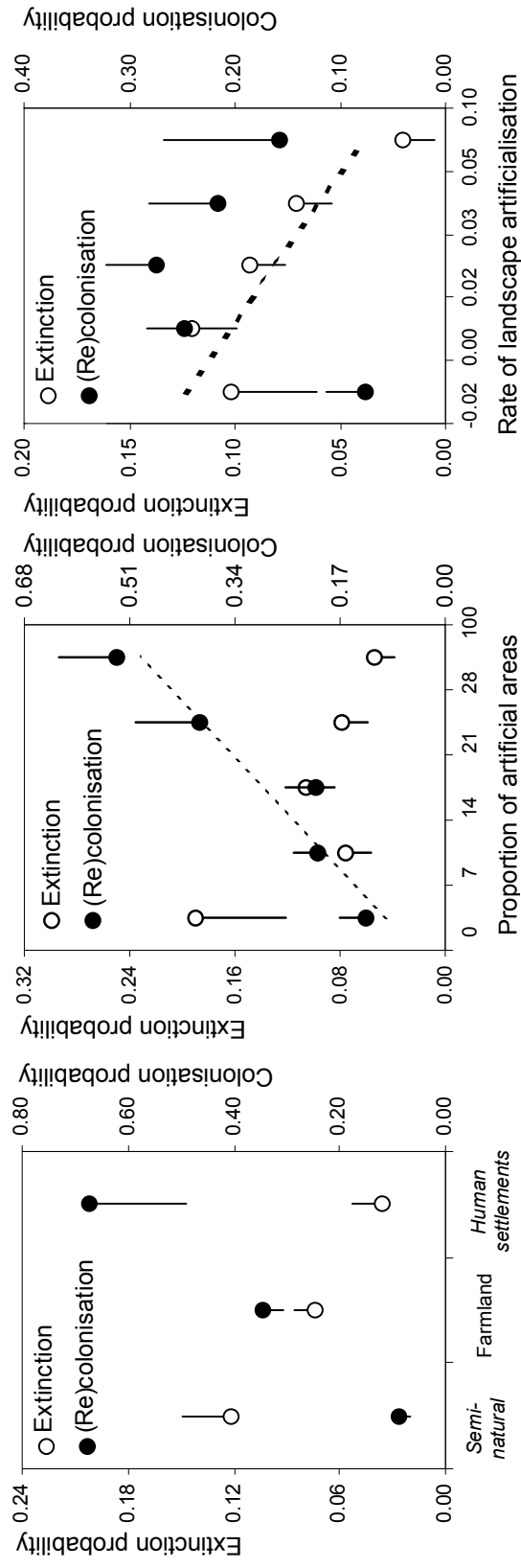


Figure 4: Mean rates of change in occupancy on sampled squares within main habitats, along the gradient of artificiality and along the gradient of landscape artificialisation (over 1992-2002 period).

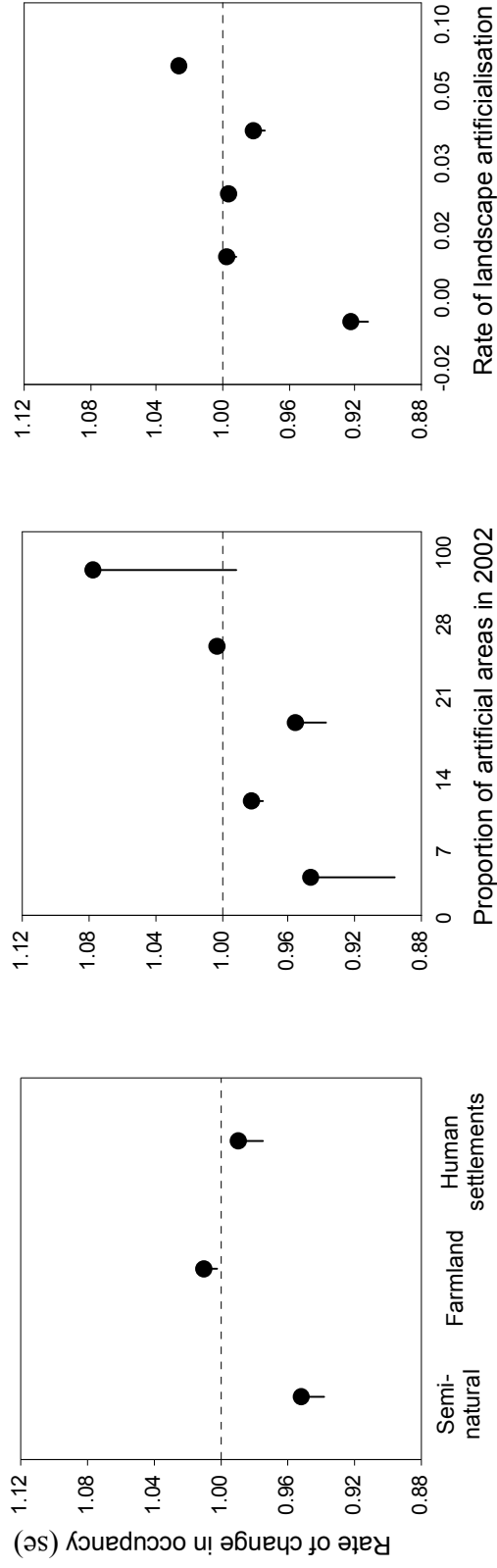


Table 3: Correlations between annual growth rates of magpie densities calculated during 1990-2005 using French BBS ($*p<0.05$, $**p<0.005$). Over study period, mean estimates in annual rates are $\bar{\lambda}_{N \text{ human settlements}}=1.13$, $\bar{\lambda}_{N \text{ farmland}}=0.90$, $\bar{\lambda}_{N \text{ semi-natural land}}=0.92$.

Correlation between growth rates	Correlation coefficients
Farmland and semi-natural lands	0.740**
Human settlements and farmland	-0.715**
Human settlements and semi-natural lands	-0.543*

Literature cited

- ACDA 2003. Agreste Chiffres et Données Agriculture. Indicateurs paysagers élaborés à partir de l'enquête sur l'utilisation du territoire (TERUTI). In, vol. 151, Ministère de l'Agriculture de l'Alimentation de la Pêche et des Affaires rurales, pp 72.
- Alberti, M. Botsford, E. and Cohen, A. 2001. Quantifying the urban gradient: linking urban planning and ecology. - In: J. M., M., Bowman, R. and Donnelly, R. (eds), Avian Ecology in an Urbanizing World. Norwell, MA, Kluwer Academic Publishers, pp 68-85.
- Alberti, M. 2005. The Effects of Urban Patterns on Ecosystem Function. - International Regional Science Review 28:168-192.
- Antonov, A. and Dimitrinka, A. 2003. Small-scale differences in the breeding ecology of urban and rural Magpies *Pica pica*. - Ornis fennica 80:21-30.
- Ashraf, M. Loftis, J. C. and Hubbard. K. G. 1997. Application of geostatistics to evaluate partial weather station. - Agriculture and forest meteorology 84:255-271.
- Baeyens, G. 1981. Magpie breeding success and carrion crow interference. - Ardea 69:125-139.
- Balanca, G. 1984. Diet of a magpie (*Pica pica*) population. - Gibier Faune Sauvage 3:37-61.
- Barbraud, C. Nichols, J. D. Hines, J. E. et al. 2003. Estimating rates of local extinction and colonisation in colonial species and an extension to the metapopulation and community levels. - Oikos 101:113-126.
- BirdLife, I. 2004. Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status. In, Birkhead, T. 1991. The magpies. - London T&AD Poyser Ltd.
- Blair, R. 2001. Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the U.S. - In: Lockwood, J. L. and McKinney, M. L. (eds), Biotic Homogenization. Norwell MA, Kluwer Academic, p 33-56.
- Blair, R. 2004. The effects of urban sprawl on birds at multiple levels of biological organization. - Ecology and society 9
- Buitron, D. 1983. Variability in the responses of Black-billed Magpies to natural predators. - Behaviour 87:209-236.
- Buitron, D. 1988. Female and male specialization in parental care and its consequences in black-billed magpies. - Condor 90(1):29-39.
- Burgman, M. A. Ferson, S. and Akcakaya, H.R. 1993. Risk Assessment in Conservation Biology. - London; New York: Springer.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, Second Edition edn. -
- Clergeau, P. 1997. La gestion des oiseaux à risques. - In: Clergeau, P. (ed), Oiseaux à risques en ville et en campagne. Paris, INRA, pp 7-24.
- Clergeau, P. Croci, S. and Jokimaki, J. 2006. Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes. - Biological conservation 127:336-344.
- Clinchy, M. Haydon, D. T. and Smith, A. T. 2002. Pattern does not equal process: what does patch occupancy really tell us about metapopulation dynamics? - American Naturalist 159:351-362.

- Crick, H. Q. P. 1992. A bird habitat coding system for use in Britain and Ireland incorporating aspects of land-management and human activity - *Bird study* 39:1-12.
- D'Antonio, C. and Meyerson, L. A. 2002. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: a synthesis. - *Restoration Ecology* 10:703-713.
- Diamond, J. M. 1989. The present, past and future of human-caused extinctions. - *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 325(1228):469-476.
- Gaston, K. J. Blackburn, T. M. and Gregory, R. D. 1999. Intraspecific abundance-occupancy relationships: case studies of six bird species in Britain. - *Diversity and Distributions* 5:197-212.
- Gaston, K. J. Blackburn, T. M. and Greenwood, J. J. D. 2000. Abundance and occupancy relationships. - *Journal of Applied Ecology* 37:39-59.
- Gaston, K. J. and Blackburn, T. M. 2002. Large scale dynamics in colonisation and extinction for breeding birds in Britain. - *Journal of Animal Ecology* 71:390-399.
- Gooch, S. Baillie, S. and Birkhead, T. 1991. Magpie *Pica pica* and songbird populations. Retrospective investigations of trends in population density and breeding success. - *Journal of Applied Ecology* 28:1068-1086.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of Regional Distribution: The Core and Satellite Species Hypothesis. - *Oikos* 38:210-221.
- Hanski, I. A. 1999. *Metapopulation ecology*. - Oxford Press.
- Hogstedt, G. 1981. Effect of additional food on reproductive success in the magpie (*Pica pica*). - *Journal of Animal Ecology* 50(1):219-229.
- Jerzak, L. 2001. Synurbanization of the magpie in the Palearctic. - In: Marzluff, J. M., Bowman, R. and Donnelly, R. (eds), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, Massachusetts, Kluwer Academic, pp 403-425.
- Johnson, R. F. 2001. Synanthropic birds of North America. - In: Marzluff, J. M., Bowman, R. and Donnelly, R. (eds), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, Massachusetts, Kluwer Academic, pp 49-67.
- Jokimaki, J. Kaisanlahti-Jokimaki, M.-L. Sorace, A. et al. 2005. Evaluation of the "safe nesting zone" hypothesis across an urban gradient: a multi-scale study. - *Ecography* 28:59-70.
- Julliard, R. and Jiguet, F. 2002. Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. - *Alauda* 70:137-147.
- Julliard, R. Jiguet, F. and Couvet, D. 2003. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? - *Global Change Biology* 10:148-154.
- Lawton, J. H. 1993. Range, population abundance and conservation. - *Trends in Ecology and Evolution* 8:409-413.
- Marzluff, J. M. 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds. - In: Marzluff, J. M., Bowman, R. and Donnelly, R. (eds), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, Massachusetts, Kluwer Academic, pp 19-47.
- McGowan, K. J. 2001. Demographic and behavioral comparisons of suburban and rural American Crows. - In: Marzluff, J. M., Bowman, R. and Donnelly, R. (eds), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, Massachusetts, Kluwer Academic, pp 365-381.

- McKenzie, D. I. Nichols, J. D. Hines, et al. 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. - *Ecology* 84:2200-2207.
- McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. - *Biological conservation* 127:247–260.
- Nichols, J. D. Boulinier, T. Hines, J. E. et al. 1998. Estimation rates of the local species extinctions, colonization, and turn-over in animal communities. - *Ecological Applications* 8:1213-1225.
- Owens, I. P. F. and Bennett, P. M. 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. - *PNAS* 97:12144-12148.
- Pollock, K. H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. - *Journal of Wildlife Management* 46:752-757.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. - *American Naturalist* 132:652-661.
- Royle, J. A. Nichols, J. D. and Kéry, M. 2005. Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. - *Oikos* 110:353-359.
- Sauer, J. R. Hines, J. E. and Gough, G. 1997. The North American Breeding Bird Survey Results and Analysis. In, 96.4 edn, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, MD
- Shea, K. and Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. - *Trends in Ecology & Evolution* 17:170–176.
- Sukopp, H. Numata, M. and Huber, A. 1995. Urban Ecology as the Basis for Urban Planning. - The Hague SPB Academic Publishing bv.
- Tatner, P. 1983. The diet of urban magpies. - *Ibis* 125(1):90-107.

ARTICLE B-2

**RESPONSES OF SONGBIRDS TO BLACK-BILLED MAGPIE
REGULATION IN URBAN HABITAT**

CHIRON AND JULLIARD.

Accepte avec modifications, Journal of Wildlife Management

FRANÇOIS CHIRON, MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE. UMR 5173 MNHN
CNRS, 55 RUE BUFFON CASE 51 75005 PARIS, FRANCE

ROMAIN JULLIARD, MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE. UMR 5173 MNHN
CNRS, 55 RUE BUFFON CASE 51 75005 PARIS, FRANCE

Abstract: Bird communities change in response to urbanization, becoming a challenge for conservationists. Our paper deals with the consequences of the black-billed magpie (*Pica pica*) recent increase in European cities, which becomes the main bird nest predator in many urban parks, yet its impact remains disputed. We test predator role in the limitation of post-fledgings and adult numbers of 10 common songbird species. Before-after control treatment experimental magpie removal was settled in the suburbs near Paris-France during 3 year study. We also compared the productivity and the relative densities between urban and rural habitats for 14 songbirds. We show that magpie had very limited effect on songbird productivity, even for sensitive species to predation by corvids. Yet, there was evidence that non-territorial species were attracted to places where magpies were removed. Removal could thus modify habitat selection for foraging that may be explained by predator avoidance. Overall, characteristics of urban habitat could much more explained variations of productivity and densities of songbirds rather than magpie predation. Results suggested that control of magpie should not be required in this context. But monitoring of prey-predator interactions should be required to drive decision making in the future.

Journal of Wildlife Management 00(0):000-000;20XX

Key words: before-after control treatment, black-billed magpie, experiment, France, *Pica pica*, predator control, songbird productivity, urbanization, wildlife

Urbanization has been perceived as a new context to investigate major and original questions in ecology (Alberti et al. 2003, McDonnell and Pickett 1990). In addition, as conservation and management of nature in cities is required for human well-being, identifying ecological processes related to urbanization is obviously crucial for a given species (Blair 2004). One of the main effect of anthropogenic pressure is changes in species composition or abundance of their predator, their competitor and their parasites populations (Marzluff 2001, Sukopp et al. 1995). These ongoing changes are due to the release of alien or domestic species, and to the colonisation of urban habitat by indigenous species that are able to expand their range. In many cases, small predator species are favoured because of predation release from larger ones (Soulé et al. 1988) to the point that they became more abundant than in their native habitats (Marzluff et al. 1994). In addition, the regulation observed in natural habitat between predators and their prey may not occur in urban area where predator may reach high density because of anthropogenic food source. This can maintain unsustainable predation rate on their natural prey species (Smith and Quin 1996). Further, several studies suggest that the risk of predation is increased by

habitat fragmentation which is typical of urban landscape (Chalfoun et al. 2002). Hence impact of predators in urban areas may be higher than in natural ones. Such environmental conditions may thus not be considered as a 'safe nesting zone' for birds compared to the countryside (Gering and Blair 1996).

The black-billed magpie (*Pica pica*) is currently increasing in suburbs. This generalist predator has become abundant in western European cities during the last 50 years (Jerzak 2001) as other corvids throughout the world (Gregory and Marchant 1995, Jokimaki and Huhta 2000, Marzluff et al. 1994, Soh et al. 2002). Such increase is facilitated by the ability of magpies to build nests in planted trees as well as on man-made structures (Birkhead 1991). In addition, magpies suffer less from predation on their own nest and competition from other species in urban landscapes than in the surrounding countryside (Balanca 1984a). The magpie is able to find suitable food in small vegetation patches and to exploit anthropogenic food remains (Jerzak 2001). It is also a nest predator in natural landscapes (Timsit and Clergeau 1998) as well as in urban landscapes. But its impact on prey population persistence remains disputed. On one hand small birds constitute a little part of its diet (less than 2% contrary to invertebrates 80%, but it is an underestimate because there is remains of eggs taken at nest by magpies in diet, Balanca 1984b). On the other hand, its rapid population increase (and its recent density) in urban habitats may have detrimental effects on prey population dynamics because the extinction risk of short lived species, like passerines, is expected to be highly sensitive to productivity parameter (Krebs 2001). Finally, the increase of species extinction rate might lead to the decrease in species richness.

Most studies have monitored the success of natural or artificial nests to assess the impact of nest predation (Jokimaki et al. 2005). But several problems are associated with these methods (Bataary and Baldi 2004, Burke et al. 2004, Faaborg 2004). As predation pressure is known to be high until the independence of fledglings (Newton 1998), nest failure rates may underestimate the effect of predation. The number of fledged juveniles is therefore a more reliable estimate of the overall effect of predation on productivity than nest success because it takes into account the available surviving part of young after predation. To test effect of magpie predation on the numbers of young produced and the numbers of adult songbirds, we experimentally reduced magpie density. Our results are thus based on a 'before-after control-treatment' experimental design (Williams et al. 2002). First, we tested the prediction of a negative impact of magpies on the post-fledging number of songbirds in suburban environment, which should be more pronounced for open-nesting species

compared to hole-nesters (Newton 1998). Second, we compared the relative density of the studied prey species between urban and rural habitats at a large scale during 3 years. Finally, we tested if the variations of relative densities of songbirds in urbanized habitats compared to rural are correlated to their productivity variations. Results provide insight into the understanding of the overall magpie impact on songbird populations in urban areas and into the usefulness of predator control in this context.

STUDY AREA

Fifteen study sites were chosen in the surroundings of Paris, France, situated as far as 53.5 km from the town center ($\bar{x}=24.2 \pm 4.6$ (SE) km). We divided pool of sites into two groups according to their densities of magpies (see methods below). Group A included those with low density or absence of magpie (n=11 different sites). One site was surveyed three years, 6 sites were surveyed 2 years and 4 sites were surveyed one year between 2003 and 2005. They were distributed in agricultural or semi-natural landscapes with low level of urbanisation and low human frequentation in the close surroundings. Vegetation layers were primarily bushes or scrubs, undergrowth and marsh. Group B included 4 different urban sites (Courneuve, Ile-Saint-Denis, Sausset and Villetaneuse, respectively abbreviated Ce, ISD, St and Ve) where mean density of magpie reaches 1.3 adults.ha⁻¹ (LPO 2001). This is an extremely high density (Birkhead 1991, Jerzak 2001) although typical of urban parks in the suburbs surrounding Paris (Chiron, pers.obs.). They consist of large mown grass patches, with bushes and trees providing nesting covers for songbirds. They are surrounded by a populated urban matrix (5855 inhabitants.km⁻² in 1999, <http://www.insee.fr>). Their area ranged from 12.5 to 450 ha. From 2003 to 2005, 2 sites (Courneuve and Sausset) were surveyed three years and the 2 others were surveyed two years.

METHOD

Songbird population monitoring

First, we use captures by mist-nets to estimate the number of adults and post-fledged juveniles (Svensson 1992), and thus proportions of juveniles among banded individuals of a given species on a given site in study area from 2003 to 2005. As the proportion of juveniles should be correlated with local nestling success (Bart et al. 1999, Newton 1999, du Feu and McMeeking 2001), it provides an estimate of post-fledging-productivity.

Netting is standardised following the French Constant Effort Site method (Julliard et al. 2003). Each captured bird is identified as adult or juvenile and banded with individually numbered metal rings allowing further identification, thus avoiding double counting. The number and placement of mist-nets are fixed within a trapping site as the number and date of trapping session (three to five, between May and mid-July).

Second, we use the French Breeding Bird Survey (Julliard and Jiguet 2002) to compare the relative density of songbirds in urbanized landscapes and in other landscapes from 2001 to 2004. For this type of survey, visible individuals and singers are counted during a fixed period of 5 minutes by the same observer on permanent plots. These plots are randomly chosen ensuring that sampled habitats are representative (Jiguet 2001). Skilled observers are asked to count breeding birds and to describe habitats according to a classification of five coded categories: human settlement, forest, scrub, natural open land and farmland. The relative density of a given species in a given habitat is calculated as the number of individuals counted divided by the number of points sampled in that habitat. We restrict analyses to the Atlantic biogeographic zone that encompasses netting study area.

Magpie experimental removal (Figure 1)

We study variations of prey parameters (numbers of adults and juveniles captured and the post fledging productivity) in response to magpie experimental reduction from 2003 to 2005 using the Constant Effort Site method described above. The experiment is based on a ‘before-after control-treatment’ design conducted in two urban sites (Courneuve and Sausset). Each site included one control and one magpie removal plots set close each others (mean distance of 600m). Design allowed simultaneous comparisons of prey parameters of the treatment vs control plots (4 total) when reduction occurred in 2005. Monitoring of songbird populations prior to reduction (in 2003 and 2004) avoids the effect of pre-experimental differences between control and removal plots that could be misinterpreted as signifying an impact. No other change in habitat management inside plots occurred during the study period.

Reduction and monitoring of magpie density

We attempted to reduce the number of magpies in the two removal plots during the whole songbird breeding season. We designed the period of reduction to encompass egg laying, incubation, hatching, nesting and fledging period of most songbirds. Thus, removal lasted from end of March until mid-July. In March, magpies have already set up their territories and exclude non-breeding flocks from study sites. Removals of magpie were done within a 300m radius area around the place where songbird populations were monitored. We

attempted to capture every pair of magpie using small cages with decoys. Trapping is efficient as soon as the territorial pair decide to drive the intruder (*i.e.* decoy) out of its territory. Then, one or both mates enter into the cage and is trapped. The observation of behaviour before capture and shape of external sexual parts allows to separate breeders from non-breeders (Birkhead 1991, Svensson, 1992). All magpies captured were ringed and released safe away from the study site (as far as 200km). Removal was repeated systematically when new pairs established into the removal area until July to maintain low magpie density. In addition, non-breeders were also captured to reduce population density faster inside removal areas (24% of captures). Prior to reduction, magpie density is estimated primarily on nests found in March, and secondly, according to conspicuous territorial behaviour of birds that provides the strongest evidence of the presence or location of pairs (Bibby et al. 2001). Nest record was conducted in a 300 m radius around the place where songbird populations were sampled.

Density of magpies was monitored based on point counts method that accurately measure corvid density (Luginbuhl et al. 2001). Two points of 10min at each control and removal plots (4 points per urban site) were done each week from March to July in 2005. The two points at each plot are placed to allow coverage of more than 50% of the plot area with binoculars. Control and removal plots are monitored alike to assess differences in their local densities. In addition, relative densities of other bird predators are recorded to detect any effect of ‘mesopredator release’ (Soulé et al. 1988). These predators are carrion crow (*Corvus corone*), jay (*Garrulus glandarius*), Eurasian kestrel (*Falco tinnunculus*), domestic cat (*Felis domesticus*) and red fox (*Vulpes vulpes*).

Statistical analyses

In 2005, magpie density reduction is estimated as the decrease in the number of individuals counted within removal plots relative to control ones after April using χ -sq test. Then, we estimate responses of songbirds species to experimental magpie density reduction. Only species with at least 15 individuals banded over the three years in each treatment group (control and removal plots) are selected to reduce type I error. First, we estimate variations of adult and post-fledgings banded before and after reduction relative to changes observed in control plots. We test for an interaction between the treatment groups (removal or control plots) and the density reduction of magpie in a Generalised Linear Model (GLM), using a log link function assuming Poisson distributions of the numbers of juveniles and adults caught. As removal and control plots of each site (Courneuve and Sausset) are close together, the effect of year is assumed to be identical between them. Relative changes in

individual numbers caught were tested using χ -sq test or Fischer's exact test for small samples (<200 individuals).

Second, post-fledging productivity variations between urban and non-urban group of sites are tested for the only species with at least 15 individuals banded over the three years in each site group. We assume a binomial distribution of the proportion of juveniles, among banded individuals, using a logit link function. Data of songbird sampled in 2005 within removal areas are excluded from the analysis. Comparisons of post-fledging productivity between urban and non-urban sites include multi-factorial effect of year, the date of capture and nest type. The effect of habitat is nested to site effect. Each estimate is so fitted to the effects of the year and the date of capture in a GLM. An analysis of variance (ANOVA type I) tests the presence of additive and interactive effects between factors. All statistical analyses are performed with the S-Plus software.

RESULTS

Assessing trapping efficiency on magpie density

Territory mapping carried out at the 2 urban sites (Courneuve and Sausset) before trapping indicated very high densities of breeders at removal plots as well as at control ones ($\bar{x} = 0.49 \pm 0.05$ (SE) pair.ha⁻¹). Field observations also suggested a large number of non-breeders that increase local densities but which remained difficult to number. After April, density of magpies was reduced to 42 % of the density at the corresponding control plots on average (reduced to 48% at Courneuve and to 37 % at Sausset) of the density on the 2 removal plots relative to control ones at Courneuve and Sausset (Table 1). The consequences of removing for magpies were first the expansion of territories of neighbouring pairs and then the replacement of removed pairs by former 'floaters' (i.e., individuals without territory formerly excluded by breeders and that attempt to set up for nesting).

As expected, trapping had to be conducted each time a territory was occupied to sustain low magpie density. Indeed, total bags (n=93 magpies) compared with the number of breeding pairs settled before removal (n=31 pairs) suggests that movements from outskirts was important. The numbers of other predators observed did not significantly change after magpie density reduction at Courneuve and Sausset (Table 1). Further variations of density was based on very few sightings over the study period (<20 contacts per plot).

Variations of the numbers of post-fledged juveniles and adults banded after magpie density control

The variations of parameters have been analysed for 10 songbird species (Table 2). Based on the 'Before-after control treatment' method, the overall number of post-fledged juveniles caught with mist-nets has increased after magpie density reduction in 2005. This juvenile increase occurred in open-nester populations as well as in hole-nesters (i.e. increase did not differ between them $F=0.02$; 1 df; $P=0.90$). At the species level, magpie density reduction induced the only increase of the blue tit juvenile number. For other species, there was no significant change in the number of juvenile caught (χ -sq=6.58, 7 d.f., $P=0.47$).

Overall, the number of adult caught did not differ before and after magpie reduction (Table 2). Hole- vs open- nesters have responded alike ($F=1.73$; 1 df; $P=0.20$). In detail, the blackcap was the only species for which adults were less captured after magpie removal and the long-tailed tit was the only one for which more adults were more trapped than before removal. These results proved that changes in the number of songbird banded following magpie removal were rapid but contrasted between species and age classes (significantly for blackcap, Table 2).

Comparisons of the post-fledging productivity and the relative density between non-urban and urban habitats

Thanks to the enlarged pool of sites, 14 of the 57 species sampled were selected for habitat comparisons (Table 3). Between 2003 and 2005, a total of 6,800 individuals were banded on the 15 sites. When considering all the species, there is no overall variation of mean post-fledging productivity between urban and rural habitats during three years investigation (Table 3). But differences of post-fledging productivity tended to exist among species ($F=49.12$, 12 d.f., $P<0.01$). These differences were not correlated to the species nest type (hole or open-nesters) ($F=1.18$, 1 d.f., $P=0.28$). In fact, only two species presented significant post-fledging productivity variations between habitats. The post-fledging-productivity of blackbird population was significantly lower in urbanized areas while blue tit post-fledging productivity was double in urban habitat (Table 3).

Between 2001 and 2004, 252,000 individuals were counted on 2900 point counts surveyed over an average 2.5 years. Considering these 14 species (but the reed warbler, which was not contacted in urban sites), species densities showed variations between non-urban and urban habitats (Table 4). In fact, the dunnock, the blackbird and the house sparrow populations are largely denser in cities than outside like the magpie too. Inversely,

warblers and long-tailed tit relative densities decreased. Overall the variations of species densities were not related to the variations of their post-fledging productivity values (Figure 2).

DISCUSSION

Overall, there is no evidence that magpie removal increased the breeding success of local breeders. Results showed that magpie density reduction has stimulated the numbers of adults and juveniles caught for only the long-tailed tit and the blue tit species. No significant increase was observed for open-nesters. Authors have already reported magpie predation on adult stage (Fernández-Juricic et al. 2004). Magpie is a non-specialized predator and is able to catch adults that can provide a supplementary source of protein to feed their chicks. But attacks on adults are occasional and often unsuccessful, and are unlikely to limit local songbird densities. Magpie avoidance may rather explain the selection by long-tailed tit of attractive areas where magpie density was reduced. This may also have been the case for blue tit juveniles. Fledged juveniles and adults of these gregarious species usually gather for foraging in group and may have switched from neighbouring areas to the newly-created magpie-free area. Yet, we never observed movement of juveniles or ringed adults between control and removal plots during the 3 years study. Overall, our experiment revealed that birds can react quickly to change in predator presence/absence. Magpie could play a significant role in their local spatial distribution. Besides, we can imagine that such a spatial response could be facilitated by the large surrounding matrix where magpie is omnipresent.

Contrary to previous species, the relative number of adults caught observed for the blackcap, a territorial species, within removal plots compared to control ones decreased. We may suspect that chances of being caught are related to their breeding behaviour, such as territory defence or feeding chick vary between sexes (Cézilly et al. 1996, Tavecchia et al. 2001). Hence, nest failure due to predator may have improved capturability of adults as a consequence of re-nesting for example. Adult breeders could be less prone to be captured after magpie density reduction as they could have finished more quickly to feed chicks. Bias in susceptibility to be captured could then explain these decreases. We failed to test the assumption of constant capture probability before and after magpie control for a given age class using mark-recapture method. Events of recapture were in fact too few. Among open-nesters, this hypothesis can only be supported for territorial species because

populations are considered as closed during reproduction, so avoiding bird emigration or immigration that could have explained changes in density of adults banded.

If we supposed that post-fledging number banded is correlated to young produced at nest (Peach et al. 1996, Bart et al. 1999), our conclusions are not consistent with usual positive effect of predator control on nest success (Newton 1998, Côte and Sutherland 1997). Regarding predation by corvids, correlative studies have previously suggested a negative impact on the nest failure rate of common passerines, but such studies have only been run in farmland (Andren 1992, Timsit and Clergeau 1998, Paradis et al. 2000, Stoate and Szczur 2001). Paradis and coworkers (2000) showed a positive correlation between the nest failure rates of Turdidae (blackbird and song thrush) and corvid density (magpie and carrion crow). However, this study was not able to reject the confounding effect of habitat type and time-variation on nest-failure rate. In addition, Stoate and Szczur (2001) found that removal of magpie, carrion crow, red fox, brown rat, weasel and stoat was associated with an increased breeding success of blackbird and song thrush. However, because habitat management occurred simultaneously within their study plots, their investigation was not strictly testing magpie impact.

Our most surprising result may be the absence of effect of magpie removal on blackbird productivity since this species is known to be highly vulnerable at nest to predators (Gregoire 2003). In Manchester Groom (1993) found that the blackbird suffered from predation at nest as a consequence of magpie presence. In fact, we show that blackbird productivity in suburban habitats was quite lower than productivity observed in the close countryside where magpie density is much lower. Our experiment suggests that such difference is better explained by the habitat rather than the density of magpie. The lower productivity in urban landscape was unexpected since literature provides opposite results (see Gregoire 2003). Difference may be understood by two contrasting breeding strategies of blackbird between habitats (Gregoire 2003). Gregoire described two breeding strategies in woodland and urban habitats involving longer breeding period in urban parks than in woodland from early March until the end of July, with significantly more breeding attempts per female within a year (Gregoire 2003). In our case, fledglings issued from later successful clutches were not sampled with mist-net because of the limited study period. Perhaps expanding the sampling of passerines until the end of July would have reduced the difference between urbanized and rural blackbird productivity. Yet, it is noticeable that low productivity does not seem to affect the overall blackbird urban population, which densities are much higher than in the countryside. Gregoire (2003) found higher survival in

urban populations than those living in the countryside where we found the highest productivity. Overall results seem to indicate that blackbird populations are at different equilibrium along the trade-off between demographic parameters (reproductive success and survival) in rural and urban habitats, but are able to maintain large population in both cases.

Our results suggest that high magpie density does not alter the long-term persistence of these songbirds because of the absence of impact on productivity. Further, changes found in songbird densities (between habitats in our case) were not necessarily related to productivity variations (i.e. post-fledging productivity estimator). In fact, only the blue tit would produce more juveniles and would be more abundant in urban sites, and despite having proved the negative effect of magpie presence. It could indicate the less the magpie could predate is non-significant face to other factors like habitat characteristics. In United Kingdom, large scale monitoring confirmed that population trends for these species were not related to changes in the density of magpies (Gooch et al. 1991, Thomson et al. 1998). Because the colonisation of predator is not achieved in urban areas (Gregory and Marchant 1995), interaction between prey and predator is dynamic, so that our conclusion should remain cautious. Also, Jokimaki highlighted the difficulty to make inference on process due to geographical and spatial scale dependency of observations (Jokimaki et al. 2005). Further, as we studied the most abundant species we cannot rejected hypothesis of species exclusion due to the presence of magpie.

In comparison with nest success monitoring, method based on capture by mist-nets to produce an index of productivity like the post-fledging productivity is unusual (Sutherland et al. 2004). The application of method was well appropriated in our context to study several songbird species, sometimes difficult to observe, and living in different habitats, thus improving standardization of our protocol.

However, this method may have to face some difficulties about the interpretation of the post-fledging productivity and its variations. Age ratios have been found to vary greatly among sites (Bart et al. 1999). Also, our experiment proved that the post-fledging productivity variations at one location may not be only the consequence of the fluctuations of the actual productivity but also to change in adult capturability after predator reduction.

MANAGEMENT IMPLICATIONS

Our study demonstrates that the presence of magpies has no substantial effect on common songbirds living in parks set up in suburban landscapes. So, the control of its population should not be currently required in this context. As predation risk is increasing with the

ongoing growth of magpie population living in suburbs (Lissignol-Husté 2005), the monitoring of both magpie density and songbird productivity parameter using captures was planned to facilitate decision making by urban park managers.

Trapping is commonly used to limit pest species, mainly at countryside, in France (Clergeau 1997). But as shown by magpie experimental removal, population limitation in urban context can be only achieved thanks to an intensive trapping effort, which would not be cost-effective throughout years (for info, more than 5.000 euros per park in a year). Further, because people who visit urban parks don't agree with the use of lethal methods, decision makers have to apply alternative and sustainable plans to limit populations. A recent work would confirm the importance of food brought by humans and effects of landscape dynamic on magpie densities (Chiron et al. submitted), offering new perspectives for population limitation. Limitation of food and management at the landscape scale may give the opportunity to reduce the predation risk and specially in urban context. Some studies have already proved that high nest predation rates have been regularly found in fragmented landscapes (Andren 1992), and particularly due to the dominance of edge habitats relative to interior ones (Andren and Angelstam 1988, Fahrig 1997). Some common hypotheses are that predators are more abundant in small habitat patches and fragmented landscape and are more active or more abundant in edge (Chalfoun 2002). This may be currently the case for urban parks.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Department of Seine-Saint-Denis for financial support. The national coordination of Breeding Bird Survey and Constant Effort Scheme is financially supported by the Muséum National d'Histoire Naturelle, the Centre National pour la Recherche Scientifique and the French ministry in charge of the environment. We are grateful towards the French ministry in charge of agriculture and forestry for allowing us to transport magpies after trapping. Thanks to Julien Birard, Olivier Dehorter, Pierre Fiquet, Rémy Montabard, and Maxime Zucca, the Centre Ornithologique de la Région Ile-de-France and the Ligue pour la Protection des Oiseaux, student helpers for their contribution in fieldwork. We thank Grégoire Lois and Alexandre Robert for their helpful comments on an earlier draft of this manuscript.

Figure 1. Study design chose to test magpie impact (Before-after Control-treatment) and habitat correlations (Hc) on prey parameters of a given species from 2003 to 2005. The magpie predation effect resulted from a Before-after Control-treatment (BaCt) comparison of the numbers of post-fledged juveniles and adults between control and removal areas within Courneuve and Sausset parks (Ce and St). Habitat test is issued from comparison of post-fledging productivity between urban sites (Ile-Saint-Denis ISD, Villetaneuse Ve, Courneuve Ce and Sausset St) and others set up in agricultural or semi-natural landscapes without magpie.

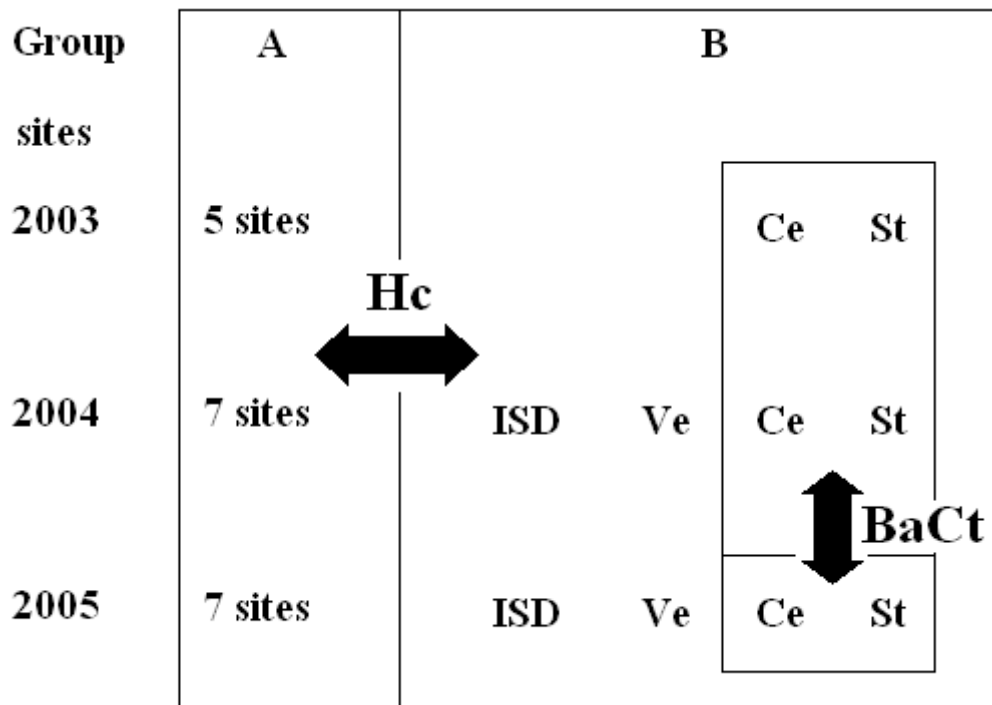


Table 1. Variations of magpies densities and changes in densities of predators other than magpie after trapping (April to June) during Spring 2005. Trends of magpie densities at removal plots (Courneuve and Sausset) shows that reduction is effective until June.

Sites	Index ¹ of magpie density at removal plots (Feb-Mar=100)				Efficiency of trapping	Index ¹ of non-magpie predator density at removal plots (Feb-Mar=100)		Predator release (<i>F</i> -test)
	Feb-Mar	Apr	May	Jun		Feb-Mar	Apr-May-Jun	
Courneuve	100	73	62	48	$\chi\text{-sq}=3.48$ 1 df; $P=0.06$	100	85	$p=1.00$
Sausset	100	44	54	37	$\chi\text{-sq}=9.47$ 1 df; $P<0.01$	100	250	$p=0.17$
Number of magpies trapped	0	41	33	19				

¹ Index variations at removal plots are relative to variations observed at control plots

Table 2. Numbers of adults and post-fledged juveniles banded before (2003 and 2004) and after magpie density reduction (in 2005) within control and removal plots (both areas are nested within Courneuve and Sausset). Variations of the numbers of individual within removal plots relative to control ones were mentioned if significant (χ -sq = χ -square stats, NS non-significant).

		Adult number		Juvenile number		Relative variations	
		before	after	before	after	Adult	Juvenile
Dunnock	control	20	13	17	7		
	removal	38	20	24	17	χ	χ
Blackbird	control	30	30	4	5		
	removal	58	30	9	8	χ	χ
Garden warbler	control	4	5	1	2		
	removal	21	9	1	13		χ
Blackcap	control	13	25	21	18		
	removal	63	36	74	95	χ	χ
Greater whitethroat	control	9	17	10	6		
	removal	17	17	49	25	χ	χ
Chiffchaff	control	5	1	21	5		
	removal	10	8	9	7		χ
Great tit	control	13	7	37	44		
	removal	7	2	22	23		χ
Blue tit	control	6	10	41	30		
	removal	1	2	4	18		χ
Long-tailed tit	control	5	2	4	5		
	removal	1	20	4	27		χ
House sparrow	control	36	30	37	45		
	removal	14	24	1	5	χ	χ
Total	control	141	140	193	167		
	removal	230	168	197	238	χ	χ

Table 3. Numbers of adults and post-fledged juveniles banded during 3 years in non-urban sites (n=11) and urban sites (n=4) leading to the estimation of Post-Fledging Productivity (PFP) in urbanized landscapes relative to others (NS non-significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$).

	Non-urban		Urban		
	Juvenile numbers	Adult numbers	Juvenile numbers	Adult numbers	
Dunnock	46	132	67	83	+70 (35) NS
Robin	234	120	14	14	-18 (41) NS
Song Thrush	21	52	6	12	+21 (71) NS
Blackbird	101	239	35	208	-72 (13) ** ($F_{1,12}=17.6$)
Garden Warbler	34	122	6	27	-49 (43) NS
Blackcap	433	413	155	122	+23 (20) NS
Greater Whitethroat	62	64	78	40	-14 (33) NS
Reed Warbler	42	188	36	224	+78 (43) NS
Willow Warbler	64	176	9	11	+35 (63) NS
Chiffchaff	210	221	49	24	+44 (35) NS
Great Tit	434	97	115	37	-36 (20) NS
Blue Tit	200	63	104	23	+105 (50) * ($F_{1,12}=6.1$)
Long-tailed Tit	59	48	28	16	+10 (58) NS
House Sparrow	24	63	83	93	+54 (38) NS
Total	1964	1998	785	934	+1 (7) NS

Only tits (*Parus sp.*) and house sparrow (*Passer domesticus*) belong to hole-nester group.

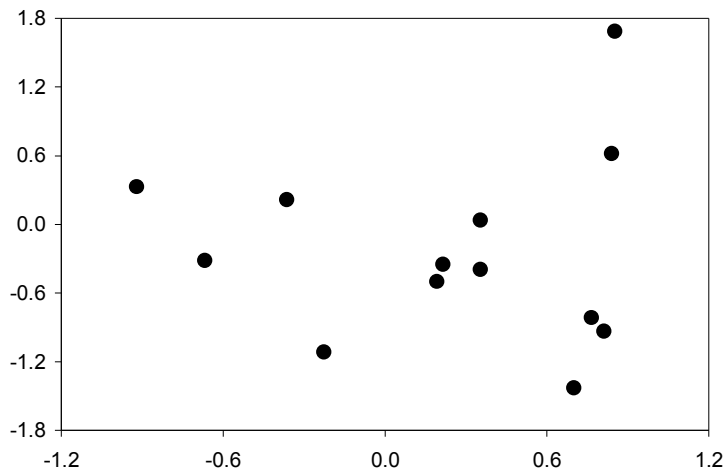
(1) PFP variations

(2) Habitat effect was tested to site effect.

Table 4. Relative densities of songbirds (including magpie and carrion crow) in urbanized areas compared to other habitats (forest, scrub, marshland and farmland) estimated from 2001 to 2004 based on French Breeding Bird Survey restricted to atlantic biogeographic zone.

Species	Relative density in urban area (%)	<i>P-Chisq</i>
Dunnock	+86	***
Song thrush	-30	***
Blackbird	+39	***
Robin	-67	***
Blackcap	-27	***
Garden warbler	-39	***
Whitethroat	-67	***
Chiffchaff	-56	***
Willow warbler	-61	***
Long-tailed tit	-33	***
Blue tit	+4	**
Great tit	+24	***
House sparrow	+441	***
Carrion crow	-44	***
Magpie	+176	***

Figure 2. Relationship between the relative density of songbirds in urbanized landscapes compared to other habitats (log-scale) calculated using data of French Breeding Bird Survey for Atlantic zone and the relative post-fledging productivity in urbanized landscapes compared to other habitats (logit-scale) estimated from Constant Effort Site during 2001-2005 period. ($r^2 < 0.01$, $P = 0.99$).



LITERATURE CITED

- ALBERTI, M., J. M. MARZLUFF, E. SHULENBERGER, G. BRADLEY, C. RYAN, and C. ZUMBRUNNEN. 2003. Integrating Humans into Ecology: Opportunities and Challenges for Studying Urban Ecosystems. *Bioscience* 53(12):1169-1179.
- ANDREN, H. 1992. Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology* 73(3):794-804.
- ANDREN, H., and P. ANGELSTAM. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. *Ecology* 69(2):544-547.
- BALANCA, G. 1984a. Determinism of reproductive success in a magpie population (*Pica pica*). *Gibier Faune Sauvage* 4:5-27.
- . 1984b. Diet of a magpie (*Pica pica*) population. *Gibier Faune Sauvage* 3:37-61.
- BART, J., C. KEPLER, P. SYKES, and C. BOCETTI. 1999. Evaluation of mist-net sampling as an index to productivity in Kirtland's warblers. *The Auk* 116:1147-1151.
- BATARY, P., and A. BALDI. 2004. Evidence of an edge on avian nest success. *Conservation biology* 18(2):389-400.
- BIBBY, C. J., N. D. BURGESS, and D. A. HILL. 2001. *Bird census techniques*. London, New-York: Academic Press. 257 p.
- BIRKHEAD, T. 1991. *The magpies*. London: T&AD Poyser Ltd. 270 p.
- BLAIR, R. 2004. The effects of urban sprawl on birds at multiple levels of biological organization. *Ecology and society* 9(5).
- BURKE, D. M., K. ELLIOT, L. MOORE, W. DUNFORD, E. NOL, J. PHILIPS, S. HOLMES, and K. FREEMARK. 2004. Patterns of nest predation on artificial and natural nests in forests. *Conservation biology* 18(2):381-388.
- CÉZILLY, F., A. VIALLEFONT, V. BOY, and A. R. JOHNSON. 1996. Annual variation in survival and breeding probability in greater flamingos. *Ecology* 77:1143-1150.
- CHALFOUN, A. D., F. R. THOMPSON, and M. J. RATNASWAMY. 2002. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation biology* 16(2):306-318.
- CLERGEAU, P. 1997. La gestion des oiseaux à risques. In: CLERGEAU, P., editor. *Oiseaux à risques en ville et en campagne*. Paris: INRA. p 7-24.
- CÔTE, I. M., and W. J. SUTHERLAND. 1997. The effectiveness of removing predators to protect bird populations. *Conservation biology* 11(2):395-405.
- DU FEU, C., and J. McMEEKING. 2001. Does constant effort netting estimate juvenile abundance? *Ringing and Migration* 12:118-123.
- FAABORG, J. 2004. Truly artificial nest studies. *Conservation biology* 18(2):369-370.
- FAHRIG, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* 61:603-610.
- FERNÁNDEZ-JURICIC, E., J. JOKIMÄKI, J. C. McDONALD, F. MELADO, A. TOLEDANO, C. MAYO, M. MARTÍN, I. IFRESNEDA, and V. MARTÍN. 2004. Effects of opportunistic predation on anti-predator behavioural responses in a guild of ground foragers. *Oecologia* 140(1):183-190.
- GERING, J., and R. BLAIR. 1996. Predation on artificial nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? *Ecography* 22:532-541.
- GOOCH, S., S. BAILLIE, and T. BIRKHEAD. 1991. Magpie *Pica pica* and songbird populations. Retrospective investigations of trends in population density and breeding success. *Journal of Applied Ecology* 28(3):1068-1086.

- GREGOIRE, A. 2003. Démographie et différenciation chez le Merle noir *Turdus merula* : liens avec l'habitat et les relations hôtes-parasites. [Thesis]. Dijon France.
- GREGORY, R. D., and J. H. MARCHANT. 1995. Population trends of jays, magpies, jackdaws and carrion crows in the United Kingdom. *Bird Study* 43(1):28-37.
- GROOM, D. W. 1993. Magpie *Pica pica* predation on blackbird *Turdus merula* nests in urban areas. *Bird Study* 40(1):55-62.
- JERZAK, L. 2001. Synurbanization of the magpie in the Palearctic. In: MARZLUFF, J. M., R. BOWMAN, and R. DONNELLY, editors. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, Massachusetts: Kluwer Academic. p 403-425.
- JIGUET, F. 2001. Programme STOC-EPS - Bilan de la relance du réseau national en 2001. *Ornithos* 8:201-207.
- JOKIMAKI, J., and E. HUHTA. 2000. Artificial nest predation and abundance of birds along an urban gradient. *Condor* 102(4):838-847.
- JOKIMAKI, J., M.-L. KAISANLAHTI-JOKIMAKI, A. SORACE, E. FERNANDEZ-JURICIC, I. RODRIGUEZ-PRieto, and M. D. JIMENEZ. 2005. Evaluation of the "safe nesting zone" hypothesis across an urban gradient: a multi-scale study. *Ecography* 28(1):59-70.
- JULLIARD, R., and F. JIGUET. 2002. Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. *Alauda* 70:137-147.
- JULLIARD, R., F. JIGUET, and D. COUVET. 2003. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology* 10:148-154.
- KREBS, C. J. 2001. *Ecology*. San Francisco: Benjamin Cummings.
- LISSIGNOL-HUSTÉ, A. 2005. Etude des processus écologiques responsables de la répartition et de la dynamique de la biodiversité en milieu urbain. Paris: University of Pierre et Marie Curie. 69 p.
- LPO. 2001. Suivi des populations de pies et de corneilles au Parc départemental de La Courneuve. Paris: Observatoire de la Biodiversité de Seine-Saint-Denis. 55 p.
- LUGINBUHL, J. M., J. M. MARZLUFF, J. E. BRADLEY, M. G. RAPHAEL, and D. E. VARLAND. 2001. Corvid survey techniques and the relationship between corvid relative abundance and nest predation. *Journal of Field Ornithology* 72(4):556-572.
- MARZLUFF, J. M. 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds. In: MARZLUFF, J. M., R. BOWMAN, and R. DONNELLY, editors. *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, Massachusetts: Kluwer Academic. p 19-47.
- MARZLUFF, J. M., R. B. BOONE, and G. W. COX. 1994. Native pest bird species in the West: why have they succeeded where so many have failed? *Stud. Avian Biol.* 15:202-220.
- MCDONNELL, M. J., and S. T. A. PICKETT. 1990. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology* 71(4):1232-1237.
- NEWTON, I. 1998. *Population limitation in birds*. San Diego, USA: Academic Press. 597 p.
- . 1999. Age ratio in Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula* population over six years. *Bird Study* 46:330-335.

- PARADIS, E., S. BAILLIE, W. J. SUTHERLAND, C. DUDLEY, H. Q. P. CRICK, and R. D. GREGORY. 2000. Spatial synchrony in populations of birds: effects of habitat, population trend and spatial scale. *Ecology* 81:2112-2125.
- PEACH, W. J., S. T. BUCKLAND, and S. R. BAILLIE. 1996. The use of constant effort mist-netting to measure between-year changes in abundance and productivity of common passerines. *Bird Study* 43(142-156).
- SMITH, A. P., and D. G. QUIN. 1996. Patterns and causes of extinction and decline in Australian conilurine rodents. *Biological conservation* 77:243-267.
- SOH, M. C. K., N. S. SODHI, R. K. H. SEOH, and B. W. BROOK. 2002. Nest site selection of the house crow (*Corvus splendens*), an urban invasive bird species in Singapore and implications for its management. *Landscape and Urban Planning* 59(4):217-226.
- SOULÉ, M. E., M. T. BOLGER, A. C. ALBERTS, J. WRIGHT, M. SORICE, and S. HILL. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* 2(1):75-92.
- STOATE, C., and J. SZCZUR. 2001. Could game management have a role in the conservation of farmland passerines? A case study from a Leicestershire farm. *Bird study* 48:279-292.
- SUKOPP, H., M. NUMATA, and A. HUBER. 1995. *Urban Ecology as the Basis for Urban Planning*. The Hague: SPB Academic Publishing bv.
- SUTHERLAND, W. J., I. NEWTON, and R. E. GREEN. 2004. *Bird Ecology and Conservation. A Handbook of Techniques*. SUTHERLAND, W. J., editor. New-York, USA: Oxford University Press. 386 p.
- SVENSSON, L. 1992. *Identification Guide to European Passerines*. Stockholm, Sweden: Svensson Lars. 368 p.
- TAVECCHIA, G., R. PRADEL, V. BOY, B. G. JONSSON, and F. CÉZILLY. 2001. Sex- and age-related variation in survival and the cost of first reproduction in Great Flamingos. *Ecology* 82:165-174.
- THOMSON, D. L., R. E. GREEN, R. D. GREGORY, and S. R. BAILLIE. 1998. The widespread declines of songbirds in rural Britain do not correlate with the spread of their avian predators. *Proceedings: Biological Sciences* 265(1410):2057-2062.
- TIMSIT, O., and P. CLERGEAU. 1998. Corvid (*Corvidae*) densities and predation on artificial nests in relation to landscape structure. *Gibier Faune Sauvage* 15(2):151-166.
- WILLIAMS, B. K., J. D. NICHOLS, and M. J. CONROY. 2002. *Analysis and management of animal populations*. San Diego, USA: Academic Press. 817 p.

ANNEXE B-3

Lack of a negative effect of the density of the black-billed magpie

***Pica pica* on the dynamics of urban bird communities.**

François Chiron¹, Aurélie Husté^{2*}, Romain Julliard¹ and Thierry Boulinier^{2,3}

Soumis

1 Laboratoire Fonctionnement et Evolution des Systèmes Ecologiques, Université Pierre et Marie Curie, CNRS-UMR 7625, case 237, 7 quai St Bernard, 75252 Paris cedex 05, France.

2 Muséum National d'Histoire Naturelle, CRBPO, UMR 5173, case 51, 55, rue Buffon 75005 Paris France.

3 Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS-UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

*Present address: Laboratoire d'Ecologie Animale, U.F.R. Sciences, Université de Angers, Campus de Belle-Beille, 2 boulevard Lavoisier, 49045 Angers cedex, France.

Summary

1. Some species have been repeatedly reported to be well adapted to urban landscapes. The black-billed magpie, considered to be a generalist predator, is for instance able to benefit from human activities to find resources and proliferate in cities. Potential deleterious effects of this species on the rest of the breeding bird community have never not been studied in urban landscapes.
2. We tested such effects within a large suburban area situated next to the city of Paris. Point counts were realized in 2001 and 2003 on 67 urban patches situated in the study area. A common problem of population or community field survey is to account for the probability of detecting the individuals or species of interest. Using methods based on capture-recapture approaches accounting for the heterogeneity in detection probability, we estimated the density of the magpie and the parameters of the dynamics of the breeding bird community over the study period.
3. The magpie density has increased of more than 60 % between the two considered years and especially, on the small patches situated in the more urbanized areas with high diversity and abundance of herbaceous plants.
4. Species richness of the rest of the bird community also increased during the study period. No deleterious effect of the increase of magpie density was found on dynamics parameters of the community, even when species especially likely to be sensitive to the magpie were considered.
5. The results show that an increase in the density of a generalist predator within an urban landscape could not be associated with deleterious effect on the richness and change in composition of the local breeding bird community. They also stress the very dynamic nature of the bird communities and call for more detailed studies of underlying processes and in wider range of ecological conditions.

Key-words: bird species richness, community dynamics, detection probability, generalist predator, density, local extinction rate, urbanization.

Introduction

The global increase of urbanization, land cover conversions for urban use will increase altering ecosystem patterns and functions (Grimm *et al.* 2000). The induced fragmentation and the alteration of habitat suitability for wildlife may thus affect species composition and abundance of organisms in cities (Marzluff 2001, Sukopp *et al.* 1995). Although the total breeding bird density is often higher in urban areas than in the surrounding native habitats, the species richness is usually lower in cities (Chace, 2004). In one hand, some bird populations will never reach stable and dense populations driving them to extinction. In an other hand, a few other species have been repeatedly reported to be well adapted to urban landscapes (McKinney 2002) like small predators to the point that they became more abundant than in their native habitats (Marzluff *et al.* 1994). The elevated densities of predators could maintain unsustainable predation rate on their natural prey species because the regulation observed in natural habitat between predators and their prey may not occur in urban areas. As attention to urban ecosystems is still reduced compared to natural ones (Crooks *et al.* 2004), little is still known on the effect of the success of these species at short and long terms on the rest of the breeding bird community. Identifying this ecological process is crucial because it may replace localized native species with cosmopolitan non-native ones, and then promote biotic homogenization on several spatial scales (Blair 2004, McKinney 2006). Also, research into the role of predators in regulating animal populations is still subjected to considerable controversy.

Basically, predation as well as habitat alteration are considered as the main factors that limit spatial and temporal dynamic of bird populations (Martin, 1993a, b, Côté & Sutherland, 1997) and bird community (Sih *et al.* 1985, Ricklefs 1989; Suhonen *et al.* 1994, Robinson *et al.* 1995; Jokimäki & Huhta 2000, Roos & Pärt 2004). Despite the predation can have a negative effect on the life histories of bird, specially at early stage, almost all prey live with predators without necessary declining and going extincted.

Trends of prey species should also depend on habitat change with predation acting as a secondary factor. For example, several studies support the risk of predation is improved with fragmentation, small habitat remnants or habitat edges which are typical of urban landscapes (*see review in Chalfoun et al., 2002, Greenwood et al., 1995*). As a consequence, the risk of predation may conduct species to avoid habitats associated with high level of nest predation (MØller 1988, Suhonen et al. 1994, Roos & Pärt 2004) and the selection of nest and breeding sites may thus depend on the presence and the density of nest predators. Second, predation may reduce population viability acting on survival or reproductive parameters due to predation at nest or on adult stage. As a result, this may affect vital processes of bird community by an increase of the local extinction of species and the local species turn-over if pressure of predator is able to increase quickly.

Throughout the world, authors have already emphasized the increase of nest predators, specially corvids (Gregory and Marchant 1995, Jokimaki and Huhta 2000, Marzluff et al. 1994, Soh et al. 2002). At countryside, it has been suggested that the increases of corvid populations may have been a cause of coincident declines of open-nesting birds, although there is a little support for this (Gooch 1991, Thomson 1998). In European cities, these species are mainly the black-billed magpie *pica pica* and to a lesser extent Carrion crow *Corvus corone* which are known to be important predators of eggs and nestlings of open-nesting songbirds (Timsit & Clergeau 1998, Jerzak 2001, Salek 2004). Corvid abundance increases with urbanization but their impact on avian communities clearly needs more attention in this context. Here we have investigated the dynamics of urban bird communities in response to the recent colonization of cities by magpies in the surroundings of Paris, France. The ability of the magpie to cope with humans is due to its capacity to build nest in planted trees as well as on man-made structures (Birkhead 1991), to find suitable food in the smallest vegetation patches (Birkhead 1991) and also to exploit anthropogenic rest of food (Jerzak 2001). Finally, magpies less suffer from nest predation and competition in urban landscapes (Balança 1984; Jerzak 1995). The magpie impact on prey persistence remains disputed. On one hand small birds constitute less than 2% of its diet (contrary to invertebrates 80%, Balanca 1984b). On the other hand, the marked increases of populations in cities should have resulted in less young produced by passerines (Groom 1993, Engel and Sexton 1994), a change in the spatial distribution of

bird species, and *a posteriori* an increase of the prey species extinction rate. As previous studies concerning the effects of predation by magpies mainly focused on the populations of a limited set of prey species, we lack information at the level of the urban avian community. Further, studying community dynamics provides details on the mechanisms by which a predator can shape community structure of their prey species. This question was carried out taking into account the habitat characters as it affects bird distributions and abundances (Chace 2004).

For this purpose, the density of magpie in 2001 and 2003 was estimated (1), as well as the species richness in 2001 and 2003 (2) and the rates of species composition changes (i.e. local extinction and local turnover rates) of the breeding bird community in the suburbs of Paris. Using statistical approaches accounting for the spatial distribution of patches on which the study was carried out, we first tested the effect of patch characters on the growth rate of the magpie population. Second, we tested the prediction of a negative impact of the magpie population growth on species richness and temporal dynamics of the bird community (excluding the magpie), which should be more pronounced for open-nesting birds compared to hole-nesters (Newton 1998).

We used an innovative methodology to correct magpie density and bird richness from pervasive bias such as variable species or individual detectability. In the field indeed, observers rarely detect all present individuals in a given site. Because detectability may systematically vary between sites (e.g. among habitats), our analyses accounted for such variations to make reliable inference about the biological system studied. Finally, results provide insight into the understanding of the overall magpie impact on species persistence in urban areas and into the usefulness of predator control in this context.

Material and methods

STUDY AREA

The study was carried out in the northeastern suburbs of Paris, France, in an urbanized area that covers about 236 km² (5855 inhabitants/km² in 1999; Institut National de la Statistique et des Etudes Economiques INSEE, <http://www.insee.fr>). Sixty six patches potentially suitable for wildlife were selected by means of field observations (A. Husté) and an aerial photograph, leading us to survey breeding bird communities in a

large proportion of the patches available within the whole study area (i.e., > 80 % of available patches in the study area). Patch size was calculated using the aerial photograph and the Geographical Information System (GIS) ArcView 3.2 (ESRI 1996), and ranged from 0.4 to 450 ha.

HABITAT DATA

The level of urbanization around each patch was calculated as the proportion of building (i.e., industrial and residential buildings, roads) in a radius of 1000 m using the aerial photograph and Spatial Analyst for ArcView 3.2 (ESRI 1996). This distance has already been reported to be relevant to characterize the local effect of urbanization when investigating bird communities (Bolger *et al.* 1997; Mörberg 2001). The distance between each patch and the urban core was defined as the distance separating the centroid of the patch to the cathedral of Notre Dame situated in the center of Paris. The proportion of buildings around patches was considered as a satisfactory measure of the level of urbanization as it was highly correlated with the distance to Paris center (Pearson $r = -0.75$, $P < 0.001$, $n = 66$). However, it was also significantly correlated to patch size (Pearson $r = -0.36$, $P = 0.003$, $n = 66$) meaning that the more urbanized patches were also the smaller ones and were the ones situated closer to the urban core.

Vegetation data were collected from July to October 2001. In each patch, five 100 m²-sample units along a transect were used to measure 6 local vegetation variables: cover of trees (%), number of trees species, cover of bushes (%), number of bushes species, cover of herbaceous plants (%), number of herbaceous plants species. A same observer conducted the vegetation survey to minimize any potential observer effect (Prodon & Lebreton 1981). For each patch, a mean value was calculated for each variable. Because the vegetation variables were highly correlated, we performed a Principal Component Analysis (PCA) to summarize them into a few independent factors. The results showed that the first two factors account for 68.38 % of the total variance. PC1 (45.88 % of the total variance) could be interpreted as an axis of increasing diversity and abundance of trees and bushes (Table 1). It summarized mainly the cover of the higher vegetation layers. PC2 (22.50 % of the total variance) could be interpreted as an axis of increasing diversity and abundance of herbaceous plants (Table 1). It summarized mainly the cover

of the lower vegetation layers. Patch size was positively correlated to PC1 (Pearson $r = 0.43$, $P = < 0.001$, $n = 66$) and negatively to the level of urbanization around patches (Pearson $r = -0.39$, $P < 0.001$, $n = 66$) meaning that the larger urbanized patches were the less urbanized ones, but also the ones in which diversity and abundance of trees and bushes were higher. Therefore, we only used patch size and PC2 as independent variables in our regression analyses as a significant effect of patch size could be potentially interpreted as an effect of both PC1 and the level of urbanization.

BIRD SURVEY

Bird communities were surveyed using point counts during the breeding seasons in 2001 and 2003. In order to account for differences in the breeding phenology of the species, we followed Blondel *et al.* (1970; 1981) but adapted to account for a potential heterogeneity in species detectability (Selmi & Boulinier 2003). Because in the field observers rarely detect all present individuals and species in a given site, data issued from bird survey is prone to pervasive bias such as variable species or individual detectability (Boulinier *et al.* 1998; Yoccoz *et al.* 2001). As detectability may systematically vary between sites (e.g. among habitats), our analyses must account for such variations. The estimation of species detectability use an innovative methodology based on the detection history of the bird species present in the field during repeated samplings. Hence, for each year and each patch, two series of counts were thus conducted at two different times of the breeding season. Each patch was visited (1) in May to ensure the efficient sampling of sedentary breeding birds and (2) in June to ensure the efficient sampling of migratory breeding birds that settle late in the breeding season (see Blondel *et al.* 1970). During each visit, 5 point counts of 10 minutes each were conducted within each patch early in the morning and only under good meteorological conditions (O'Connor & Hicks 1980). The point counts were conducted so that they were homogeneously distributed within each patch and their localization within the patch was maintained between visits and years. During each count, the observer recorded all of the birds heard or seen in the surroundings at unlimited distances. Each year, the data of the breeding season (2 visits per year) within each patch were grouped into 5 cumulative lists of detected species to make lists of species detected on 5 sampling “occasions” per patch (Boulinier *et al.* 1998; Nichols & Conroy 1996). Only regular breeders in the study area were considered (Le

Maréchal & Lesaffre 2000) and water birds (e.g., *Anas platyrhynchos*, *Fulica atra*, *Gallinula chloropus*) were excluded from the analyses.

ESTIMATION OF MAGPIE DENSITY

Royle and Nichols (2003) developed a likelihood-based method to estimate the occupancy rate of a species based on the hypothesis that the variation in the density induces the variation in the detection probability. More precisely, they proposed to use a N -mixture model to characterize the distribution of detection probabilities and then, the distribution of densities. In practice, the abundance N is considered as an independent random variable and heterogeneity of the abundance is modeled as heterogeneity in the detection probability. A marginal likelihood of the data is constructed as the mixture of a binomial distribution with a detection probability parameter p and a Poisson distribution with a Poisson intensity parameter λ . This method helps to produce good estimates of the total abundance over the sampled patches (*i.e.* a local density, Royle & Nichols 2003). However, this method provides poor estimates of local density because at the scale of the patch, densities are too small (Royle & Nichols 2003). In our study, even if estimated local densities underestimate the real densities of magpies, they helped us to consider in our analyses the variations in magpie densities between patches. Estimations were computed using the R software (R Development Core Team 2003). Using this method, we first calculated local estimated densities of magpie in 2001 and 2003, and then, the increase rate of the magpie between 2001 and 2003 on each patch as:

$INC_{\text{magpie}} = ((N_{2003} - N_{2001}) / N_{2001})$, where N_{2001} and N_{2003} were the relative densities of the magpie in 2001 and 2003 on a given patch.

ESTIMATION OF DYNAMIC PARAMETERS OF THE COMMUNITY

The magpie was excluded of our data for the estimations of community dynamic parameters. The parameters associated with each patch (species richness, extinction rate and turnover rate) were estimated using the data from the cumulative lists of recorded species. Following Boulinier *et al.* (1998), species richness estimates were obtained using the jackknife estimator associated with the model $M(h)$ (Burnham & Overton 1978, 1979; Otis *et al.* 1978). This model assumes an heterogeneity in detectability among species and among patches and years. Estimates of extinction and turnover rates between 2001

and 2003 were performed using the estimators proposed by Nichols *et al.* (1998). The estimate of local extinction rate is conditioned on species detected in 2001 and uses the model $M(h)$ to estimate how many of these species are still present in 2003 (Nichols *et al.* 1998). Similarly, the estimate of local turnover rate is conditioned on species detected in 2003 and uses the model $M(h)$ to estimate how many of them were not present in 2001 (Nichols *et al.* 1998). Therefore, the rate of local extinction was defined as the proportion of species getting locally extinct between 2001 and 2003 and the rate of local turnover was defined as the proportion of locally new species between 2001 and 2003. In order to ensure meaningful estimates (Nichols *et al.* 1998), only patches where a minimum number of 7 species was detected in 2001 and 2003 were kept. To specify the effect of the magpie on bird community, dynamic parameters were estimated on two groups of species: the entire community, i.e. all the species detected without the magpie (number of patches = 66), and a reduced community of potentially sensitive species, i.e. species described as sensitive to the magpie predation at the nesting or adult stage (number of patches = 66). This selection follows registered cases of predation in previous studies or type of nest built by breeders, i.e. open-nesting species belong to the sensitive group. All parameter estimates were computed using freely available COMDYN software (Hines *et al.* 1999). Means are given \pm s.e.

DATA ANALYSES

Estimated species richness of bird community and patch size were log-transformed to ensure normality of residuals. Homoscedasticity of variances was also verified. We used paired t-test to compare mean estimated densities of magpie in 2001 *versus* 2003, mean estimated species richness of the entire community without magpie in 2001 *versus* 2003, mean estimated extinction *versus* turnover rates of this community, mean estimated species richness of the community of species potentially sensitive to the magpie in 2001 *versus* 2003, and mean estimated extinction *versus* turnover rates of these species. Multiple regressions analyses were used to determine if the magpie density and its increase rate between 2001 and 2003 was related to patch size and PC2.

Moreover, for the entire bird community, multiple regression analyses were used independently to test if the variation of bird species richness between 2001 and 2003 and

the rates of change in composition, i.e. local extinction and turnover rates, were related to the increase rate of the magpie during this study period. We ran the same analyses for the community of species susceptible to be affected by magpie presence. We first used a standard regression model assuming independence among model errors, but in order to account for a potential spatial dependence in the data points, we further used a model assuming that errors were correlated and that their covariance was a function of the distance separating patches (Hawkins & Porter 2003 for examples of applications to ecological data; Littell *et al.* 1996; see Selmi & Boulinier 2001; Selmi *et al.* 2002). The regression analyses were performed using the MIXED procedure (Littell *et al.* 1996) of SAS statistical package (SAS Institute 1996). Spatial covariance parameters (sill, range and nuggets) (Littell *et al.* 1996) were estimated using semivariograms plotted with the VARIOWIN program (Pannatier 1996). We used Akaike's Information Criterion (AIC) to compare the parsimony of the models and their fit to the data. For AIC differing by more than 2, the most parsimonious model was the model with the lowest AIC value (Burnham & Anderson 1998). For each model, the effect of a given variable (e.g. magpie increase rate) was so fitted by the effect of the additional variables of the model (e.g. PC2 or patch size). When interaction was not significant, we dropped it and results showing the model with only the independent variables were reported.

Results

Sixty-two bird species were detected on the 66 patches over the study period (2001 – 2003; Table2). The mean estimated local density of the magpie per patch was significantly higher in 2003 (4.81 ± 0.33) than 2001 (3.08 ± 0.22 ; paired *t*-test: $t = 5.06$, $P < 0.001$, $n = 66$, i.e.58% more magpies in 2003 than 2001 on average per patch). The magpie was present on 82 % of the patches in 2001 and on 96 % of the patches in 2003.

The results of the multiple regressions of the estimated densities of the magpie as a function of patch characteristics showed that the spatial covariance model ($AIC_{SCM} = 99.3$) was more parsimonious than the standard regression model ($AIC_{SM} = 111.9$) in 2001 and 2003 ($AIC_{SCM} = 120.7$; $AIC_{SM} = 125.7$). In 2001, the estimated local density was positively related to patch size ($F_{1,64} = 12.04$, $P < 0.001$), but not related to the diversity and abundance of herbaceous plants (PC2 in our analyses; $F_{1,64} = 0.30$, $P =$

0.536). In 2003, it was positively related to PC2 ($F_{1,64} = 6.80$, $P = 0.011$) but not related to patch size ($F_{1,64} = 0.39$, $P = 0.537$). Considering the regression of the increase rate in the magpie density between 2001 and 2003 as a function of patch characteristics, the spatial covariance model and the standard regression model were not different ($AIC_{SCM} = 232.1$; $AIC_{SM} = 231.3$). The increase rate was positively related to the diversity and abundance of herbaceous plants in the two models (SCM: $F_{1,64} = 6.64$, $P = 0.012$; SM: $F_{1,64} = 6.98$, $P = 0.010$; Figure 1). It was negatively related to patch size in the standard model ($F_{1,64} = 4.35$, $P = 0.041$; Figure 2) and tended to be negatively related to patch size in the spatial covariance model ($F_{1,64} = 3.65$, $P = 0.060$; Figure 2). These results show that the magpie density has mainly increased in patches of rather small size, but with higher quality of the lower vegetation layer (i.e., PC2 in our analysis).

The mean estimated species richness of the entire breeding bird community (not including the magpie) has significantly increased between 2001 (25.53 ± 1.09) and 2003 (28.51 ± 1.09 ; paired t -test: $t = 3.09$, $P = 0.003$, $n = 66$). The results of multiple regressions on the variation of species richness of the entire breeding bird community between 2001 and 2003 as a function of the rate of increase of the magpie density showed that the spatial covariance model and the standard regression model were not different ($AIC_{SCM} = AIC_{SM} = 464.8$). Considering the two models, variation of species richness was not related to the rate of increase of the magpie ($P > 0.05$).

The mean estimated extinction rate of the entire breeding bird community was significantly lower (0.12 ± 0.01) than the mean estimated turnover rate (0.19 ± 0.02 ; paired t -test: $t = 2.99$, $P = 0.004$, $n = 66$; Figure 3), confirming the observed increase in mean species richness during the study period. The results of multiple regressions of the estimated extinction rate as a function of the rate of increase of the magpie showed that the spatial covariance model ($AIC_{SCM} = -91.1$) was more parsimonious than the standard regression model ($AIC_{SM} = -87.4$). The estimated extinction rate was not related to the increase rate of the magpie ($F_{1,65} = 0.47$, $P = 0.495$). The results of multiple regressions of the estimated turnover rate as a function of the increase rate of the magpie showed that the spatial covariance model ($AIC_{SCM} = -54.8$) was not more parsimonious than the standard regression model ($AIC_{SM} = -56.8$). The estimated turnover rate was not related to the increase rate of the magpie ($F_{1,65} = 0.72$, $P = 0.400$).

Considering only the species that could be the most likely affected by the density of the magpie, the mean estimated species richness of these species has significantly increased between 2001 (19.25 ± 0.77) and 2003 (20.93 ± 0.82 ; paired *t*-test: $t = 2.21$, $P = 0.031$, $n = 66$; Figure 3). No effect of the rate of increase of the magpie was detected on the local variation in species richness, extinction and turnover rates for the study period for these species (all $P > 0.05$).

Discussion

Overall, the bird richness of both breeding bird communities (the whole community and the one sensitive to the magpie, i.e. open-nesting species) significantly increased during the study period. Contrary to our expectations, changes in bird richness of open-nesting species were not driven by the short-term variations of the magpie density on the green patches studied. Moreover, the species extinction rate and the proportion of new species were not related to the local increase of magpie density. It would indicate that the evolution of the bird community composition is independent to changes in magpie density.

Despite the rapid growth of its local population between 2001 and 2003, this opportunistic predator would not be a significant force driving the bird community dynamic. It's surprising because magpies can predate some of these bird species at nest or on adult stage (Birkhead, 1991, Fernández-Juricic, 2004). But declining bird populations and local extinction of preys are not the only consequences of the potential impact of predators (Newton 1998). Predation by magpie may have resulted in regulated prey populations which can persist at a lower level of densities than they would in the absence of predation. Our results are not completely unexpected if one considers how bird populations are regulated. Regulation is due to the action of density-dependence on avian populations. For moderate increases of the predation rate due to magpies between 2001 and 2003, one can predict that compensatory demographic mechanisms play a role to maintain local populations of preys. For that, re-nesting after nest predation can compensate losses and immigration can compensate a lack of local recruits among the breeders as well. These mechanisms reflect the species-specific adaptability of preys to the increasing level of nest predation by magpies. The conclusion of a recent work conducted on songbird populations

(in the same area) supports this hypothesis (Chiron and Julliard, *submitted*). In this study, the experimental magpie removal failed to increase songbird productivities of 10 species even for birds known to be predated by magpies (e.g. the blackbird Groom 1993, Gregoire 2003).

In cities, it has been suggested that predation risk for birds is higher, owing to the high density of domestic and others predators, such cats and corvids (Jokimaki 2000). So, the high level of birds richness in spite of the high density of magpie in urban environments sets a paradox. The solution to this predation paradox might be that contemporary urban bird communities represent the 'ghost of predation past', where those species unaffected by predation from cats and corvids thrive and potential adapter species that are sensitive to predation have disappeared. But in fact, there is little empirical support for this hypothesis that predation pressure in the urban environment is high and that the estimating predation risk based on predator density can be misleading (*e.g.* the inflated densities and tame behavior of urban birds abundances). Our results give evidence that the predation risk and its consequences on community dynamics cannot be reduced to the density of a predator alone, even its density is high.

In the case of high increases of predation risk, mortality due to magpies might also be additional to natural mortality, not allowing demographic compensation by density-dependence. According to this, we cannot exclude prey population reductions in some cases. Then these small populations face inherent risks of extinction because of chance demographic or environmental events (Pimm et al. 1988, Rosenzweig and Clark 1994), specially in urban fragmented landscapes that limit individual dispersal and patch re-colonization by species (*i.e.*, 'rescue effect', see Brown & Kodric-Brown 1977). Globally, we found estimated local extinction rates of open-nesting species in our study are independent to magpie increase rate. This indicates that events of species extinction are rare or occurring later (*i.e.* after the stop of our study). As we don't account for consideration of long term prey-predator interaction dynamics, our conclusions should remain cautious. Nevertheless our findings confirm long term analyses conducted in rural habitats where the magpie density was not found to depress prey populations in United Kingdom (Gooch et al. 1991, Thomson et al. 1998).

Because the colonisation of predator is not achieved in urban areas (Gregory and Marchant 1995), interaction between prey and predator is dynamic. This highlights the need for additional researches to document productivity, survival and dispersal, which implies more species-specific approaches.

The extent to which the large increase of local magpie densities observed between 2001 and 2003 is a global tendency throughout years or only a transitional process is difficult to judge. The local estimated density of the black-billed magpie has particularly increased in the urban study area between 2001 and 2003. The increase of its density has occurred on small patches, surrounded by high urbanization and consequently reduced diversity and abundance of trees and bushes (namely PC1 in our analyses). However, it has colonized patches in which diversity and abundance of herbaceous plants (namely PC2 in our analyses) were higher. These characteristics are typical of parks situated in the more urbanized area. A higher quality and diversity of plants may provide better resource for the magpie to enhance its productivity and/or survival in these patches. However, the magpie may also benefit from anthropogenic food resources brought by a higher human frequentation in urban parks.

High-density population or growth rate does not always suppose good local environmental conditions as the 'source-sink' scenarii can occur (Hanski 1999). Population growth may result from immigration from others suitable patches ('source') where spatial and/or demographic density-dependent process act. As a consequence, some of the local individuals have to disperse and to be recruited in 'sink' patches. This explanation supposes that local populations are connected but no information exists yet on the dispersal of individuals among patches in this system. Such information would be interesting to assess the demographic independence among patches and to potentially confirm that the magpies spread and colonized the city surroundings in a circular manner starting from outskirts and moving inwards, towards the inner most urbanized parts as already mentioned by Antonov & Atanasova (2003) in Sofia (Bulgaria).

High nest predation rates have been regularly found in highly fragmented landscapes (Andren 1992), and particularly, due to the dominance of edge habitats relative to interior ones (Andrén & Angelstam 1988; Fahrig 1997). Therefore, urban

landscapes can be considered as landscapes with high nest predation risk and all the more so since native vegetation is repeatedly replaced by ornamental plants or young trees leading to higher visibility of nests. Even if the magpie is considered as an opportunistic predator (Birkhead 1991), its deleterious effect on some local prey populations of different species, and especially songbird populations (Birkhead 1991), has not been really demonstrated or anyway, only in artificial nest conditions (Salek 2004).

With the increase in human populations and their tendencies to aggregate in cities (Vitousek *et al.* 1997), complementary studies are nevertheless needed to assess the generality of the findings.

Management implications

Our study demonstrates that the presence of magpies has no substantial effect on bird community living in suburban green patches. So, the control of its population should not be currently required in this context to improve bird richness. Overall, characteristics of habitat patches could much more influence the future of bird community rather than magpie predation. Improving habitat quality for birds also benefit other plant and animal species. Besides, it removes the ethical and emotional problem caused by predator control. In France, trapping is commonly used to limit pest species (Clergeau 1997), mainly at countryside because rejected by humans in cities.

As predation risk is increasing with the ongoing growth of magpie population living in suburbs (Lissignol-Husté 2005), the monitoring of both magpie density and songbird productivity parameter using captures was planned to facilitate decision making by urban park managers.

Acknowledgements

We would like to thank the Conseil Général de la Seine-Saint-Denis for its material and financial contribution. We would like to thank the LPO (Ligue pour la Protection des Oiseaux) and the Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien for their assistance in the collection of the data.

References cited

- Alberti, M., Marzluff, J.M., Shulenberger, E., Bradley, G., Ryan, C., & Zumbrunnen, C. (2003) Integrating humans into ecology: Opportunities and challenges for studying urban ecosystems. *Bioscience*, **53**, 1169-1179.
- Andren, H. (1992) Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology*, **73**, 794-804.
- Andrén, H. & Angelstam, P. (1988) Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. *Ecology*, **69**, 544-547.
- Balança, G. (1984) Le déterminisme du succès de la reproduction chez une population de pies bavardes (*Pica pica*). *Gibier Faune Sauvage*, **4**, 5-27.
- Birkhead, T.R. (1991) The Magpies. Poyser, T. & A.D., London, UK.
- Blair, R.B. (2001). Creating a homogeneous avifauna. In Avian Ecology and Conservation in an urbanizing World (eds J.M. Marzluff, R. Bowman & R. Donnelly), pp. 459-486. Kluwer Academic, Norwell, USA.
- Blondel, J., Ferry, C., & Frochot, B. (1970) La méthode des indices ponctuels d'abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par "stations d'écoute". *Alauda*, **38**, 55-71.
- Blondel, J., Ferry, C., & Frochot, B. (1981) Point counts with unlimited distance. *Studies in Avian Ecology*, **6**, 414-420.
- Bolger, D.T., Scott, T.A., & Rotenberry, J.T. (1997) Breeding bird abundance in an urbanizing landscape in coastal southern California. *Conservation Biology*, **11**, 406-421.
- Boulinier, T., Nichols, J.D., Hines, J.E., Sauer, J.R., Flatcher, C.H., & Pollock, K.H. (2001) Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology*, **82**, 1159-1169.
- Boulinier, T., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Hines, J.E., & Pollock, K.H. (1998) Estimating species richness: The importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology*, **79**, 1018-1028.
- Bowers, M.A. and Breland, B. (1996). Foraging of gray squirrels on an urban-rural gradient; use to the GUD assess anthropogenic impact. *Ecol. Appl.*, **6**, 1135-1142.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, **58**, 445-449.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) Model Selection and Inference: a Practical Information-Theoretic Approach Springer-Verlag, New York, USA.
- Burnham, K.P. & Overton, W.S. (1978) Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika*, **65**, 625-633.
- Burnham, K.P. & Overton, W.S. (1979) Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, **60**, 927-936.
- Crooks, K.R., Suarez, A.V., & Bolger, D.T. (2004) Avian assemblages along a gradient of urbanization in a highly fragmented landscape. *Biological Conservation*, **115**, 451-462.
- ESRI (1996) Arc View. Environmental Systems Research Institute., Redlands, California.

- Fahrig, L. (1997) Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management*, **61**, 603-610.
- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **34**, 487-515.
- Freemark, K.E. & Merriam, H.G. (1986) Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. *Biological Conservation*, **36**, 115-141.
- Gooch, S., Baillie, S.R., & Birkhead, T.R. (1991) Magpie, *Pica pica*, and songbird populations. Retrospective investigation of trends in population density and breeding success. *Journal of Applied Ecology*, **28**, 1068-1086.
- Groom, D.W. (1993) Magpie *Pica pica* predation on Blackbird *Turdus merula* nests in urban areas. *Bird Study*, **40**, 55-62.
- Hanski, I.A. (1999) *Metapopulation Ecology* Oxford University Press, New York.
- Hawkins, B.A. & Porter, E.E. (2003) Does herbivore diversity depend on plant diversity? The case of California butterflies. *American Naturalist*, **161**, 40-49.
- Hines, J.E., Boulinier, T., Nichols, J.D., Sauer, J.R., & Pollock, K.H. (1999) COMDYN: software to study the dynamics of animal communities using a capture-recapture approach. *Bird Study*, **46**, 209-217.
- Jerzak, L. (1995) Breeding ecology of an urban magpie *Pica pica* population in Zielona Gora (SW Poland). *Acta ornithologica*, **29**, 123-133.
- Jerzak, L. (2001). Synurbanization of the magpie in the Palearctic. In *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World* (eds J.M. Marzluff, R. Bowman & R. Donnelly), pp. 403-425. Kluwer Academic, Norwell, USA.
- Jokimäki, J. & Huhta, E. (2000) Artificial nest predation and abundance of birds along an urban gradient. *Condor*, **102**, 838-847.
- Le Maréchal, P. & Lesaffre, G. (2000) *Les Oiseaux d'Ile -de-France: l'avifaune de Paris et de sa région Delachaux et Niestlé, Lausanne.*
- Littell, R.C., Milliken, G.A., Stroup, W.W., & Wolfinger, R.D. (1996) *SAS System for Mixed Models* SAS institute Inc., Cary, USA.
- Martin, J.L., Gaston, A.J., & Hitier, S. (1995) The Effect of Island Size and Isolation on Old-Growth Forest Habitat and Bird Diversity in Gwaii-Haanas (Queen-Charlotte-Islands, Canada). *Oikos*, **72**, 115-131.
- Martin, T.E. 1993a: Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas.-*Am. Nat.* 141:896-913.
- Martin, T.E. 1993b:Evolutionary determinants of clutch size in cavity-nesting birds: nest predation or limited breeding opportunities?-*Am. Nat.* 142: 937-946.
- Marzluff, J.M., Gehlbach, F.R., & Manuwal, D.A. (1998). Urban environments: influences of avifauna and challenges for the avian conservationist. In *Avian Conservation: research and management* (eds J.M. Marzluff & R. Sallabanks). Island Press, Washington, DC.

- McKinney, M.L. (2002) Urbanization, biodiversity and conservation. *BioScience*, **52**, 883-890.
- Møller, A.P. (1988) Nest predation and nest site choice in passerine birds in habitat patches of different size: a study of magpies and blackbirds. *Oikos*, **53**, 215-221.
- Mörtberg, U.M. (2001) Resident bird species in urban forest remnants; landscape and habitat perspectives. *Landscape Ecology*, **16**, 193-203.
- Nichols, J.D., Boulmier, T., Hines, J.E., Pollock, K.H., & Sauer, J.R. (1998) Estimating rates of local species extinction, colonization, and turnover in animal communities. *Ecological Applications*, **8**, 1213-1225.
- Nichols, J.D. & Conroy, M.J. (1996). Estimation of species richness. In *Measuring and Monitoring Biological Diversity* (eds D.E. Wilson, F.R. Cole, J.D. Nichols, R. Rudran & M.S. Foster), pp. 226-234. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.
- O'Connor, R.J. & Hicks, R.J. (1980) The influence of weather conditions on the detections of birds during common census field-work. *Bird Study*, **27**, 137-151.
- Otis, D.L., Burnham, K.P., White, G.C., & Anderson, D.R. (1978) Statistical inference from capture data and closed animal populations. *Wildlife Monographs*.
- Pannatier, Y. (1996) Variowin: software for spatial data analysis in 2D Springer-Verlag, New-York, USA.
- Prodon, R. & Lebreton, J.D. (1981) Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in eastern Pyrenees. I: Analysis and modeling of the structure gradient. *Oikos*, **37**, 21-38.
- Pulliam, H.R. & Danielson, B.J. (1991) Sources, sinks and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist*, **137**, S50-S66.
- R Development Core Team. (2003) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ricklefs, R.E. (1989) Nest predation and the species diversity of birds. *Trends in Ecology & Evolution*, **4**, 184-186.
- Robinson, S.K., Thompson, F.R., Donovan, T.M., Whitehead, D.R., & Faaborg, J. (1995) Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, **267**, 1987-1990.
- Roos, S. & Pärt, T. (2004) Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed bird shrikes (*Lanius collurio*). *Journal of Animal Ecology*, **73**, 117-127.
- Royle, J.A. & Nichols, J.D. (2003) Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology*, **84**, 777-790.
- Salek, M. (2004) the spatial pattern of the black-billed magpie, *Pica pica*, contribution to predation risk on dummy nests. *Folia Zoologica*, **53**, 57-64.
- SAS Institute (1996) SAS/STAT user's guide. Version 8.2. SAS Statistical Institute Inc., Cary, North Carolina.

Shochat, E. *et al.* (2004). Linking optimal foraging behavior to bird community structure in an urban-desert landscape: field experiments with artificial food patches. *Am. Nat.* 164, 232-243.

Shochat, E., P. S. Warren, *et al.* (2006). "From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology." *Trends in Ecology & Evolution* 21(4): 186-191

Sih, A., Crowley, P., Mc Peek, M., Petrenka, J. & Strohmeier, K. 1985: Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments.- *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 269-311.

Selmi, S. & Boulinier, T. (2001) Ecological biogeography of Southern Ocean islands: The importance of considering spatial issues. *American Naturalist*, **158**, 426-437.

Selmi, S. & Boulinier, T. (2003) Does time of season influence bird species number determined from point-count data? A capture-recapture approach. *Journal of Field Ornithology*, **74**, 349-356.

Selmi, S., Boulinier, T., & Barbault, R. (2002) Richness and composition of oasis bird communities: Spatial issues and species-area relationships. *Auk*, **119**, 533-539.

Suhonen, J., Norrdahl, L., & Korpimäki, E. (1994) Avian predation risk modifies breeding bird community on a farmland area. *Ecology*, **75**, 1626-1634.

Timsit, O. & Clergeau, P. (1998) Densité de corvidés (Corvidae) et prédation de nids artificiels en relation avec la structure du paysage. *Gibier Faune Sauvage*, **15**, 151-165.

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., & Melillo, J.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **277**, 494 - 499.

Witt, K. (1997) On the abundance of Magpie *Pica pica* during breeding and wintering seasons in Berlin. *Acta Ornithologica*, **31**, 121-126.

Yoccoz, N.G., Nichols, J.D., & Boulinier, T. (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. *TRENDS in Ecology and Evolution*, **16**, 446-453.

Table 1: Results of the principal components analysis of the six original variables

characterizing patch vegetation. * $P < 0.05$, $n = 67$.

Variables	PC1	PC2
Number of tree species	0.91*	-0.05
Cover of trees (%)	0.76*	-0,33*
Number of bushes species	0.76*	0,53*
Cover of bushes (%)	0.79*	0,09
Number of herbaceous plants species	-0.04	0,88*
Cover of herbaceous plants (%)	-0.37*	0,41*
Eigenvalue	2.75	1.35
Variance explained (%)	45.88	22.50
Cumulative variance (%)	45.88	68.38

Table 2: List of the 62 breeding bird species recorded in 2001 and 2003. Only regular breeders have been considered in this study (Le Maréchal & Lesaffre 2000) and water birds were excluded. * indicates species that may be affected by the presence of magpie (i.e. open-nesters).

Common names	Scientific names	Common names	Scientific names
Galliformes		Passeriformes (continued)	
Gray partridge*	<i>Perdix perdix</i>	Chaffinch*	<i>Fringilla coelebs</i>
Piciformes		Eurasian jay	<i>Garrulus glandarius</i>
Great spotted woodpecker	<i>Dendrocopos major</i>	Melodious warbler*	<i>Hippolais polyglotta</i>
Lesser spotted woodpecker	<i>Dendrocopos minor</i>	Barn swallow	<i>Hirundo rustica</i>
Eurasian green woodpecker	<i>Picus viridis</i>	Grasshopper warbler*	<i>Locustella naevia</i>
Cuculiformes		Common nightingale*	<i>Luscinia megarhynchos</i>
Common cuckoo*	<i>Cuculus canorus</i>	White wagtail*	<i>Motacilla alba alba</i>
Apodiformes		Spotted flycatcher*	<i>Muscicapa striata</i>
Common swift	<i>Apus apus</i>	Blue tit	<i>Parus caeruleus</i>
Rock pigeon*	<i>Columba livia</i>	Great tit	<i>Parus major</i>
Common woodpigeon*	<i>Columba palumbus</i>	Marsh tit	<i>Parus palustris</i>
Eurasian collared dove*	<i>Streptopelia decaocto</i>	Willow tit	<i>Parus montanus</i>
European turtle dove*	<i>Streptopelia turtur</i>	Coal tit	<i>Parus ater</i>
Falconiformes		Crested tit	<i>Parus cristatus</i>
Common kestrel	<i>Falco tinnunculus</i>	House sparrow	<i>Passer domesticus</i>
Passeriformes		Eurasian tree sparrow*	<i>Passer montanus</i>
Marsh warbler*	<i>Acrocephalus palustris</i>	Black redstart*	<i>Phoenicurus ochruros</i>
Long-tailed tit*	<i>Aegithalos caudatus</i>	Common redstart*	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>
Tree pipit*	<i>Anthus trivialis</i>	Willow warbler*	<i>Phylloscopus trochilus</i>
Eurasian skylark*	<i>Alauda arvensis</i>	Eurasian chiffchaff*	<i>Phylloscopus collybita</i>
Eurasian linnet*	<i>Carduelis cannabina</i>	Wood warbler*	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>
European goldfinch*	<i>Carduelis carduelis</i>	Black-billed magpie	<i>Pica pica</i>
European greenfinch*	<i>Carduelis chloris</i>	Hedge accentor*	<i>Prunella modularis</i>
Short-toed treecreeper	<i>Certhia brachydactyla</i>	Eurasian bullfinch*	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>
Carrion crow	<i>Corvus corone corone</i>	Common goldcrest*	<i>Regulus regulus</i>
Eurasian jackdaw*	<i>Corvus monedula</i>	European serin*	<i>Serinus serinus</i>
Rook	<i>Corvus frugilegus</i>	Wood nuthatch	<i>Sitta europaea</i>
Northern house martin	<i>Delichon urbica</i>	Common starling*	<i>Sturnus vulgaris</i>
Reed bunting*	<i>Emberiza schoeniclus</i>	Lesser whitethroat*	<i>Sylvia curruca</i>
Yellowhammer*	<i>Emberiza citrinella</i>	Garden warbler*	<i>Sylvia borin</i>
European robin*	<i>Erithacus rubecula</i>	Greater whitethroat*	<i>Sylvia communis</i>
		Blackcap*	<i>Sylvia atricapilla</i>
		Eurasian blackbird*	<i>Turdus merula</i>
		Winter wren*	<i>Troglodytes troglodytes</i>
		Mistle thrush*	<i>Turdus viscivorus</i>
		Song thrush*	<i>Turdus philomelos</i>

Figure 1: Relationship between the rate of increase of magpie density between 2003 and 2001 and diversity and abundance of the lower vegetation layer (i.e., PC2 in our analyses; $n = 67$), *P-value<0.05.

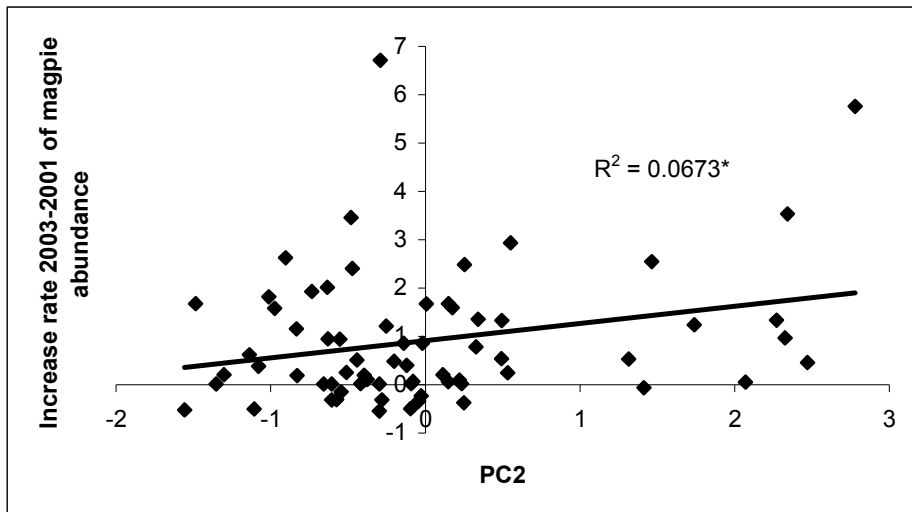


Figure 2: Relationship between the rate of increase in magpie density between 2001 and 2003 and patch sizes ($n = 67$).

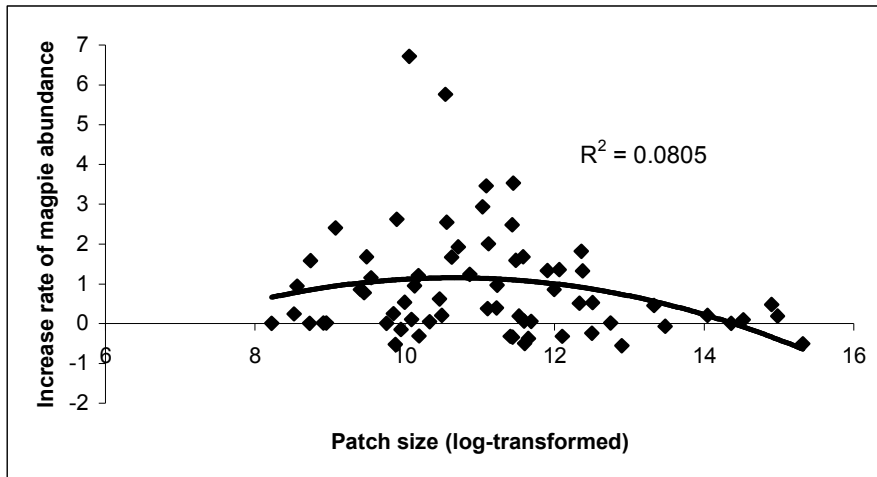
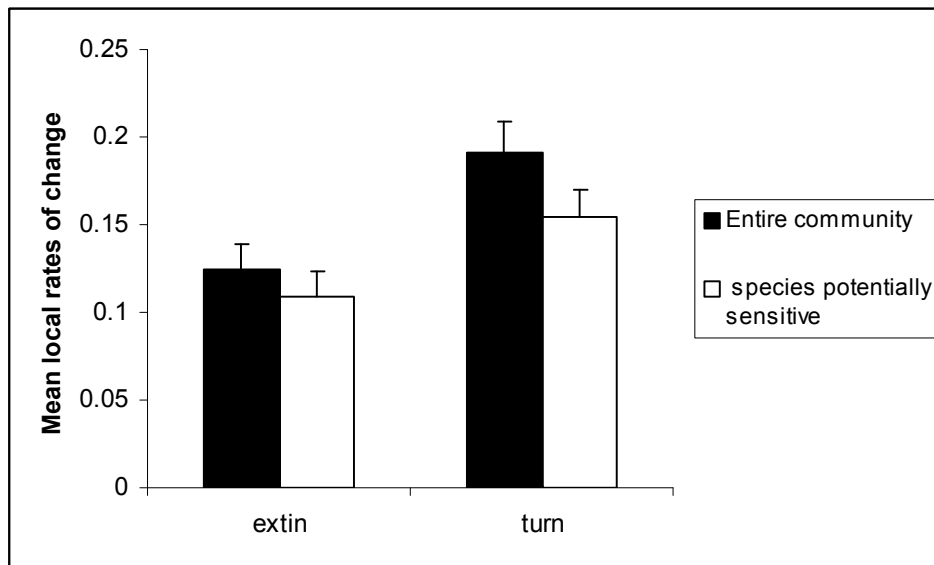


Figure 3: Mean local rates of change in the whole bird community ($n = 66$ sites) and for species potentially sensitive to the magpie ($n = 66$) between 2001 and 2003. Bars give means ± 1 standard error.



ANNEXE B-4

Fidélisation du couple hôte-vecteur facteur de spéciation:

14 espèces de *Plasmodium* de la Pie bavarde

Chavatte J.-M.¹, Chiron F.², Chabaud A.¹, Landau I.^{1,‡}

sous presse, Parasites

¹ Parasitologie Comparée et Modèles Expérimentaux, U.S.M. 307, Muséum National d'Histoire Naturelle, C.P. 52, 61 Rue Buffon, 75231 Paris Cedex 05, France.

² Conservation des espèces, restauration et suivi des populations, U.M.R. 5173, Muséum National d'Histoire Naturelle, C.R.B.P.O., C.P. 51, 55 Rue Buffon, 75005 Paris, France.

[‡] Auteur pour correspondance : I. Landau ; Parasitologie Comparée et Modèles Expérimentaux, U.S.M. 307, Muséum National d'Histoire Naturelle, C.P. 52, 61 Rue Buffon, 75231 Paris Cedex 05, France ; Tél. : + 33 1 40793500 ; e-mail : landau@mnhn.fr

Mots clés: *Plasmodium*, nouvelles espèces, *Pica pica*, *Aedes*, parcs périurbains, spéciations intra-génériques multiples, fidélisation hôte-vecteur.

Kew words: *Plasmodium*, new species, *Pica pica*, periurban parks, multiple intra-genus speciations, host-vector "fidélisation".

Fidélisation du couple hôte-vecteur facteur de spéciation: 14 espèces de *Plasmodium* de la Pie

Mots clés: *Plasmodium*, nouvelles espèces, *Pica pica*, *Aedes*, parcs périurbains, spéciations intra-génériques multiples, fidélisation hôte-vecteur.

Kew words: *Plasmodium*, new species, *Pica pica*, periurban parks, multiple intra-genus speciations, host-vector "fidélisation".

RÉSUMÉ

Les *Plasmodium* de trente trois Pies établies dans deux parcs proches de Paris ont été étudiés. La plupart des Oiseaux étaient polyparasités. Quatorze espèces dont dix nouvelles ont été observées et décrites.

L'abondance surprenante d'espèces différentes est attribuée à un phénomène qui est désigné sous le terme de « fidélisation du couple hôte-vecteur ». En effet, les particularités biologiques de l'hôte (territoires contigus mais bien définis) et des vecteurs présumés (nombreuses espèces d'*Aedes* à biologie distincte) entraînent un morcellement des niches. Ce type d'isolement s'ajoute aux autres facteurs classiques en parasitologie (géographie, microlocalisations, horaires) et aboutit à des isolements multiples, donc à de nombreuses spéciations.

ABSTRACT

Thirty three Magpies resident in two parks close to Paris were investigated for the presence of *Plasmodium* parasites. The majority of the birds were found to be infected with multiple parasite species. A total of 14 species were observed, and of these 10 were novel and consequently described, and two could not be assigned with confidence. It is hypothesized that the unexpected abundance of species is due to a phenomenon which we term «host-vector "fidelisation"». Indeed, the combination of the eco-biological characteristics of the host (mating pairs in contiguous but strictly defined territories) with those of the vector (numerous *Aedes* species with distinct behavior), would generate fragmentation of the niches. This type of isolation overlays others known for parasitic populations (geographical, circadian, microlocalisations), leading to the formation of independent host-parasite niches which in turn lead to speciation.

INTRODUCTION

L'examen du sang de Pies, *Pica pica* (L., 1758) de deux parcs périurbains du nord de Paris a révélé l'existence inattendue de 14 espèces différentes de *Plasmodium*.

Presque toutes les Pies sont infectées et dans la presque totalité des cas il s'agit d'infections mixtes par plusieurs espèces. Une même Pie peut héberger jusqu'à 7 espèces différentes de *Plasmodium*.

En analysant les conditions particulières de nos deux lieux de prospection nous sommes conduits à accorder une importance particulière à une spéciation secondaire à un isolement par fidélisation du couple hôte-vecteur.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Matériel biologique

Trente trois, Pies ont été capturées dans le cadre d'un programme de recherches sur le fonctionnement et la dynamique de cette espèce. Les captures ont été effectuées par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (C.R.B.P.O.) du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Les Pies proviennent de deux grands parcs périurbains, situés au Nord-est de Paris : Le Parc de La Courneuve : N 48°57'21'' / E 02°24'20'' et le Parc du Sausset : N 48°57'28'' / E 02°30'59'' ; s'étendant respectivement sur 400 ha pour le premier et 200 ha pour le second. Vingt six Pies, ont été capturées d'Avril à Juin 2005 et sept en Avril 2006 (cf. Tableau 1) et certaines ont été maintenues en captivité puis relâchées en fin d'étude.

En plus des *Plasmodium*, des infections fréquentes par *Haemoproteus* Kruse, 1890 et peu fréquentes par *Leucocytozoon* Berestneff, 1904 *Trypanosoma* Gruby, 1843, et *Lankesterella* Labbé, 1899, ont été observées.

Méthodes d'étude

Un prélèvement sanguin est fait dans la veine brachiale et, pour certaines, plusieurs prélèvements espacés de quelques heures à plusieurs semaines sont effectués.

Les frottis sont fixés par le méthanol 100% (Merck®) et colorés pendant une heure par le colorant de Giemsa (Merck®) dilué à 10% dans du tampon phosphate (pH=7,4). Les lames ne sont examinées qu'après avoir été montées à l'Eukit® pour éviter la décoloration du frottis par l'huile à immersion. Des échantillons de sang sont cryopréservés à -20°C directement ou à -80°C dans une solution v/v de D.M.S.O. (Sigma®) à 20% pour une analyse moléculaire ultérieure.

Matériel type

En raison du polyparasitisme, nous avons rejeté la désignation d'hapantotypes et choisissons pour chaque espèce un holotype constitué par un schizonte caractéristique de l'espèce, clairement marqué par un cercle gravé au diamant sur la lamelle du frottis, et photographié sur la Planche 15. Ces types sont déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, dans la collection du laboratoire de Parasitologie Comparée et Modèles Expérimentaux, sous les numéros 438 LV, tiroir PXIII, 51 à 60.

DESCRIPTIONS

Critères d'identification et principaux caractères morphologiques

Nous avons utilisé les critères morphologiques classiques (cf. Garnham, 1966 ; Valkiunas, 2005): forme des gamétocytes; taille des schizontes; abondance du cytoplasme; nombre et distribution des noyaux et en particulier dispersion au sein du cytoplasme ou bien, bourgeonnement périphérique; caractères du pigment; position dans la cellule-hôte; effet sur le globule rouge.

Les gamétocytes arrondis ont été faciles à rattacher aux 4 espèces correspondantes.

Par contre les gamétocytes allongés ont été plus difficiles à identifier du fait du nombre élevé d'espèces. Les identifications proposées s'appuient sur leur coexistence avec les espèces présentes chez le même individu et avec les principaux éléments morphologiques : taille, forme, place et effet sur l'hématie.

L'analyse morphologique des gamétocytes confirme que les observations de Hawking *et al.*, 1969, sur l'évolution du pigment de *P. gallinaceum* Brumpt, 1935, parasite de la

Poule, se vérifiaient chez toutes les espèces, que les gamétocytes soient ronds ou allongés. Le pigment est d'abord rassemblé en grains à une extrémité (gamétocytes allongés) ou près d'un bord (gamétocytes ronds), puis se déplace vers le milieu pour se disperser. Il s'agglomère ensuite en plusieurs masses dans le gamétocyte vieillissant. Nous n'avons figuré cette évolution que pour *P. bioccai* n. sp. et *P. dorsti* n. sp. décrits ci-dessous.

Il est important de noter que les caractéristiques morphologiques ne sont observables que sur des infections modérées (0,5%, au maximum). Au dessus de cette parasitémie, la morphologie est altérée et le diagnostic devient aléatoire. Au cours de ce travail nous nous basons essentiellement sur les descriptions originales.

Certaines descriptions originales correspondent manifestement à des infections mixtes et les redescriptions et les synonymies sont hasardeuses et, à fortiori, lorsque l'hôte et la région géographique ne correspondent pas à celles du matériel type.

Descriptions morphologiques des espèces de *Plamsodium* détectées chez les Pies

***Plasmodium ghadiriani* n. sp.**

L'espèce est dédiée à Esmail Ghadirian.

Matériel holotype sur la lame : 356 LV.

Le jeune schizonte à 2-3 noyaux est, en position latérale le long du noyau du globule rouge dont il dépasse souvent un pôle. De forme allongée, incurvée, dodue, occupant parfois presque tout l'espace entre noyau et membrane du globule rouge, son cytoplasme bleu est abondant et contient quelques vacuoles blanches. Le pigment est noir en grains de petite taille et situé à une extrémité.

En grandissant, le schizonte s'allonge, en boudin. Au début il contient trois à six masses chromatiniennes assez grandes, denses, irrégulières et espacées dans un cytoplasme bleu abondant, l'ensemble évoquant un début de cytomérisation. Les masses chromatiniennes occupent de plus en plus de volume puis, se fragmentent et finissent par former, dans le schizonte âgé, 18 à 24 noyaux régulièrement répartis dans le cytoplasme.

Le schizonte âgé occupe tout l'espace entre noyau et bord du GR (globule rouge). Il dépasse un pôle du noyau de l'hématie, peut être incurvé à ce niveau et atteint ou dépasse légèrement le pôle opposé.

Le GR est légèrement élargi et son noyau, est fréquemment repoussé latéralement par les formes âgées.

Le pigment, parfois dispersé chez le schizonte jeune se rassemble en amas de plusieurs grains parfois agglomérés en une masse noire.

Comme les schizontes, les gamétocytes sont allongés entre noyau et bord du GR, repoussant le noyau de la cellule hôte. Ils sont d'abord droits, courts, avec un pigment rassemblé à une extrémité puis plus dodus, avec une extrémité un peu rétrécie et l'autre élargie dépassant le noyau du GR et légèrement inclinée à ce niveau. Les gamétocyte et les schizontes âgés contiennent de nombreuses petites vacuoles.

Diagnostic différentiel :

Les différences avec *P. tranieri* n. sp. sont traitées ci-dessous avec cette espèce.

P. ghadiriani doit être différencié des espèces ayant comme lui de grands schizontes et des gamétocytes allongés.

Il diffère de *P. lophurae* Coggeshall, 1938, parasite de *Lophura ignita* (Shaw, 1798), redéfini par Grès et Landau, 1997, et de *P. bigueti* Landau *et al.*, 2003, parasite de *Passer domesticus* (L., 1758) par le nombre plus élevé de noyaux (18-24 contre 14 au maximum pour *P. lophurae*, et *P. bigueti*).

P. ghadiriani diffère de *P. circumflexum* Kikuth, 1931, parasite de *Turdus pilaris* L., 1758 par la forme générale de ses gamétocytes et schizontes, qui sont seulement incurvés à une extrémité alors que ceux de *P. circumflexum* ont tendance à entourer le noyau du GR.

Enfin, l'espèce la plus proche morphologiquement est *P. fallax*, parasite de *Syrnium nuchale* (= *Strix woodfordii nuchalis*) (Sharpe, 1870) décrit par Schwetz, 1930 et redéfini par Garnham, 1966, à partir du matériel de Schwetz. Les deux espèces diffèrent par le nombre de mérozoïtes (18 à 24 pour *P. ghadiriani*, "jusque 16", selon Schwetz, pour *P. fallax*). *P. fallax* diffère également de notre espèce par le caractère amiboïde des jeunes

schizontes, qui envoient des filopodia dans le GR, la présence "caractéristique" selon Garnham d'une ou deux conspicuous : grandes vacuoles blanches au lieu des nombreuses petites vacuoles de *P. ghadiriani*.

Selon Schwetz dans sa description de *P. fallax*, " Ce qui distingue avant tout, les formes en division de notre espèce de toutes les autres espèces connues, c'est leur forme allongée en vrai croissant dont les extrémités englobent les extrémités du noyau du globule rouge", ce qui n'est pas le cas de *P. ghadiriani*. Enfin, les gamétocytes et les schizontes de notre parasite déplacent le noyau du GR, ceux de *P. fallax* non.

***Plasmodium tranieri* n. sp.**

L'espèce est dédiée à Michel Tranier.

Matériel holotype sur la lame : 341 LV.

Les jeunes schizontes ont un contour irrégulier, sont allongés le long du noyau du GR séparés de lui par un fin espace. Ils contiennent une chromatine granuleuse, mal limitée, un cytoplasme peu abondant et quelques vacuoles blanches. Le pigment est déjà rassemblé sous forme de quelques granules.

En se développant il s'allonge, reste peu incurvé et dépasse une extrémité du noyau du GR. Douze ou le plus souvent 14 noyaux s'individualisent en bourgeonnant à sa périphérie, en formant deux rangées parallèles de noyaux faisant saillie latéralement. Le cytoplasme central est toujours peu abondant et clair. L'hématie et son noyau ne sont pas modifiés.

Les gamétocytes ne modifient pas la cellule hôte, s'incurvent et s'élargissent au niveau d'un pôle de l'hématie et n'atteignent pas le pôle opposé.

Diagnostic différentiel :

L'espèce doit être comparée à *P. ghadiriani* avec lequel elle coexiste parfois. Elle s'en différencie par sa forme plus droite et plus étroite, par le nombre de noyaux (12-14 au lieu de 18-24), par l'effet sur le GR rarement altéré chez *P. tranieri*, avec son noyau constamment déplacé par *P. ghadiriani*, et enfin et surtout par la disposition des noyaux, périphériques et saillants chez *P. tranieri*, régulièrement dispersés dans le cytoplasme pour *P. ghadiriani*.

P. tranieri doit également être comparé aux espèces suivantes :

P. gundersi Bray, 1962, parasite de *Strix woodfordii* (Smith, 1834) dont les schizontes et les gamétocytes sont beaucoup plus minces et réguliers que ceux de *P. tranieri* et dont le cytoplasme ne contient pas de vacuoles, contrairement à ce dernier.

P. lophurae produit 10-12 noyaux, au lieu de 14 pour *P. tranieri*. De plus, *P. tranieri* a un contour plus régulier et moins amiboïde que *P. lophurae* et contrairement à ce dernier ses schizontes n'entourent pas partiellement le noyau du GR.

P. bigueti produit moins de mérozoïtes que *P. tranieri*, (10-12 au lieu de 12-14). Il s'amenuise vers une extrémité pouvant envoyer un prolongement nucléo-cytoplasmique dans l'hématie. Il est plus accolé que *P. tranieri* à la membrane du GR en laissant un espace plus large entre schizonte et noyau du globule rouge.

Enfin, l'espèce la plus proche morphologiquement est *P. fallax* selon la description originale et sa redéfinition par Garnham, 1966. Notre espèce en diffère, comme *P. ghadiriani* (cf. plus haut), par le caractère non amiboïde des jeunes schizontes, l'absence de « filopodia » dans le GR, l'absence de grandes vacuoles blanches.

De plus, les gamétocytes de *P. fallax* ont tendance à englober les deux extrémités du noyau du GR, ceux de *P. tranieri* débordent un seul pôle de ce noyau et n'atteignent pas le pôle opposé.

***Plasmodium lenoblei* n. sp.**

L'espèce est dédiée à Dominique Richard-Lenoble.

Matériel holotype sur la lame : 376 LV.

L'espèce est caractérisée par sa position au sommet du GR, coiffant son noyau. Les jeunes schizontes laissent un espace, qui disparaît avec les formes âgées, entre parasite et noyau du GR. Trophozoïtes et schizontes sont larges dans leur partie moyenne, s'amincissant vers les extrémités. Certains ont une extrémité se prolongeant plus bas que l'autre le long du noyau du globule rouge.

Le cytoplasme est abondant, parsemé de vacuoles de différentes tailles. D'abord, grands et mal individualisés, les masses nucléaires se fragmentent en 12 à 14 noyaux,

régulièrement dispersés dans le cytoplasme. Le pigment en grains noirs assez grossiers est rassemblé, en position variable, souvent à une extrémité.

Les gamétocytes sont allongés, minces et arqués, également en position apicale ou sub-apicale. Le GR n'est pas modifié.

Diagnostic différentiel :

L'espèce doit être comparée à *Plasmodium polare* Manwell, 1934, redécrit par cet auteur en 1935, parasite de *Petrochelidon pyrrhonota* (Vieillot, 1817). Celui-ci diffère de notre espèce par son caractère plus trapu, et moins enveloppant pour le noyau du GR et par la présence de travées de chromatine reliant les noyaux des schizontes, non observées chez *P. lenoblei*. Les gamétocytes de notre espèce sont beaucoup plus minces que ceux de *P. polare* et en position apicale et non latérale.

Nous désignons donc le matériel des Pies françaises sous un autre nom que celui du *Petrochelidon* américain.

***Plasmodium dherteae* n.sp.**

L'espèce est dédiée à Michèle Dherte.

Matériel holotype sur la lame : 95 JM.

Schizontes et gamétocytes sont en position latérale, laissant un espace plus ou moins étroit entre parasite et noyau du GR.

Les plus jeunes schizontes identifiés ont 3-4 noyaux assez grands, arrondis, alignés le long du noyau du GR, très peu de cytoplasme et un pigment aggloméré en une masse noire médiane.

Les schizontes encore immatures, restent allongés parallèlement au noyau du GR, rarement obliques le dépassant parfois à une extrémité; ils sont de forme générale irrégulière, parfois sinueuse. La répartition des noyaux est irrégulière. Ils sont arrondis ou allongés, d'abord en amas mal limités, séparés par de larges vacuoles puis en deux rangées irrégulières, bourgeonnant à partir d'un cytoplasme vacuolé et très peu chromophile; il existe généralement un noyau terminal. Leur nombre moyen est de 8, les formes à 6 et 10 noyaux n'étant pas rares. Le pigment est aggloméré et latéral.

Schizontes et gamétocytes ne déplacent ni ne modifient l'hématie ou son noyau et s'ils sont parfois contre ce dernier il ne semble pas y avoir de réel accollement. Tous deux ont une forme droite, rigide, ou légèrement incurvée. Le pigment du gamétocyte, lorsqu'il est rassemblé, entoure une vacuole.

Diagnostic différentiel :

L'espèce la plus proche est *P. octamerium* Manwell, 1968, parasite de *Vidua macroura* (Pallas, 1764).

Il s'agit d'un *Plasmodium* trouvé chez un *Vidua* importé d'Afrique par un marchand et décrit chez le Canari, *Serinus canaria* (L., 1758) inoculé avec le sang du *Vidua*.

Les caractères communs des deux espèces sont le même nombre moyen de noyaux (8), la position latérale dans l'hématie qui n'est pas modifiée et les gamétocytes allongés. Ils diffèrent par l'absence de "filamentous pseudopodium" chez le trophozoïte, la taille du parasite qui peut atteindre presque la longueur du GR parasité par *P. octamerium* et dépasse rarement celle du noyau du GR de *P. dheriteae*, enfin, par les gamétocytes larges et encerclant souvent le noyau du GR parasité par *P. octamerium* plus étroits et peu incurvés chez *P. dheriteae*.

***Plasmodium hexamerium* Huff, 1935**

Parasite de *Sialia sialis sialis* (L., 1758) au Kansas (USA), décrit chez le Canari inoculé avec le sang du *Sialis*.

Petit *Plasmodium* apical ou sub-apical. Les plus jeunes schizontes identifiés à cette espèce ont un cytoplasme bleu, contenant quelques vacuoles blanches et des noyaux périphériques qui, en évoluant, bourgeonnent à la périphérie du cytoplasme. Par la suite le schizonte devient de forme irrégulière avec le plus souvent 6 noyaux (exceptionnellement 4 ou 8) qui font saillie vers l'extérieur à partir d'un cytoplasme qui s'éclaircit peu à peu.

Nous n'avons pas observé de différences morphologiques entre notre parasite et la description et les illustrations de cet auteur.

***Plasmodium valkiunasi* n. sp.**

L'espèce est dédiée à Gediminas Valkiūnas.

Matériel holotype sur la lame : 353 LV.

Les schizontes ont une forme en éventail et des mérozoïtes allongés très caractéristiques.

La plus jeune forme observée a trois noyaux granuleux, un cytoplasme clair et vacuolé et un pigment rassemblé à l'opposé des noyaux. Elle a déjà une forme caractéristique, triangulaire. Au cours de la multiplication des noyaux le schizonte acquiert une forme en éventail; les noyaux sont d'abord arrondis, alignés en arc de cercle disposés le long du côté convexe de l'éventail avec un cytoplasme devenant de plus en plus clair et vacuolé. Le pigment est en grains de petite taille agglomérés lâchement le long du bord plat de l'éventail. Par la suite les noyaux s'allongent formant une palissade en demi cercle dans laquelle nous avons compté de 12 à 14 noyaux. Leur place dans le GR est apicale ou subapicale, ils l'arrondissent et déplacent son noyau soit vers une extrémité soit latéralement ou enfin, obliquement.

Les gamétocytes sont allongés et, comme les schizontes, arrondissent le GR et déplacent son noyau. Ils ont le bord interne ou les deux bords ondulés et ne sont pas en contact avec le noyau du GR ni avec la membrane de l'hématie.

Diagnostic différentiel :

Sa forme en éventail ouvert le différencie de tous les *Plasmodium* décrits chez les oiseaux.

Les mérozoïtes allongés l'apparentent à *P. elongatum* Huff, 1930 décrit à partir d'une souche trouvée chez un Canari captif à Baltimore (U.S.A.).

Cependant aucune forme n'a été observée dans les réticulocytes ce qui est la localisation habituelle de *P. elongatum*. De plus la forme triangulaire des schizontes jeunes et en éventail des stades âgés, différencie *P. valkiunasi* des formes arrondies jusqu'à maturité, décrites par Huff.

***P. snounoui* n. sp.**

L'espèce est dédiée à Georges Snounou.

Matériel holotype sur la lame: 339 LV.

Les trophozoïtes et les schizontes siègent en position latérale, plus proche d'une extrémité que de l'autre, débordant parfois légèrement un pôle des noyaux du GR auxquels ils sont étroitement accolés. Le cytoplasme est d'abord bleu, puis devient très clair dans le schizonte âgé.

Les noyaux au nombre de 6 à 8, sont d'abord arrondis puis, deviennent allongés, bourgeonnant en semi couronne irrégulière à l'opposé du noyau du GR. Le pigment est constitué par un ou deux petits grains chez le trophozoïte ou le schizonte jeune. Il est, chez les schizontes plus âgés, sous forme d'une petite masse noire irrégulière, accolée au noyau du GR.

Nous lui rattachons les gamétocytes allongés présentant la même position dans l'hématie et le caractère "accolé" au noyau du GR.

Ils sont courts, trapus, dépassent très peu le noyau du GR. Au niveau de l'accolement une excroissance du noyau du GR est souvent observée. Un granule chromatinien accessoire peu chromophile est visible.

Diagnostic différentiel :

L'espèce ne ressemble à aucune autre décrite chez les Oiseaux. Son caractère le plus frappant est son accolement étroit au noyau du GR. Nous le comparons donc à *P. nucleophilum* Manwell, 1935, parasite de *Dumetella carolinensis* (L., 1766) qui présente ce caractère.

P. snounoui diffère de *P. nucleophilum* par les caractères suivants : forme en semi couronne peu allongée, et non, le plus souvent franchement allongée pour *P. nucleophilum*, nombre de noyaux, 8 en moyenne chez le premier, 6-7 chez le second; absence de déplacement du noyau du GR par les schizontes âgés de *P. snounoui* et position latérale et non apicale, très différente de celle de *P. nucleophilum* dessiné par Manwell (1935, Planche I, Fig. 15 et 16) qui était considérée par cet auteur comme "especially characteristic".

***Plasmodium golvani* n. sp.**

L'espèce est dédiée à Yves Golvan.

Matériel holotype sur la lame : 357 LV.

L'espèce se développe à la fois au sommet de l'hématie où elle occupe presque tout l'espace et le long du noyau où elle envoie un prolongement d'abord à prédominance cytoplasmique puis dans lequel se multiplient également des noyaux.

Nous n'avons observé qu'un seul schizonte proche de la maturité contenant approximativement 28 noyaux. Le pigment est formé par des granules assez fins rassemblés dans le prolongement latéral du schizonte.

Les gamétocytes ont une forme évoquant celle des schizontes, élargis vers l'une des extrémités et amincis le long du noyau de l'hématie. Cette dernière n'est pas modifiée par le parasite.

Diagnostic différentiel :

L'espèce qui nous paraît la plus proche de *P. golvani* est *P. anasum* Manwell et Kuntz, 1965, parasite de *Anas clypeata* L., 1758, qui comme notre parasite occupe le sommet du globule rouge et "s'allonge par une extrémité le long du noyau du GR". Il en diffère par le nombre de noyaux (28 comptés dans un schizonte de *P. golvani*, 18 au maximum pour *P. anasum*). Les gamétocytes de *P. anasum* encerclent le noyau du GR, ceux de *P. golvani* atteignent au maximum les extrémités du GR.

***Plasmodium relictum*, (Grassi et Feletti, 1891)**

L'espèce observée chez la Pie est très proche de *P. relictum*, parasite de *Passer hispaniolensis* (Temminck, 1820) de Sicile, mais nous la décrivons néanmoins en raison de quelques faibles différences avec celui-ci.

Le parasite siège le plus souvent dans un GR dont le noyau est déplacé vers une extrémité, partiellement basculé ou perpendiculaire au grand axe. Les schizontes se développant le long du noyau qu'ils repoussent latéralement sont plus rares.

L'hématie est fréquemment élargie et très déformable.

Les noyaux sont d'abord assez gros, périphériques peu nombreux puis se divisent, restent plus ou moins périphériques, en couronne, avec un cytoplasme très peu abondant, surtout au centre où une zone claire est observée. Le schizonte a un contour irrégulier,

grossièrement arrondi. Les noyaux au nombre de 14 (12 à 18) font légèrement saillie vers l'extérieur.

Le pigment est en grains noirâtres, assez grossiers, rassemblés mais non agglomérés, sauf en fin de maturation.

Les gamétocytes sont ronds, ellipsoïdes ou ovalaires et ont tendance à s'allonger en vieillissant et à acquérir un contour irrégulier. Ils ont parfois une forme allongée, mais restent relativement courts et déplacent fortement le noyau du globule rouge. Celui-ci a le même caractère déformable qu'avec les autres stades.

Statut taxonomique :

Plasmodium relictum a été décrit par Grassi et Felletti en 1891 chez *Passer hispaniolensis* en Sicile, puis, redécrit par Raffaele en 1931, chez le même oiseau et dans la même localité. Landau *et al.*, 2003, le redécrivent chez *Passer domesticus* en France. Le parasite de *Pica pica* présente quelques faibles différences avec celui du *Passer domesticus* : en particulier une déformabilité plus prononcée du GR et une couronne de noyaux plus régulière que celle des descriptions précédentes. Ces différences sont très faibles et nous préférons le désigner sous le nom de *relictum*.

Comme le *P. relictum* du *Passer domesticus* et du *Passer hispaniolensis*, le parasite de la Pie se différencie très nettement des deux espèces décrites ci-dessous (*P. dorsti* n. sp. et *P. bioccai* n. sp.) et de *P. maior* Raffaele, 1930, parasite de *Passer hispaniolensis* par le nombre beaucoup plus faible de noyaux (14 au lieu de 24 à plus de 30) et par leur disposition: ceux de *P. relictum* sont périphériques saillants autour d'un cytoplasme peu abondant, alors qu'ils sont dispersés à l'intérieur de la masse cytoplasmique qui est abondante chez les trois autres.

Corradetti *et al.*, 1970, ont redécrit sommairement les stades érythrocytaires observés chez des Moineaux de la localité d'origine de *P. relictum* en Sicile et déposé des néohapantotypes dans la collection de la Wellcome Foundation. Le nombre moyen de mérozoïtes (14) à maturité correspond bien à celui de *P. relictum*, cependant, le nombre non négligeable de schizontes produisant de 18 à 24 mérozoïtes nous fait penser à une infection concomitante par *P. maior*.

***P. dorsti* n. sp.**

L'espèce est dédiée à la mémoire de Jean Dorst.

Matériel holotype sur la lame : 357 LV.

Les schizontes jeunes ont déjà certains des caractères du schizonte âgé: forme irrégulière, cytoplasme abondant et chromatine granuleuse irrégulière, mal limitée. Le noyau du GR est repoussé vers une extrémité, parallèlement au grand axe ou le plus souvent oblique; le GR lui-même est encore modérément arrondi et peu ou pas encore décoloré. Les schizontes âgés ont une forme de plus en plus irrégulière, la chromatine se fragmente en quelques masses granuleuses et de grandes tailles, le globule rouge commence à se décolorer.

Proche de la maturité, le schizonte remplit les 3/4 du GR. Les noyaux des stades précédents se sont fragmentés en une série de plus petites masses de chromatine qui restent d'abord groupées puis se dispersent. Ils peuvent également être disposés en rangées irrégulières, séparées par des zones lacunaires. Le GR est complètement décoloré, à l'exception de la périphérie, il s'élargit et se déforme parfois et son noyau est repoussé contre un bord.

Un schizonte presque mûr a été observé avec 32 noyaux, mais ceux-ci sont la plupart du temps impossibles à compter et nous les évaluons à plus de 30.

Le pigment est abondant, noir, d'abord plus ou moins dispersé, puis s'agglutinant pour former, proche de la maturité, une masse noire, réfringente.

Comme les schizontes, les gamétocytes décolorent le GR et déplacent son noyau tantôt latéralement, tantôt vers une extrémité. Ils sont, plus grands que ceux de *P. bioccai*, d'abord ovalaires (formes jeunes) puis allongés ellipsoïdes et enfin déformé, avec des bords irréguliers à fins prolongements.

Diagnostic différentiel:

Les différences avec *P. bioccai* n. sp. sont détaillées ci-dessous.

P. dorsti diffère de *P. maior* Raffaele, 1930, parasite de *Passer*, par sa forme beaucoup plus tourmentée, par le nombre de noyaux (28 à plus de 30 pour *P. dorsti*, 20 à 24 pour *P.*

maior), par sa plus grande taille, et par les déformations du GR nettement plus importantes qu'avec *P. maior*.

***P. bioccai* n. sp.**

L'espèce est dédiée à la mémoire d'Ettore Biocca.

Matériel holotype sur la lame : 344 LV.

Les schizontes immatures, qu'ils soient jeunes ou plus âgés sont ronds, bien limités, avec un contour régulier.

Le cytoplasme est abondant, avec des noyaux grands, granuleux, mal individualisés, d'abord répartis dans la masse, puis plutôt prédominants en périphérie mais ne faisant pas saillie vers l'extérieur.

Les schizontes âgés arrondissent complètement le globule rouge, le remplissent presque entièrement et ne le décolorent pas. Le noyau, repoussé contre la membrane, est ellipsoïde ou rond et fréquemment plus petit et dense que les noyaux des hématies voisines. Les noyaux des schizontes âgés sont difficiles à compter avant la maturité complète, car mal individualisés. Quelques schizontes mûrs ou presque mûrs, contenaient 24 à environ 30 noyaux. Le pigment, noir, grossier, central ou périphérique, est souvent associé à une vacuole.

Les gamétocytes sont ronds ou presque, avec un granule chromatinien accessoire net et un pigment réparti en fonction de leur âge comme illustré (Plate 2, 7-12).

Diagnostic différentiel :

P. bioccai diffère de *P. dorsti* par la forme générale régulière chez le premier, irrégulière chez le second.

P. bioccai diffère également de *P. dorsti* par le nombre de noyaux à maturité, un peu moins élevé (24 à 30 pour le premier contre 28 à plus de 30 pour le second) et par l'effet sur le GR: arrondi, non décoloré avec un noyau dense, repoussé vers un pôle du GR perpendiculairement à son grand axe par *P. bioccai*, élargi et surtout décoloré, avec un noyau allongé et basculé obliquement ou allongé contre la membrane du GR par *P.*

dorsti. Les noyaux des formes âgées sont prédominants à la périphérie chez *P. bioccai* répartis dans la masse du schizonte chez *P. dorsti*.

P. bioccai et *P. maior*, ont en commun l'abondance du cytoplasme mais le premier est plus grand et a un nombre supérieur de noyaux (24 à 30 vs 20 à 24). *P. maior* a un contour irrégulier alors que celui de *P. bioccai* est lisse.

***Plasmodium beaucournui* n. sp.**

L'espèce est dédiée à Jean-Claude Beaucournu.

Matériel holotype sur la lame : 339 LV.

Les jeunes schizontes à 4-6 noyaux siègent au sommet du GR, ou en position latéro-apicale, le plus souvent déjà en contact avec le noyau du GR. Les noyaux sont périphériques, granuleux, grands, mal limités, le cytoplasme abondant parsemé de vacuoles. Par la suite, les schizontes s'allongent, pouvant atteindre les deux tiers de la longueur du noyau du GR et occupent toute la largeur de l'hématie tout en s'incurvant au contact du noyau. Le pigment est d'abord formé par des grains individuels noirs rassemblés sur une petite surface et s'agglomère à maturité en une à deux masses réfringentes.

Le schizonte mûr a un contour irrégulier, quelques noyaux faisant saillie vers l'extérieur et produit 12 à 14 noyaux.

Le noyau du globule rouge est souvent légèrement basculé, comme repoussé par le parasite, mais la cellule hôte ne présente pas d'autres anomalies.

Les gamétocytes présentent les mêmes caractères (forme, position, effet sur le GR) que les schizontes. Ils sont apicaux ou latéro-apicaux. Leur forme ellipsoïde, plus ou moins allongée, nous incite à les rattacher des gamétocytes de type rond.

Diagnostic différentiel :

P. hegneri Manwel et Kuntz, 1966, parasite de *Anas crecca crecca* L. 1758, nous paraît être l'espèce la plus proche de la notre. Cependant, les auteurs ont probablement eu affaire à un mélange d'espèces. Certains stades décrits sous le nom de *P. hegneri* sont proches des stades équivalents de *P. beaucournui* : trophozoïtes accolés au noyau du GR,

schizontes apicaux ou sub-apicaux, évoluant en contact du noyau du GR, gamétocytes ronds ou ovales.

Les deux espèces diffèrent par, l'absence dans le trophozoïte de *P. beaucournoi* de grandes vacuoles blanches et de fins pseudopodes chez le jeune schizonte, caractéristiques de *P. hegneri*.

Plasmodium sp. 1

Les parasites siègent au sommet du GR, contre la membrane apicale, laissant un large espace entre eux et le noyau du GR; ils sont allongés, incurvés, épousant la forme de l'hématie. Le jeune trophozoïte est déjà allongé et contient une grande vacuole. Les plus jeunes schizontes observés ont presque la taille des schizontes mûrs mais ne contiennent que deux noyaux espacés et quelques grandes vacuoles.

Les schizontes proches de la maturité contiennent 8 à 10 noyaux de petite taille et une grande vacuole blanche ou plusieurs plus petites. Le pigment est rassemblé en un amas noir médian ou submédian.

Diagnostic différentiel :

En raison de sa localisation au sommet du GR et de sa forme, *Plasmodium sp. 1* doit être comparé à *P. lenoblei*.

Il en diffère par sa plus petite taille, le nombre de noyaux, 8 à 10 contre 12 à 14 pour *P. lenoblei*, par son éloignement du noyau du GR qui est coiffé par *P. lenoblei* et par la plus grande taille des vacuoles.

Plasmodium sp. 2* proche *P. rouxi

C'est un petit parasite dont les schizontes ont quatre noyaux disposés par paires opposées, rattachées au centre par un fin filament de cytoplasme. Le pigment est représenté par 3 grains centraux. Nous n'avons trouvé que trois schizontes de ce type et pas de gamétocytes.

Diagnostic différentiel :

Il est proche de *P. rouxi* Sergent *et al.*, 1928, parasite de *Passer hispaniolensis* en Algérie; les formes observées n'en diffèrent que par la quantité de pigment produite (3

grains au lieu de 2). Etant donné le faible nombre de formes trouvées nous ne pouvons pas le différencier du parasite du Moineau algérien.

Tableau 1 : Tableau dichotomique des espèces identifiées chez les *Pica pica* d’Ile-de-France

- 1-(8) gamétocytes arrondis ou ovalaires.
- 2-(3) parasite adossé au noyau du GR qui est peu déplacé, GR non déformé ou décoloré position apico-latérale.
.....*beaucournui*
- 3-(2) parasite non adossé au noyau du GR qui est fortement déplacé, GR déformé ou décoloré, position médiane.
- 4-(5) GR agrandi et déformé irrégulièrement, schizontes en rosace, noyaux du schizonte périphériques, saillants, cytoplasme central, clair, peu abondant, 14 noyaux.....*relictum*
- 5-(4) GR agrandi et arrondi régulièrement, noyaux du schizonte répartis dans le cytoplasme, cytoplasme abondant, 24 à plus de 30 noyaux.
- 6-(7) GR non éclairci, schizonte arrondi à un contour lisse, pigment en rapport avec une vacuole, 24 à 30 noyaux.
.....*bioccai*
- 7-(6) GR décoloré, schizonte de forme irrégulière, pigment sans vacuole associée, plus de 30 noyaux.
.....*dorsti*
- 8 - (1) gamétocytes allongés.
- 9-(10) schizontes et gamétocytes adhérents au noyau du GR, cytoplasme peu abondant, noyaux groupés du côté opposé au noyau du GR.....*snounoui*
- 10-(9) schizontes et gamétocytes non adhérents au noyau du GR.
- 11-(12) schizontes en éventail, GR déformé noyaux des schizontes allongés, 14 noyaux.
.....*valkunasai*
- 12-(11) schizontes non en éventail, GR non déformé, noyaux non allongés
- 13-(14) petite espèce n'ayant que 4 noyaux.....*sp. 2 proche P. rouxi*
- 14-(13) espèces avec au moins 6 noyaux.
- 15-(16) schizontes d'abord apicaux et envoyant une digitation le long du noyau du GR, 28 noyaux.
.....*golvani*
- 16-(15) schizonte latéral ou apical, n'émettant pas de longue digitation le long du noyau du GR.
- 17-(22) schizontes apicaux.
18-(19) schizontes grossièrement arrondis, 6 noyaux.....*hexamerium*
- 19-(18) schizonte allongé, plus de 6 noyaux.

- 20-(21) Schizonte éloigné du noyau du GR, 8-10 noyaux, grande vacuole.*sp. 1*
- 21-(20) Schizonte coiffant le noyau du GR, 12-14 noyaux, cytoplasme avec petites vacuoles.*lenoblei*
 22-(17) schizontes latéraux.
- 23-(26) schizontes grands ou moyens, à bords parallèles, noyaux régulièrement distribués.
- 24-(25) schizonte grand, cytoplasme abondant, noyaux répartis dans la masse du schizonte, repousse le noyau du GR, 18-24 noyaux.
*ghadiriani*
- 25-(24) schizonte moyen, cytoplasme peu abondant, ne repousse pas le noyau du GR, 12-14 noyaux.*tranieri*
- 26-(23) schizonte petit, à bords non parallèles, noyaux irrégulièrement distribués, 8 noyaux.*dheratae*

Tableau 2 : Tableau des espèces de Plasmodium et autres hématozoaires détectés chez les Pies des deux Parcs Numéro de Pies

Date de capture	Parc de capture	Autres hématozoaires
		<i>P. beaucournui</i> , <i>P. valkiunasi</i> , <i>P. dhertae</i> , <i>P. sp.1</i> , <i>P. hexamerium</i> , <i>P. sp.2</i> , <i>P. snounoui</i>
211/04/2005	Courneuve	<i>P. relictum</i> , <i>P. tranieri</i> , <i>Haemoproteus</i> , <i>P. dhertae</i> , <i>sp.2</i> , <i>Haemoproteus</i> , <i>P. hexamerium</i> , <i>Leucocytozoon</i> , <i>P. bioccai</i> , <i>P. relictum</i> , <i>P. dhertae</i> , <i>P. snounoui</i> , <i>P. ghadiriani</i> , <i>P. tranieri</i> , <i>P. dhertae</i> , <i>P. lenoblei</i> , <i>Haemoproteus</i> , <i>P. ghadiriani</i> , <i>P. relictum</i> , <i>Trypanosoma</i> , <i>P. hexamerium</i> , <i>P. tranieri</i> , <i>P. bioccai</i> , <i>P. relictum</i> , <i>P. dorsti</i> , <i>P. bioccai</i> , <i>P. relictum</i> , <i>P. dorsti</i>
804/05/2005	Courneuve	<i>P. hexamerium</i> , <i>P. relictum</i> , <i>Haemoproteus</i> , <i>P. dhertae</i> , <i>P. snounoui</i> , <i>P. golvani</i> , <i>P. tranieri</i> , <i>P. relictum</i> , <i>P. valkiunasi</i>
1019/05/2005	Courneuve	<i>P. bioccai</i> , <i>Haemoproteus</i>
1119/05/2005	Courneuve	<i>e</i> , <i>Haemoproteus</i>
1231/05/2005	Courneuve	<i>Haemoproteus</i>
1302/06/2005	Courneuve	<i>P. bioccai</i> , <i>P. relictum</i> , <i>Haemoproteus</i>
1407/06/2005	Courneuve	<i>P. dhertae</i> , <i>P. ghadiriani</i> , <i>Haemoproteus</i> , <i>P. bioccai</i> , <i>P. tranieri</i> , <i>P. dorsti</i>
1607/04/2005	Sausset	<i>P. ghadiriani</i> , <i>Haemoproteus</i>
1707/04/2005	Sausset	<i>P. bioccai</i> , <i>P. bioccai</i> , <i>P. ghadiriani</i> , <i>P. dhertae</i> , <i>P. relictum</i> , <i>P. dorsti</i> , <i>P. tranieri</i> , <i>Haemoproteus</i> , <i>Lankesterella</i> , <i>P. bioccai</i> , <i>P. ghadiriani</i> , <i>P. dhertae</i>
2113/04/2005	Sausset	<i>P. tranieri</i> , <i>P. bioccai</i> , <i>P. relictum</i>
2213/04/2005	Sausset	<i>P. bioccai</i> , <i>P. relictum</i>
2302/05/2005	Sausset	<i>P. bioccai</i> , <i>P. relictum</i> , <i>P. tranieri</i>
2401/06/2005	Sausset	<i>P. dorsti</i> , <i>Haemoproteus</i>
2601/06/2005	Sausset	<i>P. bioccai</i> , <i>P. dorsti</i> , <i>Haemoproteus</i> , <i>P. dorsti</i> , <i>P. tranieri</i> , <i>P. relictum</i>
2827/04/2006	Sausset	<i>P. bioccai</i> , <i>Haemoproteus</i>
2927/04/2006	Sausset	<i>Haemoproteus</i>
3027/04/2006	Sausset	<i>P. ghadiriani</i> , <i>Haemoproteus</i>
3127/04/2006	Sausset	<i>t</i> , <i>Haemoproteus</i> , <i>P. bioccai</i> , <i>P. relictum</i> , <i>P. dhertae</i> , <i>P. snounoui</i>
3327/04/2006	Sausset	<i>Haemoproteus</i>
21/06/2005	15 Courneuve	<i>Haemoproteus</i>
11/04/2005	Courneuve	<i>Haemoproteus</i>
31/04/2005	Courneuve	<i>Haemoproteus</i>
412/04/2005	Courneuve	<i>Haemoproteus</i>
512/04/2005	Courneuve	<i>Haemoproteus</i>
612/04/2005	Courneuve	<i>Trypanosoma</i>
712/04/2005	Courneuve	<i>Haemoproteus</i>
904/05/2005	Courneuve	<i>Haemoproteus</i>
1907/04/2005	Sausset	<i>P. tranieri</i> , <i>Lankesterella</i>
2727/04/2006	Sausset	Es pèces de Plasmodium
3227/04/2006	Sausset	de Plasmodium
2013/04/2005	Sausset	1807/04/2005 Sausset

Le Tableau 2 indique la liste des *Plasmodium* identifiés chez chacune des Pies et le Tableau 1 est une classification dichotomique de ces *Plasmodium*. Cependant, ces données sont incomplètes puisque les formes jeunes, en particulier celles des petites espèces, ne peuvent être identifiées.

D'après le Tableau 2, les espèces *P. bioccai* (très proche de *P. maior*) et *P. relictum*, étant donné leur grande fréquence, pourraient constituer des formes ancestrales.

De plus, les groupements d'espèces mis en évidence dans le tableau dichotomique (Tableau 1) : *P. relictum*, *P. bioccai*, *P. dorsti* d'une part et *P. tranieri*, *P. ghadiriani*, *P. dhertae* d'autre part se retrouvent également, souvent dans le même hôte.

Connaissant la rapidité des phénomènes de spéciation (Chabaud et Durette-Desset, 1978), l'analyse croisée des deux tableaux pourrait laisser supposer des spéciations successives récentes. Mais, les données fournies par le Tableau 2, sont trop partielles pour étayer ces hypothèses.

Tableau 3 : Fréquence des différentes espèces de *Plasmodium* et des autres hématozoaires chez les Pies des deux Parcs Pour les 2 Parcs Courneuve Sausset

Parcs	Total Pies	<i>P. bioccai</i>	<i>P. relictum</i>	<i>P. tranieri</i>	<i>P. dhertae</i>	<i>P. dorsti</i>	<i>P. ghadiriani</i>	<i>P. hexamerium</i>	<i>P. snounoui</i>	<i>P. valkiunasi</i>	<i>P. sp.2</i> proche <i>P. rouxi</i>	<i>P. beaucournui</i>	<i>P. golvani</i>	<i>P. lenoblei</i>	<i>P. sp.1</i>	Total espèces de <i>Plasmodium</i>	Total Pies positives pour <i>Plasmodium</i>	Total Pies positives pour <i>Haemoproteus</i>	Total Pies positives pour <i>Leucocytozoon</i>	Total Pies positives pour <i>Trypanosoma</i>	Total Pies positives pour <i>Lankesterella</i>
Courneuve	33	15	6	9	6	8	7	4	4	2	2	1	1	1	1	14	14	21	11	2	2
Sausset	15	9	4	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	7	13	0	0	0
Total	48	24	10	15	6	8	7	4	4	2	2	1	1	1	1	21	21	34	11	2	2

Les données du Tableau 3, mettent en évidence un nombre d'espèces plus important au parc de la Courneuve (14) qu'au parc du Sausset (7). Le parc de la Courneuve avec une superficie deux fois supérieures (400 ha) à celle du parc du Sausset (200 ha), abrite une population estimée à 715 individus (avec un intervalle de confiance : [571-927]), alors qu'au parc du Sausset, la population est estimée à 170 individus (avec un intervalle de confiance : [119-274]) (*). On constate que la densité moyenne en Pies est supérieure au parc de la Courneuve (2 ind./ha), par rapport au Sausset (1,25 ind./ha), ce qui pourrait peut-être expliquer les différences dans le nombre espèces de *Plasmodium*. 29

(*) Les deux biotopes ainsi que les populations de *Pica pica* sont décrits dans Chiron & Julliard, 2006, (soumis).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Systematique des *Plasmodium* aviaires

Les caractères qui distinguent les *Plasmodium* d'Oiseaux sont souvent subtils et la solution généralement adoptée consiste à donner un seul nom, en supposant, lorsque la morphologie d'un parasite n'est pas identique, qu'elle a changé en passant d'un animal à l'autre. Il nous paraît donc dangereux, dans ce cas, de proposer des synonymies surtout lorsque l'hôte et la région géographique sont différents.

Une mise en synonymie éventuelle peut toujours être faite à la suite d'un travail expérimental mais ne peut être admise lorsqu'elle est faite par simple intuition.

Spéciations multiples des *Plasmodium*

De nombreux exemples, indiquent que la multiplication des espèces à l'intérieur d'un seul et même genre est un phénomène très courant en parasitologie. Dans nombre de cas, la morphologie d'un stade particulier (adulte chez les helminthes, oocyste chez les coccidies), permet une différenciation morphologique relativement facile. Elle met en évidence un polyparasitisme indiscutable. Dans le cas des *Plasmodium*, l'analyse purement morphologique est plus délicate puisqu'il n'y a pas de structure durable.

Les analyses moléculaires qui seraient importantes pour confirmer ces spéciations multiples ne peuvent être que secondaires à l'analyse morphologique en raison du polyparasitisme presque constant des infections naturelles.

Modes d'isolements et de spéciations chez les *Plasmodium* de Pies périurbaines

Les biologistes admettent tous que le phénomène de spéciation est étroitement lié à l'isolement. En dehors des espèces fossiles qui vivent dans un milieu parfaitement stable tout isolement va déterminer une spéciation.

Les *Plasmodium* de la Pie nous font soupçonner l'existence d'un nouveau mécanisme de spéciation que nous désignons comme "isolement par fidélisation du couple hôte-vecteur".

Nous pouvons donc considérer quatre modalités de spéciation :

i- isolement géographique qui ne présente pas de particularités chez les parasites.

ii- isolement par niches trophiques. La parasitologie nous offre des exemples très clairs de cette spéciation par colonisation d'organes ou de cellules différentes: les Oxyures de tortue (Petter, 1966), les Coccidies du Moineau (Grulet *et al.*, 1982) les Trichostrongylides (Chabaud et Durette-Desset, 1978) occupent différents niveaux du tube digestif ou à un même niveau des zones différentes de la villosité.

Le phénomène est plus discret dans le cas des *Plasmodium* de la Pie mais, comme nos descriptions le soulignent, les différentes espèces ont des localisations précises à l'intérieur de l'hématie.

iii- niches horaires: l'exemple le plus démonstratif est celui des *Isospora* du Moineau (Grulet *et al.*, 1982), dont les fèces sont négatives pendant la matinée, deviennent positives l'après midi, chaque espèce étant excrétée pendant une tranche horaire différente. Ce facteur ne peut être négligé chez les *Plasmodium* qui ont un cycle nyctéméral bien défini.

iv- isolement par fidélisation du couple hôte-vecteur.

Fidélisation du couple hôte vecteur

La diversité spécifique des *Plasmodium* parasites de la Pie est inattendue. Son explication réside à notre avis dans la biologie de l'hôte et du vecteur.

i- éthologie de la Pie: l'espèce est temporairement grégaire en hiver (hors de la période de transmission), période pendant laquelle de vastes rassemblements (dortoirs) sont observés (Birkhead, 1991). Dès le mois de Mars, les couples formés au sein des parcs urbains sont cantonnés à leur territoire pour toute la période de reproduction (jusque fin Juillet), et s'opposent le plus souvent à l'intrusion d'autres Pies. Les partenaires de chaque couple sont fidèles d'une année sur l'autre, de même qu'à leur territoire. L'appariement et le comportement territorial de la Pie pourraient impliquer un véritable isolement des couples même si les sites d'étude abritent de fortes densités de couples nicheurs. La fidélité au territoire et son occupation par le couple presque toute l'année serait plus marquées parmi les Pies nichant dans les habitats urbains (Chiron, com. pers.). De plus, les populations présentes dans les habitats urbains et périurbains sont de plus en plus

denses alors que la Pie disparaît des habitats peu urbanisé (Chiron *et al.*, 2006, (soumis)), ce qui favoriserait ce phénomène.

ii- biologie des *Aedes* : nous incriminons les *Aedes* comme étant les principaux vecteurs de ces parasites. En effet, les infections des Pies sont très précoces, surtout au cours de l'année 2005 (puisque toutes les Pies sont positives dès le 11 avril) et apparaissent plus tôt qu'en 2006 dont l'hiver a été prolongé (3 Pies négatives sur 7 le 27 avril). Cette précocité de l'infection nous fait donc penser que ce sont les Moustiques du genre *Aedes* qui sont les vecteurs naturels. En effet, même si quelques rares spécimens de *Culex* et *Culiseta* hibernent, ce sont les *Aedes* qui éclosent dès les premières pluies printanières et émergent ensuite en masse dès les premières chaleurs. Le Genre *Aedes* est très représenté en France, puisqu'il regroupe 27 des 63 espèces des Culicidæ de la faune française (Schaffner, 1998) et qu'en région Île-de-France, on en compte environ 14 espèces (Rageau *et al.*, 1970) qui présentent chacune des particularité éthologiques propres. Les gîtes larvaires des *Aedes*, constitués par des collections d'eaux temporaires sont beaucoup plus variés que ceux des autres Culicides et sont constitués dès la fin de l'hiver. Les relations Pies-vecteurs sont donc très variables d'un gîte à l'autre tout en étant stables d'une année à l'autre.

Il existe donc une multitude de micro-foyers où s'est établie, au cours des temps, une véritable fidélisation entre l'hôte et le vecteur, donc un isolement, et au cours de l'évolution une spéciation.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Ministère de l'agriculture, de l'alimentation, de la pêche et de la ruralité, et le Ministère de l'environnement pour nous avoir autorisé la capture, le transport et la détention des Pies de l'étude. Nous sommes reconnaissants à Denis Couvet et à la Direction du jardin des plantes qui nous a accordé toutes les facilités nécessaires à l'examen des Oiseaux. Nous remercions sincèrement A. Boucher de l'Organisation Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage pour ses conseils et son aide. Nous remercions également F. Gonnet-Gonzalez et S. Bertani pour leur aide durant ce travail .

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Birkhead T. The magpies. London: T & AD Poyser Ltd., 1991, 270 pp.
- Bray R.S. On the parasitic Protozoa of Liberia. VII - Haemosporidia of the owls. *Archives de l'Institut Pasteur Algérie*, 1962, 40, p. 201-207
- Brumpt E. Paludisme aviaire: *Plasmodium gallinaceum* n. sp. de la Poule domestique. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, Paris, 1935, 200, p. 783-785
- Chabaud A.G. & Durette-Desset M.C. Parasitisme par plusieurs espèces congénériques. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 1978, 103, (4), p. 459-464
- Chiron F. & Julliard R. Responses of songbirds to Black-billed magpie regulation in urban habitat. *Journal of Wildlife Management*, 2006, (submitted)
- Chiron F., Lee A. & Julliard R. Magpie dynamic in a dynamic landscape: new insight from an innovative methodology. *Oikos*, 2006, (submitted)
- Coggeshall L.T. *Plasmodium lophurae*, a new species of malaria parasite pathogenic for the Domestic Fowl. *American Journal of Hygiene*, 1938, 27, p. 615-618
- Corradetti A., Garnham P.C.C., Neri I., Scanga M. & Cavallini C. A redescription of *Plasmodium (Haemaboeba) relictum* (Grassi and Feletti, 1891). *Parassitologia*, 1970, 12, p. 1-10
- Garnham P.C.C. Malaria parasites and other Haemosporidia. Oxford: Blackwell, 1966, pp. 1114
- Grassi B. & Feletti R. Malariaparasiten in den Vögeln. *Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde*, 1891, 9, p. 403-409, 429-433, 461-467
- Grès V. & Landau I. Les *Plasmodium* de *Lophura* (Phasianidae): redescription de *P. lophurae* Coggeshall, 1938 et description de deux nouvelles espèces. *Zoosystema*, 1997, 19, p. 545-555
- Grulet O., Landau I. & Baccam D. Les *Isospora* du Moineau domestique ; multiplicité des espèces. *Annales de Parasitologie Humaine Comparée*, 1982, 57, (3), p. 209-235
- Hawking F., Worms M.E. & Gammage K. Duration of the mature gametocytes of *P. gallinaceum*. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 1969, 63, p. 421
- Huff C.G. *Plasmodium elongatum* n. sp., an avian malarial organism with an elongated gametocyte. *American Journal of Hygiene*, 1930, 11, p. 385-391
- Huff C.G. *Plasmodium hexamerium*, n. sp. from the Blue-Bird, inoculable to canaries. *American Journal of Hygiene*, 1935, 22, p. 274-277
- Kikuth W. Immunobiologische und Chemotherapeutische Studien an Verschiedenen Stämmen von Vogel malaria. *Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene I, Abt., Orig.*, 1931, 121, p. 401-409

- Landau I., Chabaud A.G., Bertani S. & Snounou G. Taxonomic status and re-description of *Plasmodium relictum* (Grassi et Feletti, 1891), *Plasmodium maior*, Raffaele, 1931 and description of *P. bigueti* n. sp. in sparrows. *Parassitologia*, 2003, 45, p. 119-123
- Manwell R.D. How many species of avian malaria parasites are there? *Journal of Parasitology*, 1934, 20, p. 334
- Manwell R.D. How many species of avian malaria parasites are there? *American Journal of Tropical Medicine*, 1935, 15, p. 265-283
- Manwell R.D. *Plasmodium octamerium* n. sp., an avian malaria parasite from the Pintail Whydah Bird *Vidua macroura*. *Journal of Protozoology*, 1968, 15, (4), p. 680-685
- Manwell R.D. & Kuntz R.E. A new species of *Plasmodium* from the Formosan Shoveller Duck. *Journal of Protozoology*, 1965, 12, (1), p. 101-104
- Manwell R.D. & Kuntz R.E. *Plasmodium hegneri* n. sp. from the European Teal *Anas c. crecca* in Taiwan. *Journal of Protozoology*, 1966, 13, (3), p. 437-440
- Petter A.J. Equilibre des espèces dans les populations de Nématodes parasites du colon des Tortues terrestres. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle.*, Nouvelle Série A, Zoologie, 1966, 39, p. 1-252
- Raffaele G. Osservazioni sui plasmodidi degli uccelli. *Rivista di Malariologia*, 1930, 9, (3), p. 209-218 + 1 pl.
- Rageau J., Mouchet J. & Abbonenc E. Répartition géographique des moustiques (*Dipera* : *Culicidæ*) en France. *Cahiers O.R.S.T.O.M. série Entomologie Médicale et Parasitologie*, 1970, vol. 8, (3), p. 289-318
- Schaffner F. A revised checklist of French mosquitoes. *European Mosquito Bulletin*, 1998, 2, p. 1-9
- Schwetz J. Sur un *Plasmodium* aviaire à formes de division allongées, *Plasmodium fallax*, n. sp. *Archives de l'Institut Pasteur d'Algérie*, 1930, 8, p. 289-296
- Sergent E., Sergent E. & Catanei A. Sur un parasite nouveau du paludisme des oiseaux. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, Paris, 1928, 186, p. 809-811
- Valkiūnas G. Avian Malaria Parasites and other Haemosporidia. CRC Press, Boca Raton, Florida, 2005, pp. 934

Bibliographie de la these

- Agreste Chiffres et Données Agriculture 2003. Indicateurs paysagers élaborés à partir de l'enquête sur l'utilisation du territoire (TERUTI). In, vol. 151, Ministère de l'Agriculture de l'Alimentation de la Pêche et des Affaires rurales, p 72.
- Ackerman, J. T., et al. 2004. Is predation on waterfowl nests density dependent? Tests at three spatial scales. - *Oikos* 107
- Aebischer, N. J. 1997. Impact of hunting on the population dynamics of wild birds. - *Gibier Faune Sauvage* 14:183-200.
- Alberti, M. 2005. The Effects of Urban Patterns on Ecosystem Function. - *International Regional Science Review* 28:168-192.
- Alberti, M., et al. 2001. Quantifying the urban gradient: linking urban planning and ecology. - In: J.M., M., Bowman, R. et Donnelly, R. (eds), *Avian Ecology in an Urbanizing World*. Norwell, MA, Kluwer Academic Publishers, pp 68-85.
- Alberti, M., et al. 2003. Integrating Humans into Ecology: Opportunities and Challenges for Studying Urban Ecosystems. - *Bioscience* 53:1169-1179.
- Andersson, E. 2006. Urban Landscapes and Sustainable Cities. - *Ecology and Society* 11
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportion of suitable habitat. - *Oikos* 71:335-366.
- Antonov, A. et Atanosova, D. 2002. Nest-site selection in the Magpie *Pica pica* in a high-density urban population of Sofia (Bulgaria). - *Acta Ornithologica* 37:55-65.
- Antonov, A. et Atanosova, D. 2003. Small-scale differences in the breeding ecology of urban and rural Magpies *Pica pica*. - *Ornis fennica* 80:21-30.
- Ashraf, M., et al. 1997. Application of geostatistics to evaluate partial weather station networks. - *Agric. Forest Meteorol* 84:255-271.
- Baeyens, G. 1981a. Magpie breeding success and carrion crow interference. - *Ardea* 69:125-139.
- Baeyens, G. 1981b. The roles of the two sexes in territory defence in the Magpie (*Pica pica*). - *Ardea* 69:69-82.
- Baillie, S. R., et al. 2000. Consequences of large-scale processes for the conservation of bird populations. - *Journal of Applied Ecology* 37:88-102.
- Balanca, G. 1984a. Determinism of reproductive success in a magpie population (*Pica pica*). - *Gibier Faune Sauvage* 4:5-27.
- Balanca, G. 1984b. Diet of a magpie (*Pica pica*) population. - *Gibier Faune Sauvage* 3:37-61.
- Balmer, D. et Peach, W. 1997. Population changes on Constant Effort Sites 1995-96. - *BTO News* 208
- Balmford, A., et al. 2005. The 2010 challenge: data availability, information needs and extraterrestrial insights. - *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360:221-228.

- Barbault, R. 2000. Ecologie générale. Structure et fonctionnement de la biosphère. - Paris.
- Barbraud, C., et al. 2003. Estimating rates of local extinction and colonization in colonial species and an extension to the metapopulation and community levels. - *Oikos* 101:113-126.
- Bart, J., et al. 1999. Evaluation of mist-net sampling as an index to productivity in Kirtland's warblers. - *The Auk* 116:1147-1151.
- Batary, P. et Baldi, A. 2004. Evidence of an edge on avian nest success. - *Conservation biology* 18:389-400.
- Begon, M., et al. 1996. Ecology : individuals, populations and communities. - Blackwell Science.
- Bérard, L., et al. (eds) 2005 Biodiversité et savoirs naturalistes locaux en France, CIRAD, IDDRI, IFB, INRA edn. bialec, Nancy
- Berdoulay, V. et Soubeyran, O. 2002. L'écologie urbaine et l'urbanisme. - Paris La Découverte & Syros.
- Berkes, F. et Folke, C. 1998. Linking social and ecological systems: management practices and social mechanisms for building resilience. - U.K., Cambridge Cambridge University Press.
- Bibby, C. J., et al. 2001. Bird census techniques. - London, New-York Academic Press.
- BirdLife International 2004. Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status. In,
- Birkhead, T. 1991. The Magpies. - London T&AD Poyser.
- Birkhead, T., et al. 1986. Social organization of a population of magpies *Pica Pica*. - *Ardea* 74:59-68.
- Birkhead, T. et Goodburn, S. F. 1989. Magpie. - In: Newton, I. (ed), Lifetime reproduction in birds. London, Academic Press,
- Blair, R. 2004. The effects of urban sprawl on birds at multiple levels of biological organization. - *Ecology and society* 9
- Blair, R. B. 2001. Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the U.S. - In: Lockwood, J. L. et McKinney, M. L. (eds), Biotic Homogenization. Norwell MA, Kluwer Academic, p 33-56.
- Blondel, J., et al. 1970. La méthode des indices ponctuels d'abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par 'stations d'écoute'. - *Alauda* 38:55-71.
- Bolger, M. T. 2001. Urban birds: population, community, and landscape approaches. Avian ecology and conservation in an urbanizing world. J. M. Marzluff, R. Bowman and R. Donnelly. Norwell, Massachusetts, Kluwer Academic: 155-177.
- Bolund, P. et Hunhammar, S. 1999. Ecosystem services in urban areas. - *Ecological Economics* 29:293-301.
- Boog, E. J. 1966. Magpie killing and eating a Song Thrush. - *British Birds* 69:309.
- Borgstrom, S. 2003. Management of urban green areas in the Stockholm County. -:53.

Bossema, I., et al. 1986. Adaptations to interspecific competition in five corvid species in the Netherlands. - *Ardea* 74(2):199-210.

Boulinier, T., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Hines, J.E., & Pollock, K.H. (1998) Estimating species richness: The importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology*, **79**, 1018-1028.

Boutinot, N. 2001. La chasse : 100 questions-réponses à l'usage des non-chasseurs. - .

Boyce, M. S., et al. 1999. Seasonal compensation of predation and harvesting. - *Oikos* 87:419-426.

Breiner, D. R. 1999. Florida scrub-jay demography and dispersal in a fragmented landscape. - *The Auk* 116:520-527.

British Trust for Ornithology 2006a. (Black-billed) Magpie *Pica pica*. In,

British Trust for Ornithology 2006b. Breeding birds in the wider countryside. In, <http://www.bto.org>

Brown, J. H. et Kodric-Brown, A. 1977. Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. - *Ecology* 58:445-449.

Burgman, M. A., et al. 1993. Risk Assessment in Conservation Biology. - London; New York: Springer.

Buijs, J. A. et Van Wijnen, J. H. 2001. Survey of feral rock doves (*Columba livia*) in Amsterdam, a bird-human association. - *Urban Ecosystems* 5:235-241.

Buitron, D. 1983. Variability in the responses of Black-billed Magpies to natural predators. - *Behaviour* 87:209-236.

Buitron, D. 1988. Female and male specialization in parental care and its consequences in black-billed magpies. - *Condor* 90(1):29-39.

Burke, D. M., et al. 2004. Patterns of nest predation on artificial and natural nests in forests. - *Conservation biology* 18:381-388.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) Model Selection and Inference: a Practical Information-Theoretic Approach Springer-Verlag, New York, USA.

Burnham, K. P. et Anderson, D. R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, Second Edition edn. - .

Butler, J. S., et al. 2003. Public attitudes toward wildlife are changing: a trend analysis of New-York residents. - *Wildlife Society Bulletin* 31:1027-1036.

Cadiou, B., et al. 1997. Les Goélands argentés: problèmes urbains. - In: INRA (ed), Oiseaux à risques en ville et en campagne. Paris, pp 69-84.

Cézilly, F., et al. 1996. Annual variation in survival and breeding probability in greater flamingos. - *Ecology* 77:1143-1150.

Chace, J. F. 2004. Urban effects on native avifauna: a review. - *Landscape and Urban Planning* *In Press*

Chalfoun, A. D., et al. 2002. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. - *Conservation biology* 16:306-318.

Chiron, 2006. La pie en Seine-Saint-Denis : adaptation aux parcs urbains. Quels modes de gestion ? Muséum national d'histoire naturelle. 69pp.

- Clark, J. A., et al. 2004. Bird ringing in Britain & Ireland 2003. - *Ringling & Migration* 22:85-127.
- Clarkson, K. 1984. The breeding and the feeding ecology of the Magpie *Pica pica*. In. Sheffield, University of Sheffield
- Clergeau, P. 1997. La gestion des oiseaux à risques. - In: Clergeau, P. (ed), Oiseaux à risques en ville et en campagne. Paris, INRA, pp 7-24.
- Clergeau, P., et al. 2006a. Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes. - *Biological conservation* 127:336-344.
- Clergeau, P., et al. 2006b. Using hierarchical levels for urban ecology. - *Trends in Ecology & Evolution* 21:660-661.
- Clergeau, P. et Mennechez, G. 1997. L'Etourneau sansonnet dans les villes. - In: INRA (ed), Oiseaux à risques en ville et en campagne. Paris, pp 85-100.
- Clergeau, P., et al. 1998. Bird abundance and diversity along an urban-rural gradient: a comparative study between two cities on different continents. - *Condor* 100:413-425.
- Clinchy, M., et al. 2002. Pattern does not equal process: what does patch occupancy really tell us about metapopulation dynamics? - *American Naturalist* 159:351-362.
- Clobert, J. et Lebreton, J. D. 1991. Estimation of demographic parameters in bird populations. - In: Perrins, C. M., Lebreton, J. D. et Hiron, G. J. M. (eds), *Bird population Studies. Relevance to Conservation and Management.*, pp 75-104.
- Collette, J. 1989. Pie bavarde. - In: GONm (ed), *Atlas des oiseaux nicheurs de Normandie et des îles Anglo-Normandes*. Caen, p 205.
- Collins, J. P., et al. 2000. Modeling human communities as integral parts of ecosystems poses special problems for the development and testing of ecological theory. - *American Scientist* 88:416-425.
- Côte, I. M. et Sutherland, W. J. 1997. The effectiveness of removing predators to protect bird populations. - *Conservation biology* 11:395-405.
- Crick, H. Q. P. 1992. A bird-habitat coding system for use in Britain and Ireland incorporating aspects of land-management and human activity. - *Bird Study* 39:1-12.
- D'Antonio, C. et Meyerson, L. A. 2002. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: a synthesis. - *Restoration Ecology* 10:703-713.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. -.
- DeStephano, S. et Deblinger, R. D. 2005. Wildlife as valuable natural resources vs. intolerable pests: a suburban wildlife management model. - *Urban ecosystems* 8:179-190.
- DeVulpillieres, B. 2004a. La perception de la faune sauvage dans un paysage agricole armoricain. Comparaison des points de vue de scientifiques et d'agriculteurs. In. Paris, University Rennes1-Muséum national d'histoire naturelle, p 71.
- DeVulpillieres, B. 2004b. Regards croisés sur la faune sauvage : Entre agriculture et sciences de la nature. In. Paris, University Rennes1-Muséum national d'histoire naturelle, p 22.
- Diamond, J. M. 1989. The present, past and future of human-caused extinctions. - *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 325(1228):469-476.

- Dickman, C. R. 1987. Habitat Fragmentation and Vertebrate Species Richness in an Urban Environment. - *Journal of Applied Ecology* 24:337-351.
- Dolbeer, R. A. 1988. Current status and potential of lethal means of reducing damage in agriculture. In: XIX International Ornithological Congress. Ottawa, pp 474-483.
- Donnelly, R. et Marzluff, J. M. 2004. Importance of reserve size and landscape context to urban bird conservation. - *Conservation biology* 18:733-745.
- du Feu, C. et McMeeking, J. 2001. Does constant effort netting estimate juvenile abundance? - *Ringing and Migration* 12:118-123.
- Dyer, M. I. et Ward, P. 1977. Management of pest situations. - In, *Granivorous birds in ecosystems*. Cambridge, Cambridge University Press, pp 267-300.
- Eberhardt, L. L. 1977. Optimal management policies for marine mammals. - *Wildlife Society Bulletin* 5:162-169.
- Eden, S. F. 1985. Social organisation and the dispersal of non-breeding magpies *Pica pica*. *Unpublish*. In. Sheffield, University of Sheffield
- Eden, S. F. 1987. The influence of Carrion Crows on the foraging behaviour of magpies. - *Animal Behaviour* 35:608-610.
- Eden, S. F. 1989. The social organisation of the non-breeding magpies *Pica pica*. - *Ibis* 131
- Erpino, M. J. 1968. Nest-related activities of Black-billed Magpies. - *The Condor* 70:154-165.
- Etoc, G. 1913. Les oiseaux de Paris et du bois de Boulogne (1893-1911). - Levallois-Perret.
- Faaborg, J. 2004. Truly artificial nest studies. - *Conservation biology* 18:369-370.
- Fasola, M. et Brichetta, P. 1983. Mosaic distribution and breeding habitat of the hooded Crow *Corvus corone cornix* and the Magpie *Pica pica* in Padana plain (Northern Italy). - *Avocetta* 7:67-84.
- Feare, C. J. 1986. Pigeons: past, present and prerequisite for management. In: 7th breeding british pest control association conference,
- Feare, C. J. 1991. Control of bird pest populations. In: *Bird Population Studies*. -:463-478.
- Fernandez-Juricic, E. 2001. Density-dependent habitat selection of corridors in a fragmented landscape. - *Ibis* 143:278-287.
- Fernández-Juricic, E., et al. 2004. Effects of opportunistic predation on anti-predator behavioural responses in a guild of ground foragers. - *Oecologia* 140:183-190.
- Fernandez-Juricic, E. et Telleria, J. L. 2000. Effects of human disturbance on spatial and temporal feeding patterns of blackbird *Turdus merula* in urban parks in Madrid, Spain. - *Bird Study* 47:13-21.
- Ferrer, N. 2005. Evaluation de la reproduction d'oiseaux d'eau dans deux parcs urbains, (Sept-Aou 2004/05). In. Angers, Université d'Angers, p 53 p.
- Ferrière, R. D., Ulf Couvet, D. 2004. Introduction. In: *Evolutionary Conservation Biology*. -:1-14.

- Flint, P. R. et Stewart, P. F. 1983. The Birds of Cyprus, an anecdotal check list. - British Ornithologists' Union
- Forman, R. T. T. 1995. Land Mosaics: the Ecology of Landscapes and Regions. - Cambridge University Press.
- Frankie, G. W. et Ehler, L. E. 1978. Ecology of Insects in Urban Environments. - Annual Review of Entomology 23:367-387.
- Gaillard, J. M., et al. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. - Trends in Ecology & Evolution 13:58-63.
- Gaston, K. J. et Blackburn, T. M. 2002. Large scale dynamics in colonisation and extinction for breeding birds in Britain. - Journal of Animal Ecology 71:390-399.
- Gaston, K. J., et al. 2000. Abundance and occupancy relationships. - Journal of Applied Ecology 37:39-59.
- Gaston, K. J., et al. 1999. Intraspecific abundance-occupancy relationships: case studies of six bird species in Britain. - Diversity and Distributions 5:197-212.
- Gering, J. and R. Blair (1996). "Predation on artificial nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments?" *Ecography* **22**: 532-541.
- Gooch, S., et al. 1991. Magpie *Pica pica* and songbird populations. Retrospective investigations of trends in population density and breeding success. - Journal of Applied Ecology 28:1068-1086.
- Goodwin, D. 1986. Crows of the world., 2nd Edition edn. - London.
- Gotelli, N. J. et McGill, B. J. 2006. Null Versus Neutral Models: What's The Difference? - *Ecography* 29:793-800.
- Gregoire, A. 2003. Démographie et différenciation chez le Merle noir *Turdus merula* : liens avec l'habitat et les relations hôtes-parasites. In: Laboratoire Biogeosciences. Dijon France,
- Gregory, R. D. et Marchant, J. H. 1995. Population trends of jays, magpies, jackdaws and carrion crows in the United Kingdom. - Bird Study 43:28-37.
- Grimm, N. B., et al. 2000. Integrated approaches to long-term studies of urban ecological systems. - *BioScience* 50:571-584.
- GSIP 2006. La fin des corneilles domestiques indiennes. - Global Invasive Species Programme Newsletter 6
- Guisan, A., et al. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distribution: setting the scene. - *Ecological Modelling* 157:89-100.
- Gunderson, L. H. et Holling, C. S. 2002. Panarchy. Understanding Transformations in Human and Natural Systems. - Washington D.C Island Press.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: From island biogeography to landscape ecology. - *Ecological applications* 12:321-334.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of Regional Distribution: The Core and Satellite Species Hypothesis. - *Oikos* 38:210-221.
- Hanski, I. A. 1999. Metapopulation ecology. - Oxford Press.

- Hawkins, B. A. et Porter, E. E. 2003. Does herbivore diversity depend on plant diversity? The case of California butterflies. - *American Naturalist* 161:40-49.
- Hemson, G. J., P. South, A. Kenward, R. Ripley, R. and MacDonald David 2005. Are the kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation. - *Journal of Applied Ecology* 74:455-463.
- Henriksen, K. (1989). "Breeding density and nesting habitats of Magpies *Pica pica* and Hooded crow *Corvus corone cornix* in a suburban area in Denmark. Dansk." *Orn. Foren. Tidsskr.* 83(55-59).
- Henriksen, K. 1991. Winter diet of Magpies *Pica pica* near Arhus, eastern Jutland. - *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 85:169-172.
- Hines, J.E., Boulinier, T., Nichols, J.D., Sauer, J.R., & Pollock, K.H. (1999) COMDYN: software to study the dynamics of animal communities using a capture-recapture approach. *Bird Study*, **46**, 209-217.
- Hochachka, W. M. et Boag, D. A. 1987. Food shortage for breeding Black-billed Magpies (*Pica pica*): an experiment using supplemental food. - *Canadian Journal of Zoology* 65:1270-1274.
- Hogstedt, G. 1981. Effect of additional food on reproductive success in the magpie (*Pica pica*). - *Journal of Animal Ecology* 50(1):219-229.
- Holling, C. S. 1992. Cross-scale morphology, geometry and dynamics of ecosystems. - *Ecological monographs* 62
- Holyoak, D. 1968. A comparative study of the food of some British Corvidae. - *Bird Study* 15:147-153.
- Hostetler, M. 2001. The importance of multi-scale analyses in avian habitat selection studies in urban environments. - In: Marzluff, J. M., Bowman, R. et Donnelly, R. (eds), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, Massachusetts, Kluwer Academic, pp 139-154.
- Hostetler, M. et Holling, C. S. 2000. Detecting the scales at which birds respond to structure in urban landscapes. - *Urban ecosystems* 1:25-54.
- Institut d'Aménagement et d'Urbanisme de la Région Ile-de-France 2001. Mode d'occupation du sol. In,
- Jarry, G. 1991. Pie bavarde. - In: Yeatman-Berthelot, D. (ed), *Atlas des oiseaux de France en hiver*. Paris, SOF, pp 512-513.
- Jerzak, L. 1995. Breeding ecology of an urban magpie *Pica pica* population in Zielona Gora (SW Poland). - *Acta Ornithologica (Warsaw)* 29(3):123-133.
- Jerzak, L. 2001. Synurbanization of the magpie in the Palearctic. - In: Marzluff, J. M., Bowman, R. et Donnelly, R. (eds), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, Massachusetts, Kluwer Academic, pp 403-425.
- Jerzak, L. 2005. Magpie *Pica pica* in Poland-current state of knowledge. - In: Jerzak, L., Kavanagh, B. P. et Tryjanowski, P. (eds), *Corvids of Poland*. Poznan, Bogucki Wydawnictwo Naukowe, p 679.
- Jiguet, F. 2001. Programme STOC-EPS - Bilan de la relance du réseau national en 2001. - *Ornithos* 8:201-207.

Johnson, R. F. 2001. Synanthropic birds of North America. - In: Marzluff, J. M., Bowman, R. et Donnelly, R. (eds), Avian ecology and conservation in an urbanizing world. Norwell, Massachusetts, Kluwer Academic, pp 49-67.

Jokimäki, J. and Huhta, E. 1999. Artificial nest predation and abundance of birds along an urban gradient. - *The Condor* 102: 838-847.

Jokimäki, J. et Huhta, E. 2000. Artificial nest predation and abundance of birds along an urban gradient. - *Condor* 102:838-847.

Jokimäki, J., et al. 2005. Evaluation of the "safe nesting zone" hypothesis across an urban gradient: a multi-scale study. - *Ecography* 28:59-70.

Julliard, R. et Jiguet, F. 2002. Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. - *Alauda* 70:137-147.

Julliard, R., et al. 2003a. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? - *Global Change Biology* 10:148-154.

Julliard, R., et al. 2003b. Les suivis nationaux au service des suivis locaux : l'exemple du programme de Suivi Temporel des Oiseaux Communs. In: Forum des gestionnaires, pp 73-80.

Kerbiriou, C., et al. 2006. Linking territory quality and reproductive success in the Red-billed Cough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: implications for conservation management of an endangered population. - *The Ibis* 148:846.

King, A. 2005. Hierarchy theory and the landscape...level? or, Words do matter. - In: Wiens, J. A. et Moss, M. (eds), Issues and perspectives in landscape ecology. Cambridge, Cambridge University Press, p 390.

Kluyver, H. N. et Tinbergen, L. 1953. Territory and the regulation of density in titmice. - *Archives Néerlandaises de Zoologie* 10:265-289.

Knight, R. L. 1988. Effects of Supplemental Food on the Breeding Biology of the Black-Billed Magpie. - *The Condor* 90:956-958.

Kozakiewicz, M. 1995. Mosaic Landscapes and Ecological Processes, Hansson, L
Fahrig, L

Merriam edn. - London G. Chapman & Hall.

Krebs, C. J. 1995. Two paradigms of population regulation. - *Wildlife Research* 22:1-10.

Krebs, C. J. 2001. Ecology, 5th edn. - San Francisco Benjamin Cummings.

Lack, D. 1966. Population Studies of Birds. - Oxford Oxford University Press.

Lal, P., et al. 2002. The adaptive decision-making process as a tool for integrated natural resource Management: Focus, Attitudes, and Approach. - *Conservation Ecology* 11

Lambert, S. 1999. Quand l'écologie et la biologie s'appelaient histoire ou sciences naturelles.

Application aux animaux utiles ou nuisibles. - *Le courrier de l'environnement* 38

Lawton, J. H. 1993. Range, population abundance and conservation. - *Trends in Ecology and Evolution* 8:409-413.

LeMaréchal, P. et Lesaffre, G. 2000. Les oiseaux d'Ile-de-France: l'avifaune de Paris et de sa région. - Lausanne.

- Lemoine, A. et Sauvage, A. 1997. Urbains et oiseaux : une coexistence ambivalente. - In: Clergeau, P. (ed), Oiseaux à risques en ville et en campagne. Paris, INRA, pp 181-197.
- Levrel, H. 2006. Construire des indicateurs durables à partir d'un savoir issu de multiples pratiques : le cas de la biodiversité. - *Gérer et comprendre* 85:51-62.
- Lindstrom, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. - *Trends in Ecology & Evolution* 14:343-348.
- Lissignol-Husté, A. 2005. Etude des processus écologiques responsables de la répartition et de la dynamique de la biodiversité en milieu urbain. In: *Ecology*. Paris, University of Pierre et Marie Curie, p 69.
- Littell, R. C., et al. 1996. AS System for Mixed Models. - Cary, USA SSAS institute Inc.
- Loker, C. A. et Decker, D. J. 1998. Changes in human activity and the "not in my backyard" wildlife syndrome: suburban residents' perspectives on wildlife. - *Gibier Faune Sauvage* 15:725-734.
- LPO 2001. Suivi des populations de pies et de corneilles au Parc départemental de La Courneuve. In. Paris, Observatoire de la Biodiversité de Seine-Saint-Denis, p 55.
- Luginbuhl, J. M., et al. 2001. Corvid survey techniques and the relationship between corvid relative abundance and nest predation. - *Journal of Field Ornithology* 72:556-572.
- Lynch, K. 1981. *A Theory of Good City Form*. - Cambridge, MA M.I.T. Press.
- MacIntyre, N. E. 2000. Ecology of urban arthropods: a review and a call for action. - *Annals of the entomological society of America* 93:825-835.
- Mackenzie, D. I., et al. 2004. Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. - *Journal of Animal Ecology* 73:546-555.
- Mackenzie, D. I., et al. 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. - *Ecology* 84:2200-2207.
- Mackenzie, D. I., et al. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. - *Ecology* 83:2248-2255.
- Mackenzie, D. I., et al. 2006. *Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence*. - San Diego, USA Academic press.
- McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. - *Biological conservation* 127:247-260.
- Martin, T.E. 1993a: Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas.-*Am. Nat.* 141:896-913.
- Martin, T.E. 1993b:Evolutionary determinants of clutch size in cavity-nesting birds: nest predation or limited breeding opportunities?-*Am. Nat.* 142: 937-946.
- Marzluff, J. M. 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds. - In: Marzluff, J. M., Bowman, R. et Donnelly, R. (eds), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Norwell, Massachusetts, Kluwer Academic, pp 19-47.
- Marzluff, J. M., et al. 1994. Native pest bird species in the West: why have they succeeded where so many have failed? - *Stud. Avian Biol.* 15:202-220.

Marzluff, J. M., et al. 2001. Causes and consequences of expanding American Crow populations. - In: Marzluff, J. M., Bowman, R. et Donnelly, R. (eds), Avian ecology and conservation in an urbanizing world. Norwell, Massachusetts, Kluwer Academic, pp 331-363.

Marzluff, J. M. et Neatherlin, E. 2006. Corvid response to human settlements and campgrounds: Causes, consequences, and challenges for conservation. - Biological conservation 130:301-314.

McCleery, R. H. et Perrins, C. M. 1998. ...temperature and egg-laying trends. - Nature 391:30-31.

McDonnell, M. J. et Pickett, S. T. A. 1990. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. - Ecology 71:1232-1237.

McGowan, K. J. 2001. Demographic and behavioral comparisons of suburban and rural American Crows. - In: Marzluff, J. M., Bowman, R. et Donnelly, R. (eds), Avian ecology and conservation in an urbanizing world. Norwell, Massachusetts, Kluwer Academic, pp 365-381.

McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. - Biological conservation 127:247-260.

Mennechez, G. 1999. Urbanisation et espèces généralistes. Biologie comparée de l'Étourneau *Sturnus vulgaris* lors de la période de reproduction sur un gradient rural-urbain. In: UMR CNRS ECOBIO INRA. Rennes, Université Rennes I, p 242.

Micoud, A. 1998. Des hommes et des animaux sauvages: questions sociologiques à l'écologie. - In: Educagri (ed), Ecologie et société. Dijon,

Millenium Ecosystem Assessment 2005. Ecosystem and Human Well-Being: synthesis. - Island Press.

Miller, J. R. et Hobbs, R. J. 2002. Conservation Where People Live and Work. - Conservation biology 16:330-337.

Møller, A. P. 1988. Nest predation and nest site choice in passerine birds in habitat patches of different sizes: a study of magpies and blackbirds. - Oikos 53:215-221.

Mora, I. 2000. Nuisance et régulation des espèces animales susceptibles d'être classées nuisibles en Ile-de-France : descriptif de la situation. In. Paris, Conseil Régional Cynégétique de l'île de France, p 28.

Newson, S. E., et al. 2005. Evaluating the Breeding Bird Survey for producing national population size and density estimates. - Bird Study 52:42-54.

Newton, I. 1998. Population limitation in birds. - San Diego, USA Academic Press.

Newton, I. 1999. Age ratio in Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula* population over six years. - Bird Study 46:330-335.

Nichols, J. D., et al. 1998. Estimation rates of the local species extinctions, colonization, and turn-over in animal communities. - Ecological Applications 8:1213-1225.

Normand, N. et Lesaffre, G. 1977. Les oiseaux de la région parisienne et de Paris. - Paris.

Novaro, A. J., et al. 2005. An empirical test of source-sink dynamics induced by hunting. - Journal of Applied Ecology 42:910-920.

- ONCFS 2000. Conférence de presse du 7 décembre 2000 / Enquête nationale sur les prélèvements 1998/1999. -
- Owen, D. F. 1956. The food of nestling Jays and Magpies. - *Bird Study* 3:257-265.
- Owens, I. P. F. et Bennett, P. M. 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. - *PNAS* 97:12144-12148.
- Pannatier, Y. (1996) Variowin: software for spatial data analysis in 2D Springer-Verlag, New-York, USA.
- Paradis, E., et al. 2000. Spatial synchrony in populations of birds: effects of habitat, population trend and spatial scale. - *Ecology* 81:2112-2125.
- Paradis, E., S. R. Baillie, et al. 1999. Dispersal and spatial scale affect synchrony in spatial population dynamics. *Ecology letters* 2: 114-119.
- Paradis, E., et al. 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. - *Journal of Animal Ecology* 67:518-536.
- Pautasso, M. 2006. Scale dependence of the correlation between human population presence and vertebrate and plant species richness. - *Ecology letters* 9:1-9.
- Peach, W. J., et al. 1996. The use of constant effort mist-netting to measure between-year changes in abundance and productivity of common passerines. - *Bird Study* 43
- Pickett, S. T. A., et al. 1997. A conceptual framework for the study of human ecosystems in urban areas. - *Urban Ecosystems* 1:185–199.
- Pickett, S. T. A., et al. 2001. Urban ecological systems: Linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:127–157.
- Pimentel, D., et al. 2000. Environmental and Economic Costs of Nonindigenous Species in the United States. - *BioScience* 50: 53-65.
- Pollock, K. H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. - *Journal of Wildlife Management* 46:752-757.
- Pollock, K. H., et al. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. - *Wildlife Monographs* 107
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. - *American Naturalist* 132:652-661.
- Pullin, A. S., et al. 2004. Do conservation managers use scientific evidence to support their decision-making? - *Biological conservation* 119:245–252.
- Rassemblement des Opposants à la Chasse 2000. Tout savoir sur le piégeage. Réglementation, résultats d'enquête, analyse de revues. In. Paris, p 19.
- Raven, P. H. 2002. Science, Sustainability, and the Human Prospect. - *Science* 297:954-968.
- Rees, W. et Wackernagel, M. 1996. Urban ecological footprints: why cities cannot be sustainable and why they are a key to sustainability. - *Environmental Impact Assessment Review* 16:223-248.
- Reese, K. P. et Kadlec, J. A. 1985. Influence of high density and parental age on the habitat selection and reproduction of black billed magpies. - *Condor* 87(1):96-105.

- Restani, M., J. M. Marzluff, et al. 2001. Effects of anthropogenic food sources on movements, survivorship and sociality of Common ravens in the Arctic. *Condor* 103(399-404).
- Roos, S. & Pärt, T. 2004. Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed bird shrikes (*Lanius collurio*). *Journal of Animal Ecology*, **73**, 117-127.
- Rosenstock, S. S., et al. 2002. Landbird counting techniques: Current practices and an alternative. - *The Auk* 119:46-53.
- Rosenzweig, M. L. 2001. Loss of speciation rate will impoverish future diversity. - *PNAS* 98:5404–5410.
- Royle, J. A. 2004. *N*-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. - *Biometrics* 60:108-115.
- Royle, J. A. et Nichols, J. D. 2003. Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. - *Ecology* 84:777-790.
- Royle, J. A., et al. 2005. Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. - *Oikos* 110:353-359.
- Sax, B. 2005. *Des hommes et des... Corbeaux*. - Paris Delachaux et Niestlé.
- Schlaepfer, M. A., et al. 2002. Ecological and evolutionary traps. - *Trends in Ecology & Evolution* 17:474-480.
- Seaman, D. E. et Powell, R. A. 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. - *Ecology* 77:2075-2085.
- Selmi, S. et Boulinier, T. 2001. Ecological biogeography of Southern Ocean islands: The importance of considering spatial issues. - *American Naturalist* 158:426-437.
- Selmi, S., Boulinier, T., & Barbault, R. (2002) Richness and composition of oasis bird communities: Spatial issues and species-area relationships. *Auk*, **119**, 533-539.
- Shea, K. et Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. - *Trends in Ecology & Evolution* 17:170–176.
- Shochat, E., et al. 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. - *Trends in Ecology & Evolution* 21:186-191.
- Sih, A., Crowley, P., Mc Peek, M., Petrenka, J. & Strohmeier, K. 1985: Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments.- *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 269-311.
- Sinclair, P. H. et Pech, R. P. 1996. Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation. - *Oikos* 75:164-173.
- Siriwardena, G. M., et al. 1998. Trends in the abundance of farmland birds : a quantitative comparison of smoothed Common Birds Census indices. - *Journal of Applied Ecology* 35:24-43.
- Smith, A. P. et Quin, D. G. 1996. Patterns and causes of extinction and decline in Australian conilurine rodents. - *Biological conservation* 77:243-267.
- Soh, M. C. K., et al. 2002. Nest site selection of the house crow (*Corvus splendens*), an urban invasive bird species in Singapore and implications for its management. - *Landscape and Urban Planning* 59:217-226.

- Soulé, M. E., et al. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. - *Conservation Biology* 2:75-92.
- Stoate, C. et Szczur, J. 2001. Could game management have a role in the conservation of farmland passerines? A case study from a Leicestershire farm. - *Bird study* 48:279-292.
- Stone, E. et Trost, C. H. 1996. Density-dependent reproductive success is mediated by nest predation in black-billed magpies (*Pica pica*). - *Bird Behavior* 11(1):9-15.
- Suhonen, J., Norrdahl, L., & Korpimäki, E. 1994. Avian predation risk modifies breeding bird community on a farmland area. *Ecology*, **75**, 1626-1634.
- Sukopp, H., et al. 1995. *Urban Ecology as the Basis for Urban Planning*. - The Hague SPB Academic Publishing bv.
- Sutherland, W. J., et al. 2004. *Bird Ecology and Conservation. A Handbook of Techniques*. - New-York, USA Oxford University Press.
- Svensson, L. 1992. *Identification Guide to European Passerines*. - Stockholm, Sweden Svensson Lars.
- Takeishi, M. 1995. A study on the ecological factors in the population dynamics and distribution of the black billed magpie *Pica pica sericea* in Japan. - *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History* 14:55-97.
- Tatner, P. 1982. The breeding biology of magpies *Pica pica* in an urban environment. - *Journal of zoology (London)* 197(4):559-581.
- Tatner, P. 1983. The diet of urban magpies. - *Ibis* 125(1):90-107.
- Tavecchia, G., et al. 2001. Sex- and age-related variation in survival and the cost of first reproduction in Great Flamingos. - *Ecology* 82:165-174.
- Thomas, C. D., et al. 2004. Extinction risk from climate change. - *Nature* 427:145-148.
- Thomas, M. 1982. Magpie chasing and probably catching House Sparrow. - *British Birds* 19
- Thompson, W. L. 2002. Towards reliable bird surveys: accounting for individuals present but not detected. - *The Auk* 119:18-25.
- Thompson, W. L., et al. 1998. *Monitoring Vertebrate Populations*. - San Diego, California Academic Press.
- Thomson, D. L., et al. 1998. The widespread declines of songbirds in rural Britain do not correlate with the spread of their avian predators. - *Proceedings: Biological Sciences* 265:2057-2062.
- Timsit, O. et Clergeau, P. 1998. Corvid (*Corvidae*) densities and predation on artificial nests in relation to landscape structure. - *Gibier Faune Sauvage* 15:151-166.
- UNCHS 1996. *An urbanising world: global report on human settlements, 1996*. In. Oxford, UK, Oxford University
- Vines, G. 1981. A socio-ecology of magpies *Pica pica*. - *Ibis* 123(2):190-202.
- Vitousek, P. M., et al. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. - *Science* 277:494-499.

- Vuorisalo, T., et al. 2003. Urban development from an avian perspective: causes of hooded crow (*Corvus corone cornix*) urbanisation in two Finnish cities. - *Landscape and Urban Planning* 62:69-87.
- Waite, R. K. 1984. Sympatric corvids: effects of social behavior, aggression, and avoidance on feeding. - *Behavioural Ecology and Sociobiology* 15:55-59.
- Walther, G.-R., et al. 2002. Ecological responses to recent climate change. - *NATURE* [VOL 416 | 28 MARCH 2002 416:389-395.
- Wandeler, P. 2003. The city fox phenomenon: genetic consequences of a recent colonization of urban habitat. - *Molecular ecology* 12:647-656.
- Watkinson, A. R., et al. 2003. Macroecology and microecology: linking large-scale patterns of abundance to population processes. - In: Blackburn, T. M. a. G., K.J. (ed), *Macroecology: concepts and consequences*. Oxford, Blackwell Publishing, pp 256-273.
- Watts, P. C. 2004. Molecular and ecological evidence for small scale isolation by distance in an endangered damselfly, *Coenagrion mercuriale*. - *Molecular ecology* 13:2931-2945.
- Weber, D., et al. 2004. Scale and trends in species richness: considerations for monitoring biological diversity for political purposes. - *Global Ecology Biogeography* 13:97-104.
- White, G. C. 1993. Evaluation of Radio Tagging Marking and Sighting Estimators of Population Size Using Monte Carlo Simulations. - In: (eds), J.-D. L. a. P. M. N. (ed), *Marked Individuals in the Study of Bird Population*. Switzerland, Birkhauser Verlag Basel, pp 91-103.
- White, G. C. et Burnham, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. - *Bird Study* 46:120-139.
- Whitfield, D. P., et al. 2004. The effects of persecution on age of breeding and territory occupation in golden eagles in Scotland. - *Biological conservation* 118²:249-259.
- Wiens, J. A. 1990. On the use of 'grain' and 'grain size' in ecology. - *Funct. Ecology* 3:385-397.
- Williams, B. K., et al. 2002. *Analysis and management of animal populations*. - San Diego, USA Academic Press.
- Wilson, E. O. 1998. *Consilience*. -
- Wilson, E. O. 2000. *Sociobiology: The New Synthesis Twenty-fifth Anniversary Edition*. - Harvard Belknap Press.
- Worton, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. - *Ecology* 70:164-168.
- Yet, P. J. 2004. Rapid evolution of a sexually selected trait following population establishment in a novel habitat. - *Evolution* 58:166-174.
- Yeatman-Berthelot, D. et Jarry, G. 1995. *Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France (1985-1989)*. - Société Ornithologique de France.
- Young, R. F. et Wolf, S. A. 2006. Goal attainment in urban ecology research: A bibliometric review 1975–2004. - *Urban ecosystems*:1573-1642.

Résumé : la ville est un habitat 'neuf', dynamique et encore peu étudié, le plus souvent sous l'angle des communautés d'espèces et peu sous celui des populations. Souvent traité comme une matrice hostile au vivant, cet habitat est pourtant propice à la colonisation et au maintien d'espèces comme la pie bavarde. Ce travail traite des causes et des conséquences de la colonisation et de l'établissement récents de la pie en France dans les paysages urbanisés. Elle part d'une question locale sur le contrôle des populations dans les parcs urbains (Département de la Seine-Saint-Denis) car la pie est un prédateur de passereaux au nid et ses forts effectifs en ville inquiètent. Mais si globalement les effectifs de pies sont en croissance en ville, ils seraient aussi en déclin à la campagne. Les 2 objectifs de cette thèse ont donc été de comprendre ce contraste d'évolution des populations entre ville et campagne et d'évaluer l'impact de la pie sur la conservation des autres espèces d'oiseaux.

Nous montrons l'influence de l'habitat le long d'un gradient urbain sur le fonctionnement spatial et la démographie des populations de pies. La croissance des effectifs en ville implique une meilleure fécondité et la disparition locale des populations à la campagne serait due à une baisse de la survie des populations. A la campagne, nos résultats tendent à prouver les effets négatifs du piégeage. Nous montrons aussi les effets de la qualité de l'habitat notamment au travers de la nourriture apportée par l'homme en ville. En revanche, la corneille noire, une espèce en croissance et le principal compétiteur et prédateur de la pie, n'aurait pas impact sur la dynamique d'évolution des pies en France.

Quelles implications pour la gestion des populations de cette espèce considérée comme 'nuisible' ? Quelles sont les conséquences de l'expansion rapide de la pie dans les parcs urbains sur l'avifaune native ? Testé par un retrait expérimental de pies, nous ne montrons pas d'impact de ce prédateur sur les populations et les communautés d'oiseaux. A l'avenir, si le contrôle des populations de pies était nécessaire, nous présentons les meilleures stratégies de piégeage afin de permettre un contrôle local des effectifs sans compromettre la conservation de cette espèce en France.

Title : Spatial dynamics and demography of the black-billed magpie in France: consequences for management.

Abstract: urbanization offers new ecological niches for the establishment of life in cities, leading ecologists to question about the processes shaping the distributions of species. Basically, some animals and plants may fail to occupy urban habitats but other ones succeed better in exploiting resources. The black-billed magpie is a good example of such an adaptation to cities in Europe. Surprisingly, the magpie is also declining at countryside in France contrary to urban populations. What factors and mechanisms do explain the difference of dynamics between habitats? This is the first goal of my thesis. Actually, the magpie is known to predate birds at nest leading humans to control magpie populations to conserve biodiversity. Evidences of the impact of magpies on prey conservation in cities are still weak, yet its density is increasing. The second issue of my thesis concerns the evaluation of the impact of the magpie expansion on bird biodiversity and to plan efficient programs of control if necessary.

Globally, I found out that dynamics of magpie populations depend on the level of landscape urbanisation and on the level of control activities through trapping in France. Cities improve the amount of food sources leading to a better fecundity of pairs in cities. At countryside, the trapping would lead to a decrease of the survival of populations and its decline. The carrion crow, that predate and competes with magpies, would be harmless.

Finally, I experimentally proved that the elevated magpie densities in urban parks are not a threat for bird conservation. In any cases, magpie populations need to be monitored because prey-predator interactions are evolving. Optimal strategies to manage populations through trapping are proposed, allowing the control as well as the conservation of the magpie.

Mots clés; Écologie urbaine, Paysage, France, Corvidés, Régulation, Nuisibles, Prédation, Dynamiques