



Impact des changements d'usage sur la viabilité d'une population menacée dans un espace multi-protégé: le Crave à bec rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) sur l'île d'Ouessant

Christian Kerbiriou

► To cite this version:

Christian Kerbiriou. Impact des changements d'usage sur la viabilité d'une population menacée dans un espace multi-protégé: le Crave à bec rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) sur l'île d'Ouessant. Ecologie, Environnement. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2006. Français. NNT: . tel-00177416

HAL Id: tel-00177416

<https://theses.hal.science/tel-00177416>

Submitted on 8 Oct 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.

N° attribué par la bibliothèque :

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

présentée et soutenue publiquement par

Christian KERBIRIOU

le 4 décembre 2006

Impact des changements d'usage
sur la viabilité d'une population menacée
dans un espace multi-protégé :
le Crave à bec rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*)
sur l'île d'Ouessant

JURY

Mme LIZET Bernadette , Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle	Présidente
Mme MONAGHAN Pat , Professeur, Université de Glasgow	Examineur
Mme GOURMELON Françoise , Directrice de Recherche, CNRS	Examineur
M. GUILLON Louis-Marie , Ingénieur Agronome, PNRA	Examineur
M. JULLIARD Romain , Maître de Conférence Muséum National d'Histoire Naturelle	Examineur
M. COUVET Denis , Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle	Directeur de thèse
Mlle CAM Emmanuelle , Professeur, Université de Toulouse	Rapporteur
M. ARLETTAZ Raphaël , Professeur, Université de Bern	Rapporteur

A Isa et Frégan

PREAMBULE

Ce travail de thèse a été réalisé sous la direction de Romain Julliard et Denis Couvet au sein de l'équipe Conservation des Espèces, Restauration et Suivis des Populations UMR 5173. USM 305 du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Une part importante de ce travail notamment de terrain a été réalisée en tant que salarié du Centre d'Etude du Milieu d'Ouessant, structure associative dédiée à l'étude de l'environnement insulaire ouessantin et à la sensibilisation du public. Cette association est partenaire du Parc Naturel Régional d'Armorique.

Enfin, la majorité des analyses spatiales ainsi que le développement du Système Multi Agent s'est déroulé au sein du Laboratoire Géomer de l'Institut Européen de la Mer.

REMERCIEMENTS

Je souhaite avant tout remercier Romain Julliard qui fut l'initiateur et l'encadrant de cette thèse. Je tiens à lui exprimer ma reconnaissance pour ses conseils et son soutien mais plus encore pour m'avoir accompagné dans cette étape initiatique de la recherche.

Je voudrais ensuite exprimer toute ma gratitude à Denis Couvet pour m'avoir accepté au sein de l'unité « Conservation des Espèces Restauration et Suivi des Populations » du Muséum National d'Histoire Naturelle et pour ses conseils. Je suis bien conscient de la chance que j'ai eu de pouvoir bénéficier de telles conditions de travail tant sur le plan de la formation, de l'émulation scientifique que sur le plan humain et matériel.

J'aimerais également exprimer ma reconnaissance à Françoise Gourmelon de m'avoir accueilli en co-tutelle dans l'unité Géomer de l'Institut Européen de la Mer, pour sa disponibilité notamment sur les aspects cartographiques et pour le temps qu'elle a consacré à mon initiation à la cartographie sur un logiciel aussi peu convivial que ARCINFO.

Je tiens à remercier Frédéric Bioret, et Yvon Guerneur respectivement Président et Directeur du Centre d'Etude du Milieu d'Ouessant, pour m'avoir permis de consacrer une part importante de mon temps de travail salarié au CEMO, à cette étude d'avril 1997 à mars 2005.

Au sein de l'équipe « Biologie de la Conservation » du Muséum, je tiens à remercier en premier lieu Alexandre Robert pour sa grande disponibilité notamment sur les aspects de modélisation des dynamiques de population et Fred Jiguet pour m'avoir fait découvrir les joies de l'interpolation et du logiciel RANGE. Au sein de cette équipe, je tiens aussi à remercier particulièrement Harold Levrel qui a élargi considérablement mon champ de vision. Je souhaite également remercier Vincent DeVictor, Pierre-Yves Henri et François Chiron pour leur aide de toutes sortes (discussions, conseils, relecture). Un grand merci à Isabelle Le Viol, Anne Sophie Gadot et Emmanuelle Porcher pour l'effort de relecture dans les derniers instants.

Au sein de l'équipe Géomer, je voudrais remercier Manuel Giraudet pour sa disponibilité face à mes nombreuses requêtes concernant les aspects cartographiques. Je tiens également à remercier chaleureusement Mathias Rouan pour son enthousiasme, les semaines passées à Ouessant aussi bien sur le terrain à compter les moutons qu'à programmer ce Système Multi-Agent et enfin pour les modifications et les simulations à répétition de cette plate-forme.

Je tiens également à remercier Emmanuelle Cam et Raphaël Arlettaz qui ont accepté d'être rapporteurs de ce travail ainsi que les autres membres du jury : Bernadette Liset, Pat Monaghan, Françoise Gourmelon, Louis-Marie Guillon, Denis Couvet et Romain Julliard.

Pour leurs conseils et enthousiasme à moment où cette étude n'était encore qu'un projet naturaliste, je souhaite exprimer toute ma reconnaissance à Frédéric Bioret qui m'a initié à la botanique des milieux littoraux et Jean Yves Monnat et Jacques Nisser pour m'avoir initié au baguage en falaise.

Mes remerciements vont aussi à Michel Etienne pour m'avoir donné l'opportunité d'intégrer le projet MAB-IFB sur la modélisation d'accompagnement dans les Réserves de Biosphère Françaises, pour son coup de pouce pour la formation CORMAS à Montpellier et pour son aide sur ce que fut la première ossature de dynamique de population dans le SMA.

Mes plus chaleureux remerciements à tous ceux qui m'ont aidé dans les opérations de baguage des Craves au nid: Aurélien Audevard, Cédric Caïn, Mikaël Champion, Sébastien Durdux, Laurent Gager, Benjamin Guyonnet, Yann Jacob, Vincent Le Pennec, Thierry Quelenec, Séverine Tessier, Willy Raitière. Merci à tous ceux qui ont participé aux suivis des couples reproducteurs, réalisé des relectures de Craves marqués ou qui m'ont communiqué des observations de Craves : Aurélien Audevard, Elise Aumont, Olivier Allenou, R. Baeta, Luc Barbaro, Michel Baudraz, Yves Batz, Alain Bellier, Gilles Bentz, Frédéric Bioret, Julien Birad, Cédric Caïn, Marie-Françoise Canevet, Mikaël Champion, Frédéric Cloître, Damien Cohez, Benjamin Combot, Christophe Constantin, Rioual Couix, Armel Deniau, Alain Desnos, Boris Droz, François Duruz, Pierre Floc'h, Laurent Frutig, Jean-Pierre Jordan, Yann Jacob, David Laloi, Nicolas Le Clainc'h, Fred Le Cornoux, Yvon Le Corre, Pierre Léon, Maël Le Provost, Eric Le Viol, Sébastien Gaultier, Pascal Gaultier, Marie-Laure Geslin, Thomas Geslin, Giaromo Gola, Julien Gonin, Aurélien Guillaume, Patrick Hamon, Bertrand Helsen, Pierre-Yves Henry, Jean-Batiste Janes, Ewen de Kergariou, Estelle Kerbiriou, Phippe Laurent, Jean-Yves Le Gall, Pierre Léon, Héléne Mahéo, Frédéric maillot, Jacques Maout, Emmanuelle Martin, Daniel Matti, Nicolas Moduli, Nicolas et Cécile Morel, Noémie Morgestren, Romain Morin, Nidal Nissa, George Oliosio, Thierry Quélenec, Guillaume Ruiz, Nicolas Scatassi, Séverine Tessier, Gilbert Simon, Léniaïg Therin, Alain Thomas, Mathieu Vaslin, Maxime Zucca. et toute l'équipe du Keleguen Tour : Ondine Filipi-Codacioni, Rémi Dujol, Anne-Sophie Gadot, Benjamin Guyonnet, Pierre-Yves Henri, Isabelle Le Viol, et Romain Lorillière et Joël LePerson pour le prêt de ses échelles. Que ceux que j'aurais omis de citer ici, veuillent bien m'excuser.

Je remercie Météo France de m'avoir gracieusement autorisé l'accès aux données de la station météorologique d'Ouessant.

Je veux aussi remercier mes parents pour m'avoir plongé dans la marmite minot, de m'avoir trimballé par monts et par vaux, de m'avoir porté ces satanés kilos d'ammonites sous le soleil des Causses, de m'avoir fait découvrir les herbiers où se cachent les carrelets, de m'avoir montré la mer de nuage...à tout ce qui donne un certain goût à la vie.

Enfin, un très gros merci Isabelle de m'avoir supporté (dans tous les sens du terme). Pour ton énorme soutien, ton enthousiasme sur l'ensemble de ce travail aussi bien sur les opérations de surveillance de nid, de baguage, de relevés botaniques, d'identification d'invertébrés, d'analyses...et ce jusqu'aux dernières relectures nocturnes. Enfin, merci d'avoir toléré les débordements tentaculaires qu'ont eu cette étude dans notre vie.

INTRODUCTION.....	1
SITE D'ETUDE.....	9
Déprise agricole et processus d'enfrichement.....	10
Augmentation de la fréquentation touristique.....	14
Labels et statuts de protection.....	18
MODELE BIOLOGIQUE.....	21
Description de l'espèce.....	23
Le Crave, une espèce emblématique.....	28
CHAPITRE I : Les ressources et leurs impacts sur la dynamique de population.....	29
1.1. Site de reproduction.....	33
1.2. Sélection de l'habitat et dynamique démographique.....	35
1.2.1 Habitat du Crave et usages associés.....	35
1.2.1.1 Habitats utilisés par les Craves.....	35
1.2.1.2 Sélection de l'habitat par les couples reproducteurs.....	38
1.2.1.3 Effet de la distance sur l'accès aux habitats par les couples reproducteurs.....	40
1.3. Ressources alimentaires et dynamique de population.....	49
1.3.1 Régime alimentaire.....	49
1.3.2 Sélection des proies.....	50
1.3.3 Biomasse d'invertébrés et succès reproducteur.....	54
1.3.4 Survie juvénile et biomasse d'invertébrés.....	55
CHAPITRE II : Impact de l'enfrichement sur la dynamique de population.....	59
2.1 Relation entre évolution de l'enfrichement et dynamique de la population de Craves sur Ouessant au cours des 50 dernières années.....	61
2.1.1 Evaluation de l'entretien des pâtures.....	61
2.1.1.1 Estimation de la charge de bétail.....	61
2.1.1.2 Evaluation de la pression de pâturage.....	61
2.1.1.3 Estimation des capacités de charge des prairies sur l'île d'Ouessant.....	62
2.1.2 Evaluation de l'impact des pratiques pastorales passées sur la population de Craves.....	65
2.1.2.1 Impact potentiel du pâturage côtier sur le succès reproducteur.....	65
2.1.2.2 Constitution du modèle.....	65
2.2 Dynamique actuelle d'enfrichement et devenir de la population.....	68
2.2.1 Evaluation de la dynamique d'enfrichement actuelle et future.....	68
2.2.2 Viabilité de la population de Crave dans un contexte d'enfrichement.....	68
CHAPITRE III : Limitation de l'accès aux ressources occasionnée par la fréquentation touristique estivale et son impact sur la dynamique de population.....	73
3.1 Réponses individuelles des Craves aux dérangements occasionnés par les touristes.....	77
3.1.1. Impact des touristes sur la répartition spatiale des Craves.....	77
3.1.1.1 Distance de fuite.....	77
3.1.1.2 Relation entre fréquentation touristique du littoral et répartition des Craves.....	77

3.1.2 Impact de la fréquentation touristique sur l'utilisation des habitats par les Craves.....	79
3.1.3 Impact de la fréquentation touristique sur le comportement alimentaire.....	80
3.1.4 Evaluation de la réduction du temps d'alimentation.....	82
3.2 Impact de la fréquentation touristique sur la dynamique et la viabilité de la population. ..	83
3.2.1 Impact de la fréquentation touristique sur la survie.	83
3.2.2 Impact de la fréquentation touristique sur la viabilité de la population.	84
3.3 Propositions de gestion pour limiter l'impact négatif du dérangement touristique.....	87
 CHAPITRE IV : Impact de la fréquentation touristique sur les habitats du Crave et sa dynamique de population	93
4.1 Impact du piétinement sur les habitats du Crave.....	97
4.1.1 Discrimination des pelouses rases naturelles et des pelouses rases d'origine anthropique.	97
4.1.2 Evaluation des dynamiques de piétinement	99
4.1.2.1 Dynamique de création de pelouses rases suite à la fréquentation littorale.	99
4.1.2.2 Dynamique d'érosion du couvert végétal suite à la fréquentation littorale.	100
4.2 Impact du piétinement sur la dynamique de population de Craves.....	101
4.2.1 Evaluation de l'importance des pelouses rases d'origine anthropique au sein des territoires.	101
4.2.2 Impact du piétinement en termes de démographie.....	101
 CHAPITRE V : Hiérarchisation des pressions affectant la dynamique de population et interactions entre ces facteurs	105
5.1. Impact conjoint du dérangement, du piétinement et de l'enfrichement à l'aide du Modèle Individu Centré.....	107
5.1.1 Hiérarchisation des pressions	107
5.1.2. Domaine de viabilité de la population.....	109
5.1.3. Résilience de la population.	110
5.2. Les Systèmes Multi-Agents, un outil pour la biologie de la conservation ?.....	114
Apports et potentialités du SMA développé dans la Réserve de Biosphère de la Mer d'Iroise pour la problématique de conservation de la population de Crave d'Ouessant.....	114
5.2.1 Limite des modèles non spatialisés et potentialité des Systèmes Multi-Agents	114
5.2.2 Construction du SMA de la Réserve de Biosphère d'Iroise et intégration de la dynamique de population de Craves	118
5.2.2.1 La co-construction du SMA d'Ouessant.....	118
5.2.2.2 Intégration de la dynamique de population de Craves dans le SMA.	122
5.2.3. Premières analyses exploratoires du SMA de la Réserve de Biosphère de la mer d'Iroise.	125
5.2.3.1. Evaluation des opérations de fauche menées par le Parc Naturel Régional d'Armorique.....	128
5.2.3.2. Dynamique de population dans un contexte de changement des usages	134
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	147
LISTE DES FIGURES.....	159
ANNEXES	165



INTRODUCTION

Notre étude s'intéresse à la viabilité d'une population de Crave à bec rouge, un oiseau menacé listé en Annexe I de la Directive Habitats, dans un contexte de changements d'usages sur l'île d'Ouessant, un espace « protégé » bénéficiant de multiples labels reconnaissant l'originalité et l'intérêt de son patrimoine naturel.

Dans un premier temps, nous avons choisi de replacer cette étude dans un contexte plus global, celui de la perte de biodiversité, en abordant d'une part les questions de mesure et de hiérarchisation des actions qu'elle soulève, basées sur la notion d'espèces menacées et, d'autre part, les réponses concrètes grâce au développement de réseaux d'aires protégées.

Eux-même placés dans un contexte de changements globaux, ces espaces protégés connaissent des changements d'usages qui sont susceptibles de menacer le maintien d'espèces protégées dont la présence a en partie justifié la protection de ces aires. Une des questions est donc de savoir dans quelle mesure ces espèces peuvent se maintenir à moyen terme et quelle intensité d'intervention, si gestion il y a, est nécessaire ?

Dans ce contexte, l'île d'Ouessant, en tant que territoire du Parc Naturel Régional d'Armorique (PNRA), classé en Réserve de Biosphère et potentiellement, dans le futur, en Parc National, constitue un site d'expérimentation particulièrement pertinent dans la mesure où elle se trouve confrontée à de profonds changements d'usage des pratiques : Alors que cet espace rural subit une forte déprise agricole et par là même un enfrichement progressif des milieux, l'île connaît depuis quelques décennies un accroissement considérable de sa fréquentation touristique, en large partie consécutive à l'attrait croissant du public pour les espaces naturels et les sites protégés. Ces deux dynamiques concernent particulièrement les espaces littoraux qui, outre leur originalité paysagère, concentrent les espèces rares et menacées de l'île.

Parmi elles, figure le Crave à bec rouge. Outre les enjeux liés à sa conservation (Annexe I-Directive Habitats / en déclin) l'espèce, en tant qu'exclusivement inféodée à ces milieux littoraux, est susceptible de constituer un « indicateur » pertinent qui renseigne sur l'état de conservation d'habitats reconnu d'intérêt communautaire de leur faune et flore associées. En tant qu'espèce « emblématique » du Parc Naturel Régional d'Armorique, elle concentre aussi des enjeux relatifs à l'image du Parc et à la visibilité de sa mission.

Soumis à de nouvelles pressions, Ouessant bénéficie de financements dont la raison première est d'assurer la conservation de ce patrimoine naturel. Gestionnaire, en charge de la préservation de ces espaces et espèces, le PNRA met en place certaines actions, dont par exemple une lutte contre l'enfrichement, via du débroussaillage.

L'une des questions est donc de savoir dans quelle mesure et sous quelles conditions il est possible de conserver ces habitats dans un « bon » état de conservation en choisissant comme indicateur d'état la population de Craves à bec rouge ? En d'autres termes, cette population est-elle viable à moyen terme face à ces pressions ? Si oui, dans quelles conditions ? La structure PNR, de part son statut et les outils dont elle dispose, est-elle à même d'y répondre ? Certains scénarios de gestion sont-ils plus efficaces, plus pertinents que d'autres ?

Dans ce contexte, le scientifique, à travers notamment la modélisation et les simulations d'évolution à moyen terme des systèmes, peut apporter certaines réponses.

Au cours des 50 dernières années, l'Homme a modifié les écosystèmes de manière plus rapide et plus extensive que sur aucune autre période comparable de l'histoire de l'humanité, en grande partie pour satisfaire une demande croissante rapide notamment en matière de nourriture, d'eau douce et d'énergie. Le rapport de l'Evaluation des Ecosystèmes pour le Millénaire (2005) conclut que les changements occasionnés aux écosystèmes ont contribué à des gains nets substantiels en ce qui concerne le bien-être de l'Homme et le développement économique. Ainsi à l'échelle planétaire, les services de prélèvements en termes de nourriture (culture, élevage et aquaculture) ont été renforcés. Ces gains ont cependant été acquis au prix d'une accentuation de la pauvreté de certaines catégories de personnes, d'une dégradation des autres services écosystémiques, d'un risque accru d'irréversibilité et d'une perte substantielle de la diversité biologique, dont une forte proportion de manière irréversible. Les principales causes d'érosion de cette biodiversité sont désormais connues. Outre l'altération des cycles biogéochimiques, illustrée par le réchauffement climatique, l'eutrophisation ou les pollutions, quatre causes majeures, communément regroupées sous le terme de quatuor diabolique, sont identifiées : la fragmentation, la surexploitation, les invasions biologiques et les extinctions en chaînes. Toutes s'avèrent directement ou indirectement liées aux activités anthropiques.

La diversité biologique au sens de la Convention sur la Diversité Biologique (Rio de Janeiro 5 juin 1992) a été définie comme la "variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes". Cependant l'extinction des espèces est bien souvent la partie la plus visible de l'érosion de la biodiversité. Actuellement, c'est l'ensemble de **la diversité spécifique** qui est menacée, on raisonne d'ailleurs souvent en taux d'extinction. Ainsi, à titre d'exemple, on considère désormais que le taux d'extinction des espèces pour le XX^{ème} siècle est 50 à 500 supérieur à celui calculé à partir des données fossiles. Ce taux atteint une valeur 1000 fois supérieure, si on inclut les espèces probablement disparues. Enfin, ce taux d'extinction pourrait atteindre dans un futur proche un taux effroyable de plusieurs milliers d'extinctions d'espèces par an (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Si nos sociétés ont désormais pris conscience des menaces qui pèsent sur la diversité spécifique, la **diversité génétique** des populations est encore peu considéré. Pourtant, l'isolement et la réduction drastique de taille efficace des populations augmentent les risques de fixation d'allèles délétères et affectent la valeur sélective des individus, ce qui peut conduire la population à l'extinction. Au-delà de la disparition des espèces ou de la réduction de leur patrimoine génétique, les **écosystèmes** dans leur globalité sont aussi largement affectés. Des écosystèmes entiers sont fragmentés et réduits au point d'être menacés de disparition. C'est, entre autres, le cas des forêts, pour lesquelles le World Resources Institute (WRI 2006) estime que 40 % des forêts naturelles intactes auront disparu d'ici 10 à 20 ans, suite à la sur-exploitation du bois ou la mise en place de culture (Matthews et al. 2000).

L'érosion de la biodiversité soulève un certain nombre d'interrogations : Certaines sont d'ordre éthique et personnel : Des écosystèmes océaniques sans baleines, des savanes sans rhinocéros, des fleuves européens sans saumons, fonctionneront peut être, mais n'est-ce pas une part de notre imaginaire et de notre culture qui disparaîtrait ? D'autres, dans une vision plus « utilitariste », mettent l'accent sur les conséquences de cette perte de diversité, en terme économique et donc social, pointant notamment les services rendus par les écosystèmes et désormais menacés

Espèces menacées

Quelles que soient les raisons (éthique ou utilitariste), il est apparu très rapidement que limiter cette perte de « biodiversité » impliquait une hiérarchisation des priorités, à la fois dictée par l'urgence des mesures à prendre et le contexte de moyens limités. Dans ce cadre, le système de classification des espèces en fonction de degrés de vulnérabilité est une méthode qui permet

de sélectionner celles qui ont la probabilité la plus forte de disparaître en premier. (IUCN 1994). Parmi ces espèces menacées, figurent logiquement en nombre des espèces à populations déclinantes et des espèces rares.

- Les espèces à populations déclinantes ont donné lieu au développement d'études qui privilégient l'analyse des causes de déclin et la prise de mesures pour y remédier.
- Les espèces « rares », par définition « peu répandues » et/ou « à effectifs restreints », ont été au centre des études explorant le fonctionnement des petites populations et notamment les effets stochastiques et leurs conséquences en terme de dérive démographique et génétique.

Espaces protégés

Ces espèces menacées, souvent emblématiques, ont été fréquemment utilisées, pour représenter la biodiversité et/ou aider à la désignation d'aires protégées. Or cette utilisation ne fait pas l'objet d'un consensus dans la communauté scientifique. Malgré les limites de cette approche soulignées par Andelman & Fagan (2000), Berger (1997), Possingham et al. (2002) et Rubinoff (2001) les scientifiques se sont beaucoup investis dans cette problématique. (Lawler et al. 2003). La problématique d'identification et d'optimisation des aires à protéger a amené la communauté scientifique à s'investir pour développer d'autres approches comme celles basées sur la distribution de groupes d'espèces (Cabeza & Moilanen et al. 2005, Camm et al. 1996, Church et al. 1996, Csuti *et al.* 1997, Kirkpatrick 1983, Margules et al. 2002, Pressey et al. 1993, Pressey et al. 1996, Pressey & Taffs 2001) ainsi il a fallu intégrer les aspects spatiaux des processus biologiques comme la fragmentation, la connectivité et la distribution spatiale de chacune des espèces (Cabeza 2003) en tenant compte par exemple de la proximité des réserves entre elles (Nicholls & Margules 1993, Possingham et al. 2000). La délimitation d'aires issue de l'intégration de ces aspects fonctionnels dans une perspective méta-populationnelle, doit permettre d'apporter une persistance régionale plus forte en facilitant la dispersion et donc les phénomènes de recolonisation des sites favorables mais non occupés.

Cependant, les politiques gouvernementales ou non-gouvernementales, n'ont pas attendu l'émergence de ces concepts pour la mise en œuvre d'espaces protégés. Certains d'entre eux ont près d'un siècle d'existence (Parc du Yellowstone / USA, Réserve des Sept îles / France). La non considération des processus biologiques et exigences des espèces (domaines vitaux...etc) explique sans doute en grande partie pourquoi certains grands réseaux d'espaces protégés comme ceux présents en Amérique du Nord apparaissent inadaptés pour la préservation durable des espèces menacées qu'ils hébergent, notamment les grands vertébrés (Grumbine 1990, Newmark 1985, Salwasser et al. 1987). Une des principales raisons c'est qu'ils ont été désignés pour d'autres objectifs (préservation des paysages, d'espaces naturels pour accueillir les citoyens, préservation d'une espèce emblématique...). Dans certains cas, il est apparu que les espaces protégés incluaient en moyenne moins d'espèces menacées qu'une zone choisie au hasard (Deguise & Kerr 2005). Les régions les plus menacées par le développement des activités humaines telles que l'urbanisation ou l'intensification agricole présentent parfois le moins d'espaces protégés (Deguise & Kerr 2005). Ces zones à fort développement n'hébergent pas forcément beaucoup d'espèces considérées comme globalement menacées, mais c'est peut-être, pourtant dans ces espaces que nombre d'enjeux de préservation de la biodiversité se situent. Ainsi le fossé entre les potentialités qu'offrirait l'outil des réserves pour protéger la biodiversité et l'état actuel de la distribution des espaces protégés est parfois considérable (Rodrigues et al. 2004).

De plus, en considérant que la biodiversité de ces aires protégées puisse être préservée intégralement, peut-on espérer conserver avec ce réseau une part importante de la biodiversité globale ? Une première approche simpliste pourrait consister à utiliser la relation richesse spécifique-surface ($S = cA^z$ ou S est le nombre d'espèces, A l'aire et c et z des constantes, relation qui s'est avérée jusqu'à présent robuste (Connor & McCoy 1979, He & Legendre 1996, Bell

2001). En prenant en compte l'étendue de la variation de z (Connor & McCoy 1979, Barbault 1994, Bell 2001) on pourrait espérer « conserver » en France sur la base uniquement du réseau des Réserves Naturelles et des Parc Nationaux entre 2 et 15 % de la diversité spécifique pour une surface protégée correspondant à 2 % du territoire national.

Répondre alors à la question de savoir si ce niveau est suffisant revient en partie à s'interroger sur la capacité de cette diversité pour assurer le maintien des écosystèmes. En d'autres termes, jusqu'à quel point les écosystèmes peuvent-ils fonctionner face à une réduction de leur nombre d'espèces? Ce niveau permet-il de maintenir un potentiel adaptatif fort garantissant un maintien dans le long terme ? Ce réseau d'aires protégées est-il suffisamment interconnecté pour permettre des échanges entre populations et ainsi éviter les phénomènes d'extinction dus aux stochasticités démographique et génétique ? Ce réseau permettra-t-il de faire face aux changements climatiques et aux déplacements d'aires de reproduction des espèces qui l'accompagnent ? La fonctionnalité écologique des écosystèmes présents dans ces aires est-elle enfin garantie à long terme ?

En l'état actuel des connaissances, une solution de prudence consisterait à étendre le réseau actuel. mais dans ce cas, on se trouve souvent confronté aux activités humaines . En effet, *« la politique des parcs nationaux en France marque depuis de nombreuses années des signes d'essoufflement : la France n'a en effet pu créer de nouveaux parcs nationaux depuis quinze ans en France »* et depuis 26 ans en France métropolitaine (Giran 2003). Une des principales raisons réside dans le fait que *"depuis longtemps, une certaine incompréhension a conduit beaucoup d'acteurs locaux à penser que l'Etat s'appropriait un territoire"* (discours de Nelly OLIN à l'Assemblée Nationale le mercredi 30 novembre 2005). Les projets de création de Parcs nationaux en Corse et en Mer d'Iroise ont d'ailleurs été rejetés par ces acteurs, cf. le cadre ci dessous *Difficultés de création d'un parc National : le cas de la Mer d'Iroise*.

Difficultés de création d'un parc National : le cas de la Mer d'Iroise

En Mer d'Iroise, les deux principales communes de la zone centrale (Molène et Ouessant) ont rejeté la proposition de texte après vote de leur conseil municipal. La principale association régionale de protection de la nature Bretagne Vivante SEPNB a également rejeté le texte, considérant que les objectifs de préservations n'étaient pas suffisants. Le Syndicat des chefs d'entreprise à la pêche se prononce contre mais pour des raisons toutes autres: "En conclusion, dans l'état actuel, cette zone de l'Iroise est bien gérée, elle n'a pas besoin d'une réglementation plus draconienne qui aurait pour conséquence la fin de notre activité (Journal du SCEP 2002). En assemblée générale, les 117 pêcheurs plaisanciers de l'Association des plaisanciers du port du Conquet « demandent purement et simplement l'annulation du décret de création du parc marin » (Ouest-France du 31 juillet 2002). Enfin, deux associations locales, MTO (maintien des Traditions Ouessantines) et ADVILI (Association de Défense et de Valorisation des Iles et du Littoral de la mer d'Iroise), se sont créées en réaction au futur parc, cette dernière fait savoir aux candidats aux élections législatives qu'elles considèrent « que les réglementations actuelles sont suffisantes, de même que les moyens de les faire respecter. » (Source Mission pour un Parc National Marin en Mer d'Iroise). Lors d'une réunion publique d'information le 18/12/2004 à Lampaul-Plouarzel, ADVILI déclare que la « concertation dont il est fait question dans ce projet de texte ne serait qu'un leurre car elle intervient a posteriori" (Source mairie de Lampaul Plouarzel).

Si la création d'aires au fort statut de protection a pu être une solution d'urgence, par exemple contre une destruction définitive des espaces consécutive à l'urbanisation du littoral, elle a montré ses limites notamment au travers de son rejet de plus en plus fréquent de la part des populations locales, qui se sentent amputées d'une partie de leur territoire.

Dans ce contexte, les Réserves de Biosphère et les Parcs Naturels Régionaux, dont l'objectif est de concilier protection de la nature et développement socio-économique en misant sur une sensibilisation et une responsabilisation des acteurs à la préservation de la biodiversité sur les espaces considérés, apparaissent comme des lieux d'expérimentation potentiellement intéressants. L'intérêt de ces zones pour l'expérimentation du maintien de la biodiversité, du développement durable et de nouvelles formes de gouvernance locale sont multiples :

- Il s'agit avant tout de milieux présentant de forts enjeux de conservation de la biodiversité,
- Leurs statuts ont une certaine ancienneté (1967 pour les PNR et 1976 pour les Réserve de Biosphère) et les actions menées le sont donc déjà depuis une certaine durée,
- Leur présence est généralement bien acceptée car fondée sur la notion de contrat et de libre adhésion. De plus, pour ce qui est des Parcs Régionaux, la charte permet aux communes de préserver et de mettre en valeur leurs patrimoines naturels et culturels locaux, par des mesures essentiellement contractuelles. Aujourd'hui 43 PNR ont été créés, dont 25 au cours des 20 dernières années. Ils couvrent ainsi désormais une part importante du territoire (13 %) en comparaison avec les 2 % des Parcs Nationaux et Réserves Naturelles.

Or, ces statuts des PNR et de Réserves de biosphère n'ont pas été élaborés spécifiquement pour conserver la biodiversité. Ils diffèrent d'ailleurs légèrement par leurs approches de la "nature" (une Réserve de Biosphère a vocation à protéger l'ensemble de la biodiversité présente ainsi que sa fonctionnalité alors que les PNR ont vocation à protéger le patrimoine, cf. cadre ci dessous *le processus de patrimonialisation*).

Le processus de patrimonialisation

La loi sur les Parcs Régionaux introduit pour la première fois la notion de « patrimoine naturel » dans la législation française. Or selon la définition de Chauvin-Louafi et Roussel *In Barbault 2005* « *un bien patrimonial est celui dans lequel les hommes se reconnaissent à titre individuel et collectif : ils le considèrent à la fois significatif de leur passé et précieux pour leur avenir. La patrimonialisation ne permet pas de tout conserver : un choix social et culturel est clairement effectué* ». Au travers de la consultation des sites Internet officiels des PNR (38 sites consultables sur les 44 PNR existants) un certain nombre de critères pris en compte sont perceptibles : Le patrimoine naturel est souvent représenté au même niveau que le patrimoine paysager, bâti ou culturel le plus souvent à travers une rubrique « Faune et Flore ». Cette rubrique comporte essentiellement des espèces, les notions d'habitats, milieux ou écosystèmes sont rarement évoqués. Le groupe le plus cité est celui des oiseaux avec en moyenne cinq espèces, puis les plantes (3), les mammifères (1), les amphibiens-reptiles (0,9), les invertébrés (0,9) et enfin les poissons (0,5). Par rapport à la diversité nationale, on mesure l'ampleur du déséquilibre puisqu'il y aurait de l'ordre de 537 espèces oiseaux, 109 mammifères, 6020 plantes, 76 amphibiens-reptiles, 48000 invertébrés et 76 poissons en France (INPN MNHN). Les plantes et les invertébrés apparaissent comme les grands perdants sans parler des champignons ou des algues ou des procaryote ! De plus au sein de chaque groupe, une seconde sélection s'opère : Les espèces gibiers sont relativement bien représentées : 18 % des oiseaux et 49 % des mammifères cités sont des espèces gibiers, alors qu'en France seuls 12% des oiseaux sont chassables au sens large et 21 % des mammifères. Ils ne sont pourtant jamais regroupés dans une rubrique « gibier » mais souvent dans une rubrique « Ongulés », ou « Galliformes ». Il pourrait s'agir de ne pas afficher trop clairement que cette information est destinée à un public « chasseur » pour ne pas froisser un public « non chasseur ». De même, 40 % des oiseaux sont des rapaces mais jamais le Faucon crécerelle ou la Buse variable ne sont cités alors qu'ils sont probablement les deux espèces de rapaces susceptibles d'être observées par les visiteurs. La raison est sans doute liée au fait qu'auprès du public « chasseur » ces deux espèces sont perçues comme des espèces trop abondantes et coupables de prédation sur les espèces gibiers. Lorsque les rapaces sont nommés, il s'agit le plus souvent de l'Aigle royal, du Circaète Jean-le-blanc, du Milan royal, des Chouettes hulotte et chevêche, des Hiboux grand duc et moyen duc. Parmi les espèces de plantes représentées, 25 % sont des arbres et 49 % des espèces végétales nommées sont considérées comme rares (listées sur des listes rouges nationales, régionales...). Lorsque des invertébrés sont cités, il s'agit le plus souvent d'espèces de l'Annexe II de la Directive Habitat et dans la plupart des cas, du Lucane ou du Capricorne. Enfin les rares poissons listés sont le plus souvent des poissons nobles pour la pêche (Saumon Atlantique, Truite fario et Brochet 74%) ou accessoirement des espèces de l'Annexe II de la Directive Habitat (Lamproies, Chabot et Aloses). Les espèces patrimoniales des PNR sont donc clairement utilisées pour communiquer et pour favoriser une appropriation de la part des populations locales. Ces espèces sont donc le plus souvent des **espèces rares** mais ce n'est pas forcément nécessaire et souvent pas suffisant : Elles sont surtout le **symbole d'une vie sauvage**, qui légitime le rôle de sauvegarde d'un patrimoine naturel exceptionnel. On trouve alors bien souvent des espèces comme l'Aigle royal ou le Saumon Atlantique. Les espèces qui possèdent **un capital sympathie** sont également largement citées avec par exemple le cas de la Cigogne. Lorsqu'une espèce présente enfin plusieurs aspects « positifs », elle a d'autant plus de chances d'être listée, comme le cerf, à la fois « seigneur des forêts » et « gibier noble ».

Les Parcs Naturels Régionaux sont principalement perçus par les acteurs locaux comme un outil local pour dynamiser des petites régions en perte de vitesse. Ils concernent en effet bien souvent des régions où la déprise agricole peut être forte et se traduit par l'abandon conséquent de certaines pratiques agricoles et une fermeture des paysages. Or cette déprise agricole peut être source de profonds changements de biodiversité ou d'homogénéisation des communautés, car les activités agricoles ont souvent un fort impact structurant dans le paysage. De plus ces espaces misent alors fréquemment sur la valorisation de leur patrimoine naturel et culturel pour développer un éco-tourisme. Or la forte attraction qu'exercent parfois ces espaces naturels auprès des urbains, relayée par une politique de communication de la part des gestionnaires de ces espaces, peut générer un flux touristique important. Une telle fréquentation, si elle peut constituer une source de revenus pour la population locale, peut également exercer de fortes pressions sur les espèces et habitats présents. Ces pressions peuvent être liées aux effets de l'urbanisation qui en découlent (construction de structures d'hébergement, de résidences secondaires, de structures de recyclage de l'eau, des déchets...) ou concernent les effets directs de la fréquentation des sites (piétinement de la végétation, dérangement de la faune...). On peut dès lors légitimement se poser la question de l'efficacité de ces outils de préservation de type PNR pour le maintien de la biodiversité. Face aux surfaces qu'ils représentent, leur ancienneté et surtout les pressions en jeu, il apparaît donc nécessaire d'évaluer la pérennité des espèces dans ce type d'aires protégées.

mais l'engagement des sciences de la conservation ne doit pas se limiter à cet aspect. S'engager dans ces espaces offre également la possibilité d'avoir une accroche locale (territoire-gestionnaire) pour expérimenter et innover. La recherche en biologie de la conservation dans ces espaces constitue une occasion de renforcer les liens et les échanges entre monde de la recherche et monde de la gestion des milieux. Enfin, les débouchés de ces expérimentations et acquisitions doivent pouvoir s'exporter car il est utopique de penser qu'une petite proportion d'aires protégées, même étendues à des aires aux statuts moins forts comme les PNR, suffira à protéger la biodiversité dans son ensemble. Une stratégie uniquement centrée sur cette approche présente aussi un risque du fait qu'à l'extérieur de ces aires, la pression anthropique, légitimée, dédouanée, peut conduire à appauvrissement considérable de la biodiversité. A l'extrême, l'extérieur de ces réserves pourrait devenir si pauvre qu'il menacerait en retour le maintien de la diversité au sein de ces aires protégées (diffusion des polluants, limitations des échanges et risques de dérives démo-génétiques).

L'étude que nous avons menée s'inscrit dans une perspective d'évaluation de l'efficacité de ces outils pour le maintien de la biodiversité, mais aussi d'évaluation de l'intérêt d'une approche centrée sur une espèce menacée, le Crave à bec rouge, pour considérer les enjeux de conservation à une échelle locale notamment dans le contexte de changements d'usages.

Cette thèse se focalise sur la viabilité d'une petite population d'une espèce d'oiseau, le Crave à bec rouge, reconnue emblématique par le gestionnaire : le Parc Naturel Régional d'Armorique. Cette étude tente de replacer la problématique de conservation de cette espèce rare et menacée dans un contexte de profonds changements des relations Société-Nature dans un des plus vieux Parcs Naturels Régionaux de France. Le site d'étude, l'île d'Ouessant, commune du PNR d'Armorique, incluse dans le périmètre de la Réserve de Biosphère de la mer d'Iroise, subit les effets d'un abandon progressif des pratiques agropastorales se traduisant par une dynamique d'enfrichement et de fermeture des paysages. A cet effet s'ajoute un développement touristique important et récent susceptible d'induire des impacts sur la faune et la flore littorale.

S'inscrivant en Biologie de la conservation, discipline de l'action, ce travail ne se limitera donc pas uniquement à une analyse de la viabilité de population mais tentera d'apporter des éléments de réponse quant aux mesures de gestion.

- **Le Chapitre I (Les ressources et leurs impacts sur la dynamique de population)** se focalise sur les relations entre ressources et dynamique de population. Les ressources sont abordées sous trois angles : celui des **sites de reproduction**, des **habitats** et des **proies** avec à chaque fois comme objectif d'identifier le paramètre démographique susceptible d'être affecté, dans une perspective de recherche de voie d'entrée pour la gestion.
- **Le Chapitre II (Impact de l'enfrichement sur la dynamique de population)** aborde l'impact que l'enfrichement a pu et pourrait avoir sur la dynamique et la viabilité de la population de Crave.
- **Le Chapitre III (Limitation de l'accès aux ressources occasionnée par la fréquentation touristique)** s'attache à quantifier l'impact du dérangement touristique estival sur les craves aussi bien au niveau individuel (comportement d'évitement, budget horaire d'alimentation, fitness individuel) qu'en terme de viabilité de la population et ce au travers de différents scénarios plausibles d'évolution de la pression touristique.
- **Le Chapitre IV : (Impact de la fréquentation touristique sur les habitats du crave et sa dynamique de population)** présente l'évaluation de l'impact de la fréquentation touristique par l'intermédiaire du piétinement des habitats du Crave à bec rouge. La encore, la viabilité de la population de Craves est explorée au travers de différents scénarios plausibles d'évolution de la pression de piétinement en fonction de son intensité et des milieux impactés. Leurs conséquences sont supposées divergentes : Un piétinement intense peut conduire à une destruction de la végétation littorale, tandis qu'à faible intensité, le piétinement est susceptible de générer des habitats de type herbacé ras favorables aux Craves
- **Le Chapitre V : (Hiérarchisation des pressions affectant la dynamique de population)** tente de faire le bilan net du tourisme (dérangement et piétinement) et de hiérarchiser les trois pressions étudiées dans les chapitre II, III, IV : dérangement, piétinement, enfrichement. Cette analyse se réalise au travers de différents scénarios d'évolution des pressions en utilisant différents modèles dont un Système Multi-Agents. Les scénarios développés ont également pour objectif d'aider à faire émerger une réflexion sur la pérennité de cette population dans différents contextes, selon différents choix politiques ou de gestion.



SITE D'ETUDE

Site d'étude

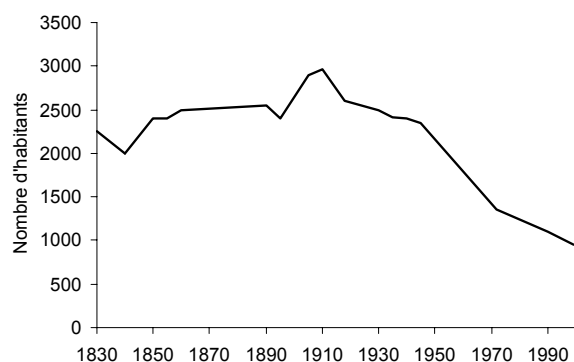
L'étude a été menée sur Ouessant, une petite île (1541 ha) située à 20 km de la pointe occidentale de la Bretagne (48°28' N, 5°5' W). Les deux principales dynamiques socio-économiques clairement identifiées sur cet espace protégé sont d'une part l'abandon des pratiques agro-pastorales à partir de la seconde moitié du XX^{ème} siècle et d'autre part l'augmentation de la fréquentation touristique à partir de la fin des années 1980.

Déprise agricole et processus d'enfrichement.

Jusqu'en 1950, la population humaine de l'île a assez peu fluctué autour de 2500 habitants, avec un maximum de 2961 habitant en 1911 (fig.1). A cette époque, la forte pression humaine (160 habitants/km²) a des conséquences importantes sur la mise en valeur de l'espace. Même si une partie des revenus provient de l'activité des hommes en mer (essentiellement de la marine marchande), l'île est exploitée de manière très structurée pour tirer un profit maximal des ressources locales. Les terres les plus productives, c'est-à-dire les sols bruns humifères, recouvrent 52 % de la surface de l'île et sont localisées dans la partie centrale de l'île. Elles sont utilisées pour les cultures, essentiellement des céréales et pommes de terre. Les cultures occupent respectivement en 1844 et 1952 55 % et 34 % de la surface de l'île (Gourmelon et al., 1995). Les dépressions humides et petits vallons aux sols hydromorphes occupent environ 5 % de la surface de l'île et sont utilisés pour l'élevage bovin d'une race domestique aujourd'hui éteinte. Enfin les zones littorales aux sols maigres de type ranker d'érosion ou de type cryptopodzolique, aspergées régulièrement par les embruns, sont essentiellement vouées à l'élevage ovin. Jusqu'en 1950, le paysage ouessantin est ainsi totalement façonné par l'homme, les activités agricoles représentant près de 90 % de la surface totale de l'île.

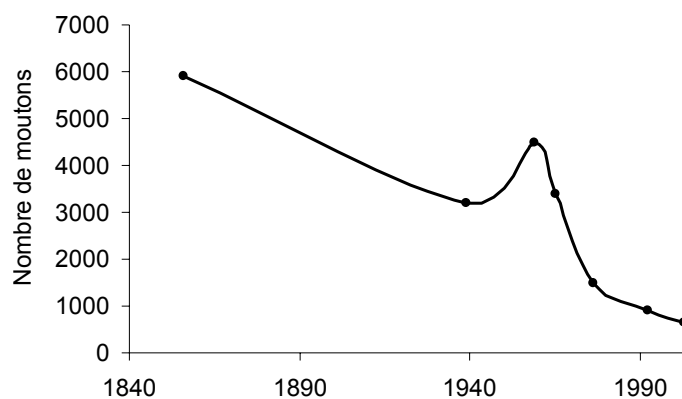
Après la seconde guerre mondiale, l'île est confrontée à de nouvelles données économiques. Les revenus de la terre diminuent et la population permanente ne cesse alors de décroître (fig. 1). L'usage du sol est donc profondément modifié : Les cultures sont abandonnées et les parcelles cultivées, colonisées dans un premier temps par une végétation de type prairial sont exploitées sous forme de pâtures. Malgré cette augmentation des surfaces disponibles pour le pâturage, le cheptel diminue et l'île qui comptait 5900 moutons en 1950 n'en abrite plus qu'à peine 650 en 2003. La diminution de la pression de pâturage apparaît principalement à partir du début des années 1970 (fig. 2).

Figure 1 : Evolution de la population résidente¹



¹ Source : Péron, 1997, Brigand & Boulestreau 1995

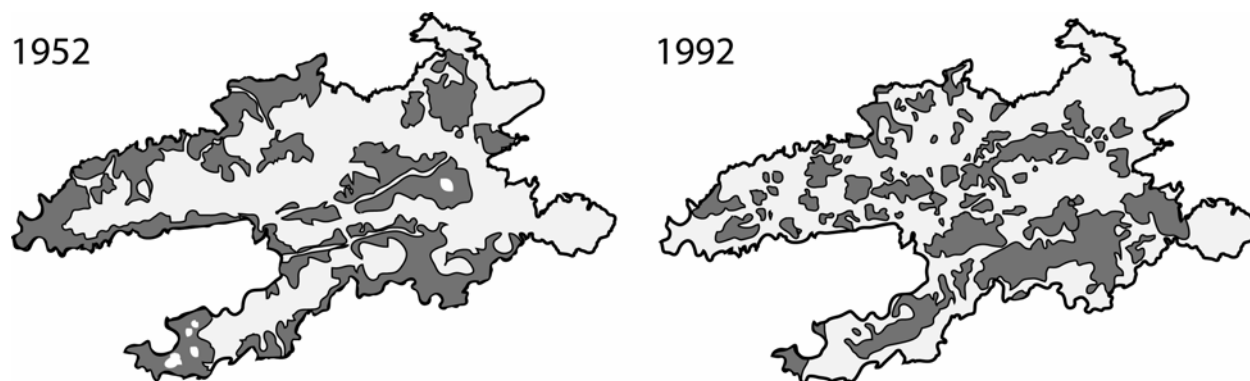
Figure 2 : Evolution du nombre moutons²



² Source : Francoual 1993 et données issue du programme IFB

Probablement dès 1970, cette diminution du cheptel se traduit par un fort sous-pâturage. Une petite partie des anciennes prairies (5 %) est progressivement remplacée par des landes à bruyère et ajoncs lorsqu'elles sont situées en front de mer, alors que la majeure partie d'entre elles (45 %) évoluent vers des formations de broussailles à fougères et ronces ou vers des fourrés à prunelliers, stade « terminal » de la dynamique de végétation sur Ouessant (Gourmelon et al., 1995). La majeure partie des anciennes terres cultivées, située à l'intérieur de l'île (62 %) est reconvertie en pâture alors que près d'un tiers d'entre elles est totalement abandonné et évolue vers la friche (27%, Gourmelon et al. 1995). Au final, si la surface de pâture évolue assez peu au cours de cette période, représentant grossièrement 1/3 de la superficie de l'île (325 ha en 1840, 552 ha en 1952 et 460 ha en 1992 et 410 en 2003, Gourmelon et al., 1995 et données non publiées Kerbiriou C., Roué E. & Rouan M.), sa répartition spatiale a en revanche nettement changé : Autrefois littorale, elle est désormais largement localisée à l'intérieur de l'île, plus près des habitations (Gourmelon et al. 2001 fig. 3).

Figure 3 : Changement des secteurs consacrés au pâturage, d'après Gourmelon et al., 1995. Les surfaces pâturées sont indiquées en gris foncé

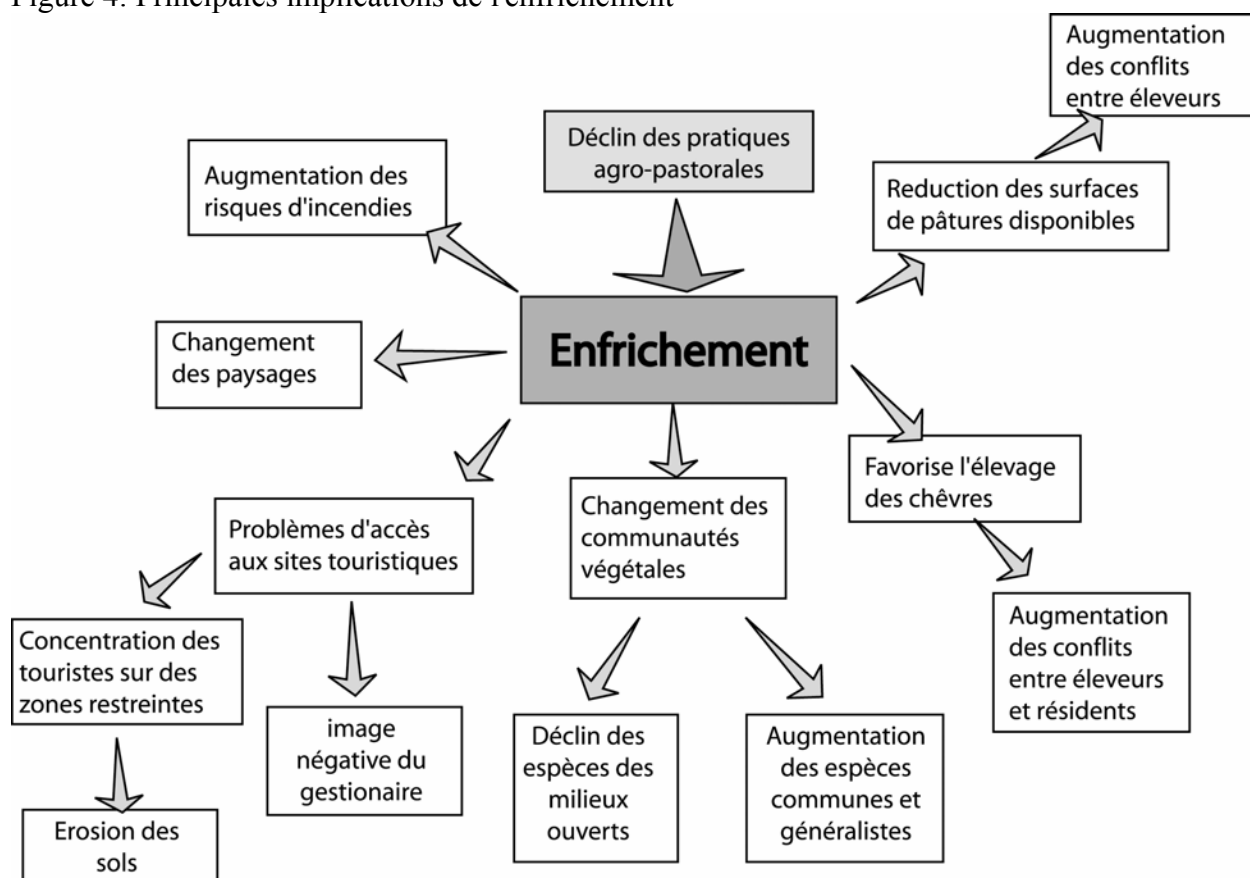


En quarante ans (de 1952 à 1992), la friche a envahi près de 42 % de la surface insulaire (Gourmelon et al. 1996). Cette dynamique semble se ralentir puisque entre 1992 et 2002, elle a progressé seulement de 5 %¹. Dorénavant, l'espace n'est plus totalement utilisé et géré. Ces profonds changements d'usage des sols ont cependant peu modifié le système d'élevage traditionnel ovin. Il s'agit d'une forme d'élevage familial organisé sur deux périodes : une vaine pâture de la Saint Michel (septembre) au premier mercredi de février et une période d'attache le reste de l'année. En hiver, les moutons sont ainsi en liberté et s'organisent en troupeaux qui circulent « librement » sur l'ensemble de l'île, alors qu'au printemps et en été, (février à septembre) ils sont attachés souvent deux par deux sur les parcelles familiales. Un des changements concernant l'élevage ovin a été le remplacement de la race rustique « le ouessant » élevée pour sa laine par une race plus grosse utilisée pour sa viande au cours de la première moitié du XX^{ème} siècle (Péron, 1997). Les troupeaux familiaux constitués de quelques bêtes seulement produisent des agneaux qui sont consommés par la famille ou « vendus » localement, notamment pour la préparation du traditionnel « ragoût dans les mottes ». Une autre modification de cette pratique a été l'apparition de quelques enclos qui tendent à limiter la vaine pâture. Si une tentative de relance agricole sous l'impulsion du Parc Naturel Régional d'Armorique a eu lieu au début des années 1980, cette expérience a assez rapidement été abandonnée en raison de multiples difficultés dont la parcellisation de l'île. L'absence du système de partage des terres lors des successions et de remembrement ont en effet contribué à réduire considérablement la taille des parcelles : avec 50000 parcelles pour seulement 1541 ha, Ouessant présente des parcelles d'une surface moyenne de seulement 300 m² !

¹ Données non publiées issues du programme IFB

Les conséquences de l'enfrichement sont nombreuses et débordent largement le simple contexte d'évolution des communautés végétales (fig.4) :

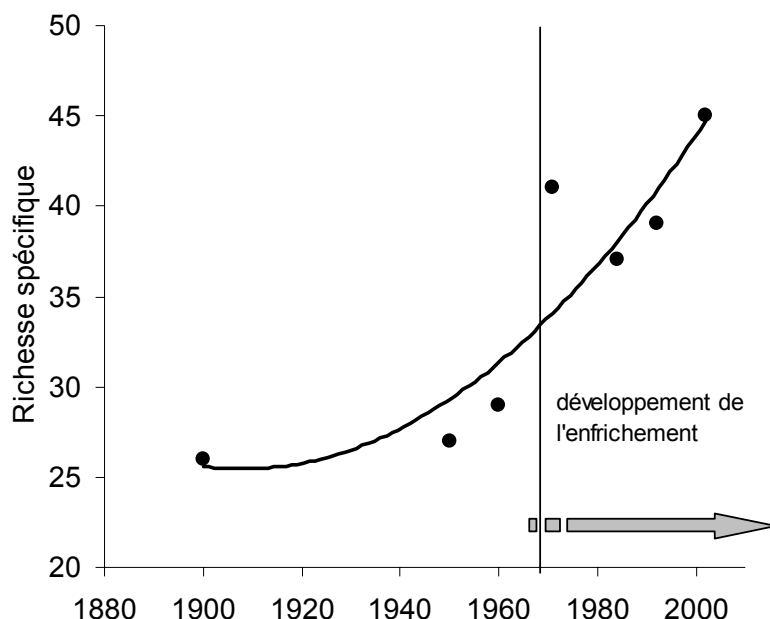
Figure 4: Principales implications de l'enfrichement



Impact de l'enfrichement sur la biodiversité.

En terme de biodiversité, l'impact de l'enfrichement est complexe. Il paraît avoir fortement contribué à augmenter la richesse spécifique du nombre des oiseaux terrestres nicheurs (Clarke 1899, Guerneur & Monnat 1980, Guerneur 1984-1996, Julien 1952, Meinertzagen 1948, Nicolau-Guillomet 1974, fig. 5). Ceci s'explique assez intuitivement par la reprise de la dynamique naturelle. Jusqu'à la moitié du XX^{ème} siècle il n'existait pour ainsi dire aucune strate arbustive sur l'île : tout l'espace ouessantain était cultivé ou pâturé. L'abandon de certains secteurs s'est ainsi naturellement traduit par l'installation de buissons, particulièrement visibles dans les vallons et par conséquent par l'installation d'espèces nichant dans ce type d'habitat. Parallèlement, plusieurs espèces spécialistes des milieux ouverts ont souffert de ces changements au point de disparaître c'est notamment le cas de la Caille des blé (*Coturnix coturnix*), du Bruant proyer (*Emberiza calandra*), du Bruant jaune (*Emberiza citrinella*), du Cochevis huppé (*Galerida cristata*), et du Busard cendré (*Circus pygargus*). La population d'Alouettes des champs (*Alauda arvensis*) a pratiquement été divisée par 10 en quarante ans, celle des Craves par 2.

Figure 5 : Evolution du nombre d'espèces d'oiseaux nicheurs d'Ouessant de 1898 à 2002¹ (excepté les espèces marines)



Le deuxième impact de l'enfrichement sur l'île se situe au niveau de la flore. Là encore, le bilan n'est pas aisé. Les premiers stades d'enfrichement sont généralement des formations végétales plus diversifiées que les stades "initiaux" alors que le stade « final » se révèle souvent plus pauvre (tableau 1). En revanche, en terme d'habitat, l'abandon des pratiques agro-pastorales sur certains secteurs a eu pour conséquence de créer de nouveaux habitats (saulaie, fourré ...).

Tableau 1 : Richesse spécifique de différents stades d'enfrichement.

	Stades initiaux		Stade de substitution	Stade final
Habitat	Pelouse littorale	Pâture	Prairie en cours d'enfrichement	Fourré à prunellier
Richesse spécifique	13,7 ± 0,1 SE	13,1 ± 0,9 SE	14,8 ± 1,0 SE	10,1 ± 0,6 SE
Taille de l'échantillon	47	15	25	54

Pour le gestionnaire en revanche, l'enfrichement est généralement perçu négativement :

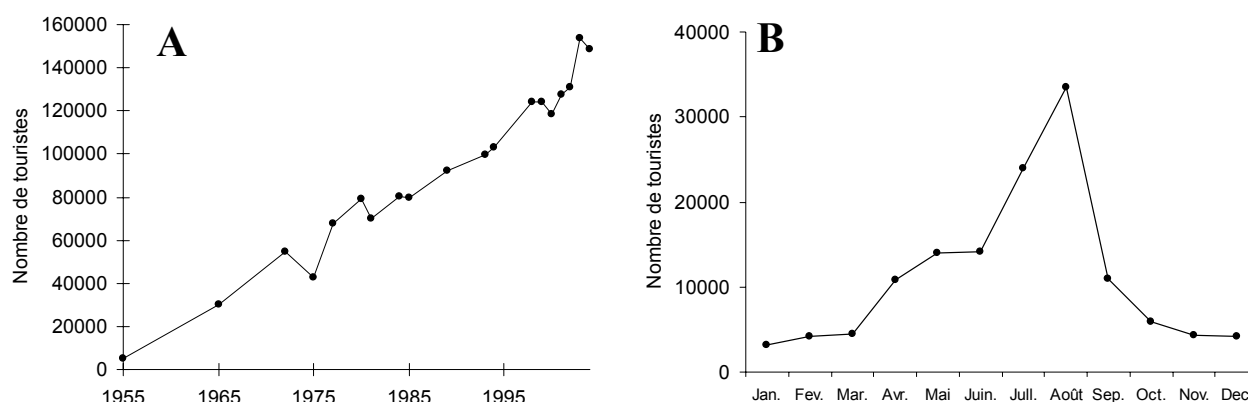
- Le développement des friches s'est fait au détriment d'espèces considérées comme ayant une forte valeur patrimoniale (Busard cendré, Cochevis huppé, Crave à bec rouge...) et les nouvelles espèces apparues sont toutes, à l'exception du Busard des roseaux (*Circus aeruginosus*), des espèces communes telles que la Mésange charbonnière (*Parus major*), Verdier d'Europe (*Carduelis chloris*), ou le Rouge gorge (*Erithacus rubecula*)...
- Les risques d'irréversibilité (disparition d'espèces) et d'homogénéisation (fermeture des milieux) sont forts à moyen terme.
- Le développement de la friche a pour conséquence de réduire l'accessibilité de certains secteurs aux touristes.
- Enfin, l'enfrichement renvoie l'image d'un abandon de la part du gestionnaire. Pour certains résidents, la friche est alors perçue comme quelque chose de "sale" et de potentiellement "dangereux" car sujet aux incendies.

¹ Ne sont pas pris en compte les espèces marines et aquatiques

Augmentation de la fréquentation touristique

Le développement du tourisme est quant à lui relativement récent sur l'île d'Ouessant. Au cours des cinquante dernières années, le trafic a progressivement crû avec l'afflux des touristes. Le nombre de passagers annuel des compagnies de transport maritime est ainsi passé de 5000 en 1950 à pratiquement 150000 en 2005 (fig. 6a)¹. La fréquentation culmine en été au mois d'août, un mois qui avec près de 40000 visiteurs totalise à lui seul 46% des passagers « touristes » (fig 6b).

Figure 6 : Evolution de la fréquentation touristique entre 1950-2005 (A) et sur une année (B)².

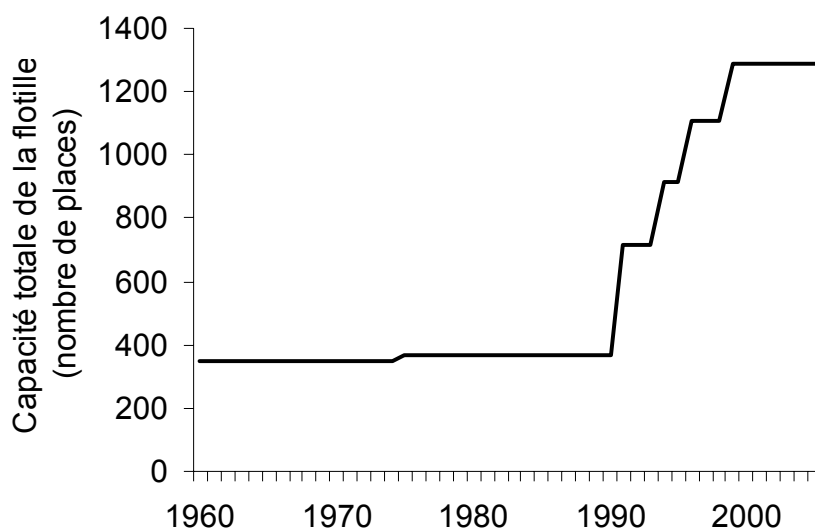


Cette dynamique d'accroissement de la fréquentation touristique est évidemment dépendante des capacités de transport maritime, la liaison aérienne n'assurant quant à elle qu'une part marginale du transport des passagers (9000 passagers / an, chiffre relativement stable depuis la création de la compagnie en 1980). Jusqu'en 1994, les liaisons ont été effectuées exclusivement par une compagnie gérée par le Conseil Général du Finistère, la « Société Départementale Maritime ». A partir de 1999, cette compagnie a été transformée en syndicat mixte la « Penn Ar Bed » qui fonctionne dans le cadre d'un cahier des charges défini par le Conseil Général. Ce dernier garantit la continuité territoriale, au travers du maintien d'une liaison quotidienne tout au long de l'année. En 1997, une compagnie privée, la « Finist'Mer » s'est installée pour exploiter la liaison, en période touristique uniquement, c'est-à-dire d'avril à début octobre. Désormais les possibilités de l'autorité publique de régulation du flux touristiques sont donc particulièrement réduites. Ces deux compagnies ont en outre considérablement augmenté leur capacité de transport entre 1990 et 2000 (fig.7).

¹ L'augmentation du nombre de passagers est régulière au cours des vingt dernières années (+2500 passagers chaque année et aucune non linéarité n'a été détectée ANOVA $F_{1,17} = 708.365$ $P < 0.0001$; GAM, $P = 0.356$).

² Source : Office du Tourisme, compagnie maritime Pen Ar Bed et Finis't Mer et compagnie aérienne Finist Air.

Figure 7: Evolution de la capacité totale de transport de passagers.

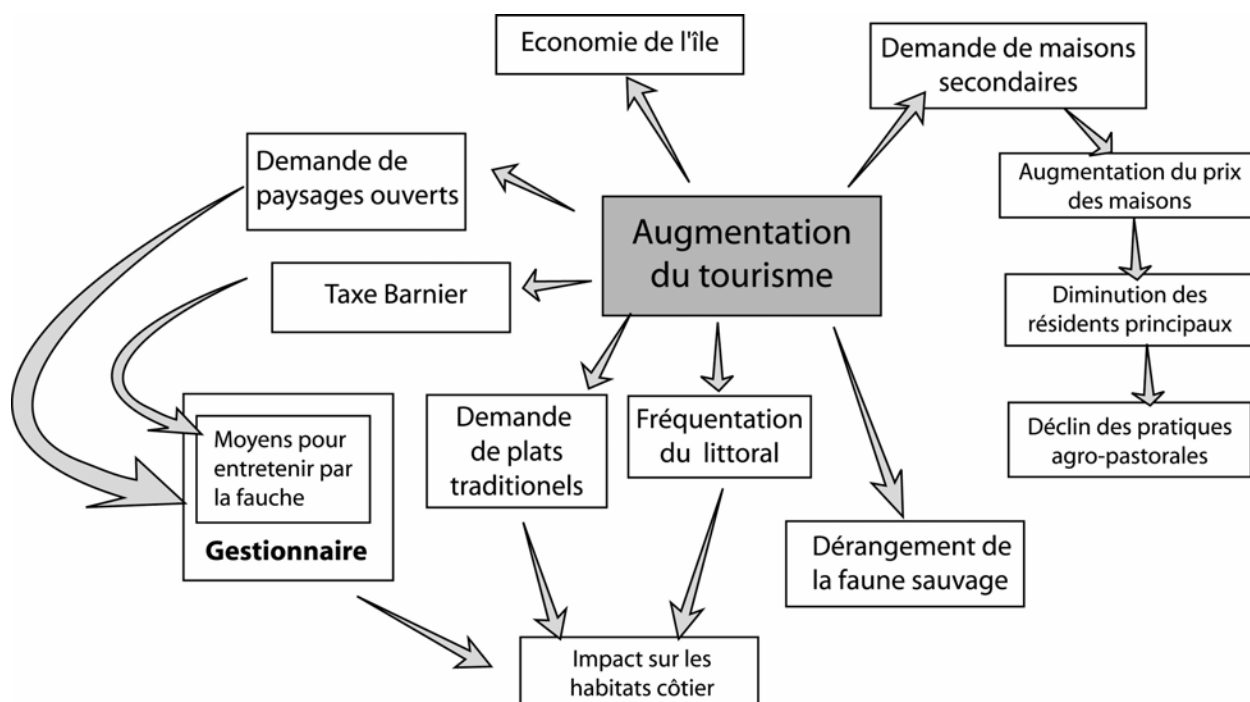


Même sans augmentation des capacités de transport de passagers ou du nombre de rotations, la fréquentation touristique pourrait encore s'accroître car les bateaux ne sont remplis en août qu'à environ de 50 % ¹ actuellement. . Ouessant, comme la plupart des îles du Ponant, est perçue comme une destination dépaysante et représente un espace « sauvage ». Les visiteurs viennent essentiellement pour découvrir un paysage varié, aux côtes rocheuses extrêmement découpées et exposées aux grandes houles d'Ouest, alternant avec des criques bordées d'imposants cordons de galets. Il s'agit donc principalement d'un public de randonneurs, ce qui s'explique également assez aisément par la quasi-absence de plage sur l'île. La grande majorité des visiteurs, faute notamment d'hébergement, se contente d'une brève visite à la journée. En effet, les capacités actuelles des bateaux et le nombre de rotations permettent de débarquer jusqu'à 2500 passagers / jour en été, alors que les capacités d'hébergement (hôtels, chambres d'hôte, gîtes, auberge de jeunesse, Centre d'Etude du Milieu d'Ouessant) ne permettent d'accueillir qu'un maximum de 600 personnes.

¹ Calcul réalisé sur la base du rapport entre nombre de passagers transportés et les capacités actuelle (capacité de la ferries x leur nombre de rotation)

Les conséquences du développement du tourisme sont nombreuses et entrent largement en interaction avec d'autres processus (économique, sociaux, écologique, fig. 8) :

Figure 8: Principales conséquences du développement touristique sur Ouessant.



Impact potentiel du tourisme sur la biodiversité

Une des premières conséquences de la fréquentation touristique est la dégradation du tapis végétal consécutive au piétinement. En fonction de l'intensité de celui-ci et des capacités de résistance des milieux, ce processus peut conduire à la création de zones plus ou moins étendues, au couvert végétal altéré, voire à une mise à nu des sols et à la création de zones très érodées. Une autre conséquence directe de la fréquentation touristique est le dérangement de la faune.

Enfin, les activités touristiques peuvent également avoir des impacts sur l'environnement de manière indirecte comme par exemple à travers la demande d'un plat traditionnel le *ragoût dans les mottes* : Ce repas se prépare avec de l'agneau, si possible de l'île et avec des « mottes » (touffes de pelouse et lande littorale avec la partie superficielle du sol) utilisées comme combustible sur le même principe que la tourbe. Or ce prélèvement de « mottes » s'effectue sur le littoral et pose le problème du maintien de ces formations littorales. Actuellement le prélèvement de mottes est estimé à environ 2500m² de pelouses et landes littorales. Or le processus de recolonisation de ces parcelles est extrêmement long : Parfois, 18 ans après le prélèvement, la végétation n'est pas « revenue » à son "stade" avant prélèvement (comm. pers : Mr Malgorn).

Ces processus peuvent enfin interagir, lorsque par exemple les prélèvements de mottes se font à proximité immédiate de zones piétinées. Les capacités de régénération du couvert végétal peuvent alors en être fortement affectées.

Cependant, le gestionnaire dispose d'un outil financier pour la mise en œuvre de mesures compensatoires, par rapport à la pression touristique. En effet, la loi relative au renforcement de la protection de l'environnement dite loi Barnier du 2/02/1995 instaure une taxe sur les transports maritimes qui alimente un fond "destiné sur les îles concernées, au financement exclusif de mesures de protection et de gestion des espaces naturels". Cette taxe de 0,9 euros par personne et par passage est mise en place de juin à septembre. Elle est "perçue au profit de la personne publique (*ici le Parc Naturel Régional d'Armorique*) qui assure la gestion de l'espace naturel protégé (*ici les sites classés, c'est-à-dire la quasi totalité du littoral sur une bande d'environ 250 mètres de large*)".

L'accroissement de la fréquentation touristique occasionne également des impacts importants sur les activités socio-économiques de l'île. L'économie locale est désormais fortement dépendante du tourisme (Levrel 2006).

L'accroissement de la demande en résidence secondaire est aussi désormais très forte sur l'île, mais se trouve limitée par trois principaux facteurs :

- 1) Un parc immobilier restreint : Environ 1000 logements, un turn-over assez faible seulement entre 0,6 à 2,3% de changement de propriétaires.
- 2) Une limitation administrative contraignante quant aux nouvelles constructions. Les Sites Classés totalement inconstructibles représentent près de 20 % du territoire insulaire et les règles d'urbanisme appliquées au travers d'une ZPPAUP (Zone de Protection du Patrimoine Architectural, Urbain et Paysager) ne permettent que de très faibles possibilités de construction.
- 3) Un imbroglio foncier lié à la taille des parcelles : Acquérir un terrain suffisamment grand pour construire implique de contacter un très grand nombre de propriétaires. (Un peu moins d'un terrain constructible par an est vendu).

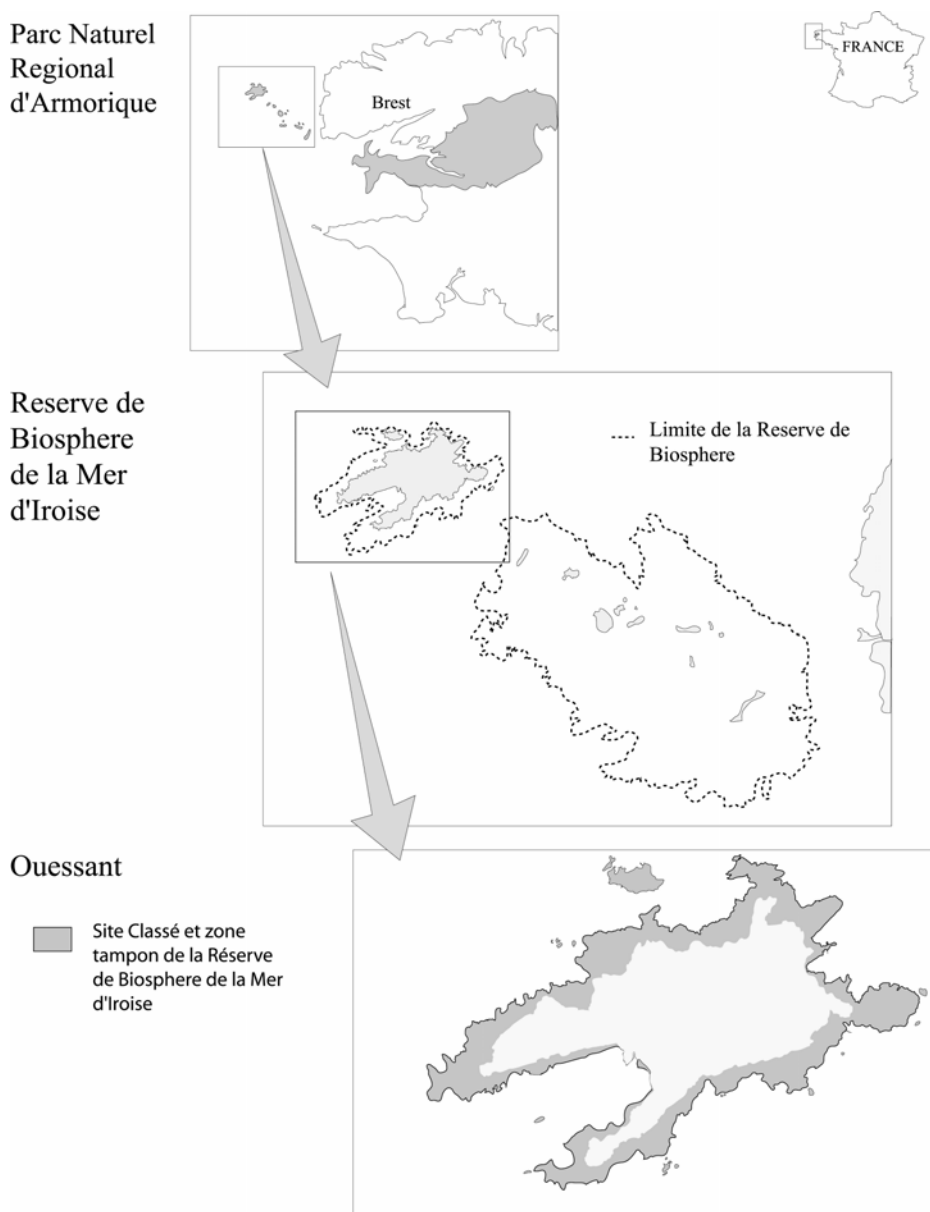
Les conséquences des changements de ce marché sont nombreuses : Cette forte demande face à cette faible offre ont occasionné une hausse spectaculaire du prix de l'immobilier avec par exemple une augmentation de + 92 % entre 1995 et 2001, soit la plus forte hausse constatée sur cette période pour l'ensemble des îles du Ponant (Buhot 2005). Les résidents secondaires sont ainsi en concurrence directe avec les résidents permanents, qui en raison du type de revenus relativement faible sur l'île éprouvent des difficultés à accéder à un logement que ce soit en tant que propriétaire ou locataire. Ainsi les résidences secondaires représentaient en 1990 40 % du parc immobilier et plus de 50 % en 1999 (Source INSEE : recensement). Aujourd'hui, plus de 80 % des achats de logement ou de terrain constructibles sont effectués par des non-résidents dans le cadre d'une acquisition d'une résidence secondaire (Buhot 2005).

Cette évolution relative au parc immobilier a des conséquences indirectes sur la dynamique environnementale. L'élevage des moutons nécessitant une présence à l'année sur l'île, car ceux-ci doivent être déplacés quotidiennement lorsqu'ils sont à l'attache de février à septembre. Cette évolution de la population contribue en effet à la diminution des pratiques agropastorales et donc à l'enfrichement.

Labels et statuts de protection

La mer d'Iroise, et plus particulièrement Ouessant et l'archipel de Molène, bénéficie de nombreux labels et statuts de protection qui reconnaissent la qualité de conservation de ses habitats et la représentativité au niveau du domaine Atlantique de ses écosystèmes (un des plus grands champs d'algues d'Europe). Ils soulignent également l'importance de l'île à l'échelle nationale pour la reproduction de mammifères et d'oiseaux marins ainsi que pour les communautés végétales littorales¹. Parmi eux figurent entre autres des structures et des labels, qui par leurs missions, intéressent directement notre étude : Parc Naturel Régional d'Armorique, Sites classés et Réserve de Biosphère.

Figure 9 : Principaux statuts de protection



¹ Pour plus d'information se référer au site officiel de Natura 2000 (<http://natura2000.environnement.gouv.fr/sites/FR5300018.html>) ou de la mission du Parc national (www.parc-marin-iroise.gouv.fr/) ou du PNRA (<http://parc-naturel-armorique.fr>)

Le Parc Naturel Régional d'Armorique (PNRA)

Deuxième Parc Naturel Régional de France à avoir été créé (1969), le PNR d'Armorique regroupe une quarantaine de communes continentales (communes du centre Finistère, de la Presqu'île de Crozon) et insulaires (Ouessant, Sein et Molène). Le PNRA s'est doté, sur Ouessant, en partie grâce à la taxe Barnier, d'une équipe d'entretien des paysages depuis 1998. Hébergée dans un des équipements du PNRA, le Centre d'Etude du Milieu d'Ouessant (ou Centre ornithologique), cette équipe constituée de deux personnes permanentes consacre la majeure partie de son temps à lutter contre l'enfrichement via la fauche régulière des zones envahies par les fougères et ronces tout particulièrement sur les Sites Classés. Le Centre d'Etude du Milieu d'Ouessant développe enfin des activités d'initiation à l'environnement et des inventaires et suivis du patrimoine naturel de l'île.

La Réserve de Biosphère

La Réserve de Biosphère de la Mer d'Iroise, créée en 1988, dont la gestion est confiée au PNRA, s'étend quant à elle en mer autour de Molène et d'Ouessant (limite isobathe des 20 mètres, fig. 9). Conformément au statut des Réserves de Biosphère, cette réserve comprend trois zones aux missions « différentes ».

- Une **aire centrale** qui bénéficie d'un statut légal dans la loi nationale et doit assurer à long terme la conservation des valeurs de la réserve de biosphère (paysages, écosystèmes, espèces...). Les activités dans cette zone se limitent donc au monitoring de la biodiversité. En Iroise, cette aire centrale concerne essentiellement certaines îles et îlots de l'archipel de Molène, classés en Réserve Naturelle d'Etat.
- Une **zone tampon** qui entoure ou jouxte l'aire centrale et renforce sa fonction de protection. Les activités dans cette zone sont peu perturbatrices. Il peut s'agir de recherches visant à mettre au point des pratiques d'utilisation des ressources naturelles respectueuses de la biodiversité, ou portant sur la gestion ou la réhabilitation des écosystèmes. A Ouessant, cette zone correspond à la délimitation des Sites Classés.
- Une **aire de transition** qui comprend le reste de l'île. Cet espace est le siège des activités économiques et sociales, qui doivent s'orienter vers un développement durable, au bénéfice et avec la participation de la population locale.

Autres labels et statuts de protection concernant le site d'étude :

Les Sites Classés

Ces sites classés (fig.10) correspondent à la bande côtière de 250 m de large de l'ensemble du littoral d'Ouessant. A Fort statut de protection (arrêté ministériel), ils prévoient une interdiction totale d'urbanisation (construction d'habitation, de route etc...).

Mission du Parc National Marin d'Iroise : Si en 1996, une mission d'étude de faisabilité d'un Parc National Marin a été créée sur cette zone, c'est seulement en septembre 2003, que les études, consultations et réflexions menées par cette mission et les groupes de travail thématiques associés ont abouti à la définition d'un périmètre, d'un projet de territoires et d'un projet d'organisation du futur Parc National. Cependant du fait de la réforme de la loi sur les Parcs Nationaux, le comité de pilotage de l'Iroise a décidé, fin 2003, d'attendre les futurs textes pour ajuster son projet à la nouvelle loi.

Zone Natura 2000,

La Mer d'Iroise est également incluse dans le réseau Natura 2000 (Directive 92/43/CEE), dont l'instauration en 1992 par l'Europe est destinée à conserver les habitats naturels ainsi que la faune et la flore sauvage et qui se traduit entre autres par la désignation d'espèces et d'habitats dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation. En Iroise, la délimitations de la zone Natura2000 suit les contours de la Réserve de Biosphère. La mise en place du document d'objectif (DOCOB), c'est-à-dire du cahier des mesures de gestion contractuelles ou réglementaires assurant la conservation des intérêts écologiques et le développement durable des activités du site, est toutefois actuellement bloqué. Il a, en effet, été décidé que ce celui-ci devrait être convergent avec le plan de gestion du Parc National Marin. Or l'avancement de ce dernier est aujourd'hui suspendu aux possibles évolutions de la loi relative aux Parc Nationaux.

En résumé, le site d'Ouessant apparaît comme un site particulièrement favorable pour l'étude des **relations entre populations animales et environnement, dans un contexte de changements des relations Homme-Nature** :

- L'espace y est particulièrement bien délimité ainsi que la population animale étudiée
- De nombreuses informations y sont disponibles car plusieurs programmes de recherche ont été développés impliquant plusieurs équipes de recherche "gravitant autour d'un noyau dur" constitué par le laboratoire CNRS Géomer/UMR 6554.
- Enfin les dynamiques sont particulièrement contrastées.

Cette île est également un site protégé, avec un gestionnaire (**Réserve de Biophère / PNRA**) qui les capacités pour expérimenter et mettre en œuvre une gestion concertée.

Enfin, il s'agit d'un espace porteur d'un certain nombre d'**enjeux de conservation** :

- L'île héberge un patrimoine naturel diversifié et original et possède une responsabilité au moins nationale.
- Sur Ouessant s'est développée une société insulaire riche d'une culture maritime et agricole originale.
- Les habitats et espèces ont une histoire commune forte avec la société insulaire qui s'y est développée.

Cependant les risques d'irréversibilité tels que la disparition de certains éléments de la culture ouessantine, du tissu social et du patrimoine naturel sont bien présents.

Du fait d'un environnement fortement soumis aux activités humaines, cette étude permet dans une certaine mesure d'aborder **les relations Société-Nature**.



MODELE BIOLOGIQUE



Photo : Aurélien Audevard

**Certains éléments de ce chapitre ont fait l'objet
de publications :**

Article n°1 :

Kerbiriou C., 2001. Originalité de la population bretonne de Crave à bec rouge dans un contexte européen. *Alauda*, 69: 25-42.

Article n°2 :

Kerbiriou, C., Thomas A., Floc'h, P., Beneat, Y., Floté, D., Gager, L. & Champion, M. 2005. Recensement 2002 de la population bretonne de Crave à bec rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). *Ornithos*, 12: 113-122

Article n°3 :

Kerbiriou C., Le Viol, I., Nisser, J., Audevard, A., Le Pennec, V. Biologie de la reproduction du Crave à bec rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) en Bretagne (France) *Accepté dans Alauda*.

Modèle biologique

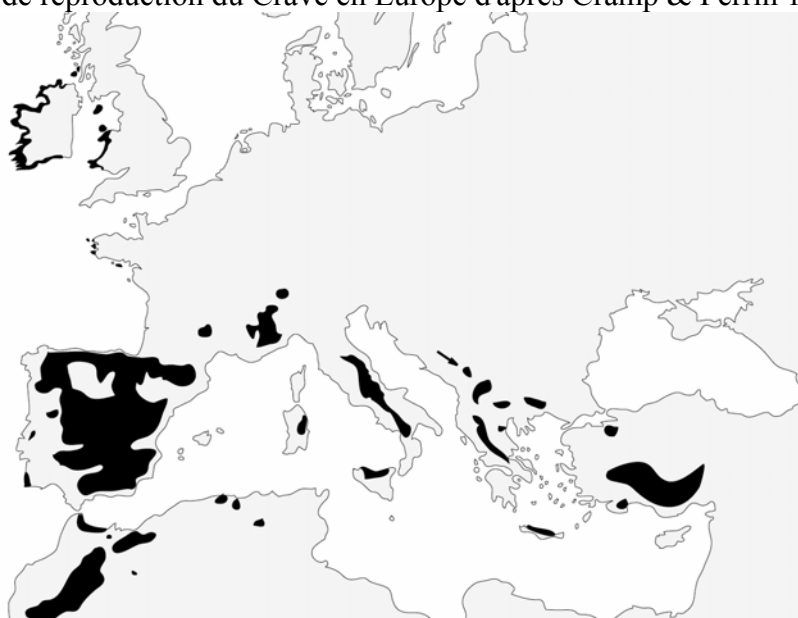
Description de l'espèce

Le Crave à bec rouge est un petit corvidé (250 à 360 g) social en période inter-nuptiale où ces oiseaux se rassemblent en grosses bandes pouvant atteindre plusieurs dizaines d'individus pour exploiter collectivement zones d'alimentation et dortoirs. En période de reproduction, les couples reproducteurs qui ne représentent en général qu'un pourcentage limité de la population (20 % à 66 %, Bullock, *et al.* 1983, Cramp & Perrins 1994), peuvent nicher en colonie atteignant parfois une dizaine d'individus voire en colonie mixte avec le Chocard (Duchateau 2003). mais bien souvent, les couples reproducteurs s'isolent pour établir leur nid à l'écart des colonies-dortoirs.

Répartition

Son aire de distribution forme une bande discontinue des rives atlantiques de l'Europe aux rivages pacifiques de l'Asie. En dehors de cette zone, il est présent en quelques isolats, sur l'île de Palma/Canaries et dans les montagnes éthiopiennes (fig. 10). Dans le Paléarctique occidental, ce corvidé présente une distribution particulièrement morcelée en raison notamment de ses exigences écologiques : des parois rocheuses pour sa reproduction et des habitats ouverts pour son alimentation. En France, il niche dans quelques falaises du littoral de Bretagne, dans le Massif central (Larzac méridional, Grands Causses), dans les Alpes (de la Savoie aux Alpes maritimes, et tout particulièrement en Maurienne, dans les Hautes-Alpes et le Nord du Mercantour) et dans l'ensemble de la chaîne pyrénéenne.

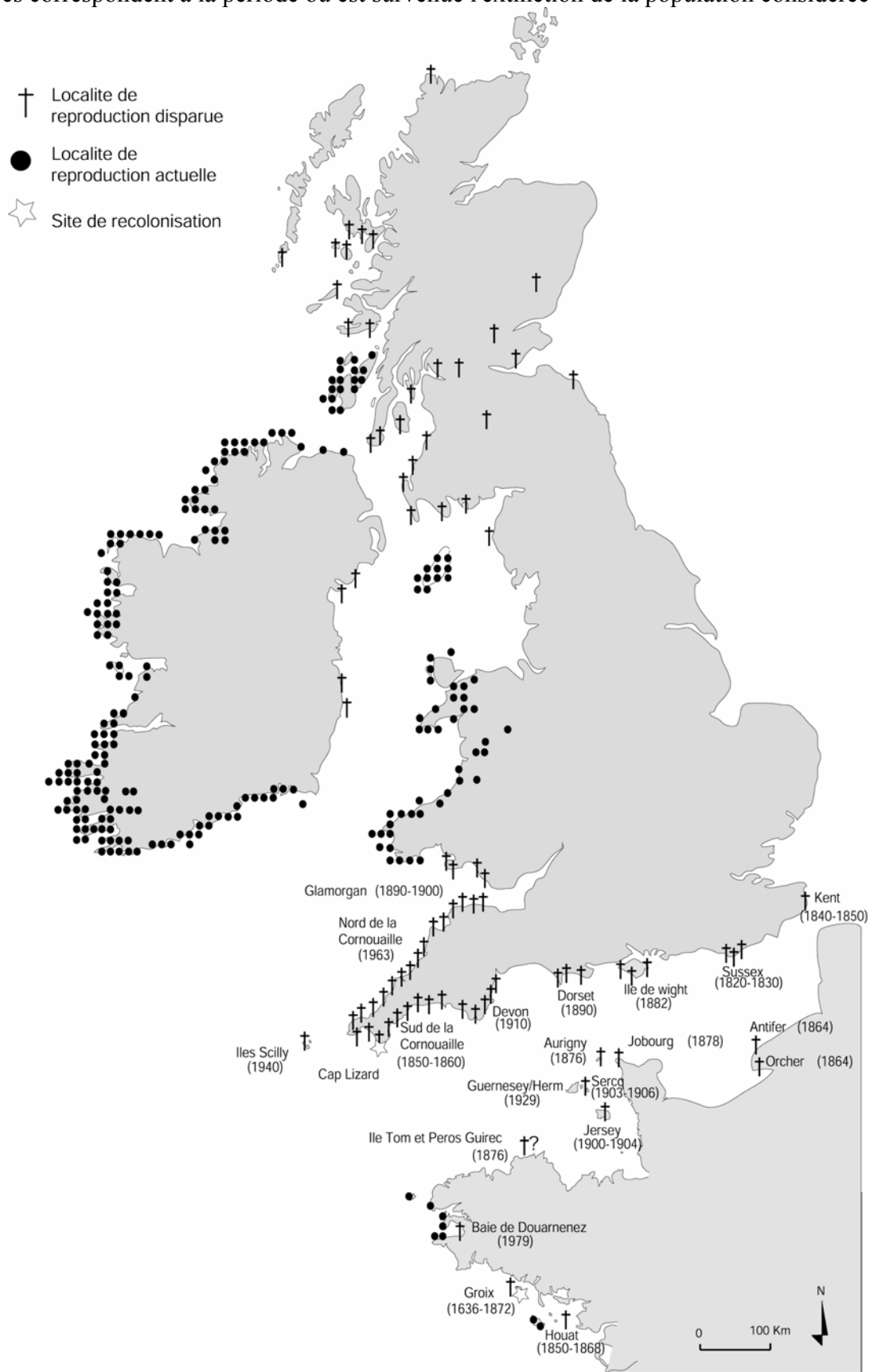
Figure 10 : Aires de reproduction du Crave en Europe d'après Cramp & Perrin 1994



Evolution des populations

En Europe, la partie occidentale de son aire de répartition s'est réduite au cours du XIX^{ème} et XX^{ème} siècle : L'espèce a ainsi disparu d'Autriche, de plusieurs localités du Portugal et d'Italie, de la côte Est de l'Irlande, de plusieurs localités du littoral anglais en mer d'Irlande, de plusieurs secteurs écossais et de l'ensemble de la Manche. La régression dans le secteur Manche-Atlantique est particulièrement spectaculaire compte tenu de l'ampleur de la régression aussi bien du côté britannique que français. (fig. 11, [article n°1]).

Figure 11 : Aires de reproduction actuelle et passée du Crave en Manche-Atlantique. Les dates, indiquées correspondent à la période où est survenue l'extinction de la population considérée.



La population européenne désormais estimée à 43 000 couples, a subi un fort déclin au cours de la période 1970-1990, sans extinction locale (Burfield & Bommel 2004). Si la plupart des petites populations européennes sont considérées comme stables au cours de la période 1990-2000, les principales populations d'Espagne, de Grèce et de Turquie qui hébergent plus de la moitié de la population européenne ont enregistré un déclin sensible.

En France, faute de suivis réguliers et « protocolés », les données sont lacunaires et les tendances sont fondées sur des avis d'experts. Ainsi la population nationale a été estimée entre 1000 et 3500 couples (Ricaud 1999). Si dans les hautes montagnes françaises, l'espèce est considérée comme stable depuis 1970 (Ricaud 1999), elle est en régression dans les Grands Causses (effectifs et distribution, Fréchet 2001) et plusieurs indices laissent supposer des régressions au moins locales dans d'autres régions : Elle ne niche par exemple plus en Haute Savoie depuis 1973, en Provence, elle a disparu du Massif de la Sainte Victoire (Bouches du Rhône) dans les années 1980 et il ne reste plus que quelques couples sur la montagne de Lure (Alpes de Haute Provence - Dubois et al. 2000).

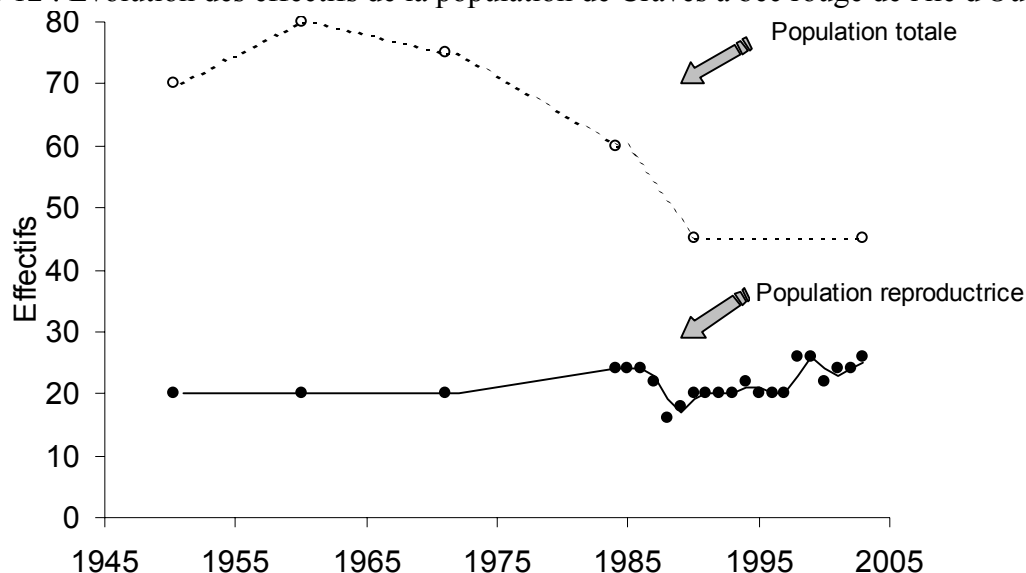
En Bretagne, les secteurs de reproduction sont bien connus, relativement restreints dans l'espace et les effectifs reproducteurs peu élevés. La population y a toujours été plus ou moins suivie (tableau 2, [Article n°1 & 2]). Cependant, l'absence d'un protocole adapté au cycle de reproduction de l'espèce a souvent affecté la précision de l'estimation. La fourchette d'estimation ne permet ainsi pas toujours de dégager avec précision l'évolution de la population. Le recensement de la population bretonne en 2002 a permis de dénombrer 39-55 couples pour une population totale de 200 individus [Article n°2] et de lancer une réflexion sur un protocole de recensement qui optimise le compromis entre effort de prospection consacré par l'observateur et les données recueillies [Article n°3].

Tableau 2 : Estimations de la population bretonne au cours des 50 dernières années (source :Guérmeur & Monnat 1980, Kerbiriou & LeViol 2002, Thomas 1988, [Article n°2]). La valeur basse de l'estimation de la population correspond au nombre de couple reproducteur et l'estimation haute prend en compte en plus les couples dont la reproduction est probable.

	1950-60	1970-75	1982	1988	1997-99	2002
Nombre couples recensés	(100-150)?	30-45	23-35	28-37	27-39	39-55

A Ouessant, en raison d'un passé ornithologique riche (camp de baguage du Muséum et suivi de la migration dès les années 1950, création du Centre Ornithologique en 1984), il a été possible de retracer l'évolution des effectifs nicheurs et celui de la population totale (fig. 12)

Figure 12 : Evolution des effectifs de la population de Craves à bec rouge de l'île d'Ouessant.



Depuis la fin des années 1990, une dynamique de croissance des populations est constatée dans de nombreuses localités du secteur Manche-Atlantique. Certains secteurs sont même réoccupés (Cornouaille britannique, Carter et al. 2003; Ile de Groix en 2006, Alain Thomas *comm. pers.*).

Mouvement et dispersion

L'espèce est avant tout considérée comme sédentaire, bien que certains individus, surtout des immatures, puissent exceptionnellement se disperser sur de grandes distances. En France, même si cela reste particulièrement rare, certains individus ont pu par exemple être observés dans des localités éloignées de plusieurs centaines de kilomètres du plus proche site de reproduction comme en Corse, en Gironde ou dans le Pas-de-Calais (Dubois et al. 2000). En montagne l'hiver, les craves transhument fréquemment des alpages vers les pâturages de moyennes montagnes voire jusqu'au Piémont et plaines du Roussillon et de Provence. En Bretagne, les observations en dehors des sites de reproduction restent particulièrement rares de même que les cas d'échanges d'individus entre populations [Article n°3]. Une autre caractéristique observée dans la plupart des sites étudiés est la fidélité des craves à leur site de reproduction et à leur partenaire (Bignal et al. 1997, Bullock et al. 1983, Reid et al. 2003a, Roberts 1985, cette étude [Article n°3]).

Habitat et régime alimentaire

Le Crave niche exclusivement dans des cavités de falaises, des gouffres et exceptionnellement dans des bâtiments abandonnés (Bignal et al. 1997, Bullock et al. 1983, Cramp & Perrins 1994). Il s'alimente presque exclusivement dans les habitats ouverts tels que les vires, les affleurements rocheux, les pelouses sèches, les prairies, les landes rases voire parfois dans les labours et cultures en début de semis (Bignal et al. 1997). Ainsi en Europe, les pratiques agro-pastorales extensives sont considérées par de nombreux auteurs comme essentielles pour le maintien des habitats de cette espèce (Bignal *et al.* 1996a, Blanco *et al.* 1998, Madders *et al.* 1998, Mc Cracken *et al.* 1992, Robertson *et al.* 1995, Rolando *et al.* 1994, Warnes 1982, Whithead *et al.* 2005).

Il est essentiellement insectivore et chasse principalement à vue des invertébrés actifs au sol tels que des coléoptères carabiques, des chenilles, des fourmis, des araignées Lycosidae (Bignal et al. 1997, Cramp & Perrins 1994, McCracken *et al.* 1992, Meyer 1994). Il exploite largement la faune associée aux bouses et crottes, tels que les coléoptères coprophages. Ce groupe d'espèces est parfois considéré comme sa ressource principale (McCracken *et al.* 1992, Warnes & Stroud 1989). En hiver, lorsque les invertébrés se font plus rares, il exploite parfois certains végétaux notamment sous forme des graines (McCracken *et al.* 1992, Warnes & Stroud 1989). Un des objectifs de ce travail a été de décrire son régime alimentaire et la sélection d'habitat dans un contexte de changements d'usages des sols (chapitre I).

Chronologie de la reproduction

La ponte a lieu autour de la mi-avril (Cramp & Perrins 1994). Les secondes pontes sont quant à elles rarissimes. Des pontes de remplacement peuvent toutefois avoir lieu après prédation. L'incubation dure de 17 à 21 jours, elle est assurée exclusivement par la femelle qui est alors ravitaillée par le mâle. L'élevage des poussins, assurée par les deux parents, dure une quarantaine de jours. L'envol survient essentiellement à la mi-juin. Les jeunes volants, se déplacent avec leurs parents et se regroupent avec d'autres familles, formant alors de très grandes bandes en été. L'émancipation intervient généralement au bout d'un mois et tout particulièrement au moment du pic de fréquentation touristique sur Ouessant. Certains jeunes peuvent cependant garder des liens avec leurs parents jusqu'en fin d'hiver [Article n°3].

Paramètres démographiques

Le Crave est une espèce longévive caractérisée par une survie adulte assez élevée de l'ordre de 80 % (Reid et al. 2003a), une maturité sexuelle atteinte seulement à l'âge de 2 ou 3 ans et une productivité assez faible (1,9 à 2,7 jeunes par couple. tableau 3). En revanche, la survie des oiseaux de 1^{ère} année est relativement faible, de l'ordre de 40 % à Islay en Ecosse (Reid et al. 2003a), et présente une grande variabilité d'une année à l'autre pouvant fluctuer par exemple de 11 % à 83 % (Reid et al. 2003b). A Ouessant, la survie de 1^{ère} année est encore plus faible puisqu'elle n'est que de 32 % [Article n°5, 6 & 7]. Les estimations de survie et de production de jeunes apparaissent être les plus faibles observées à ce jour.

Tableau 3 : Variation du succès reproducteur (en nombre de jeunes à l'envol) dans plusieurs régions d'Europe.

Région	Succès reproducteur de l'ensemble des couples de la population étudiée	Succès reproducteur des couples ayant réussi leur reproduction	N	Référence
Ile d'Islay/Ecosse- Royaume Uni	2,02 ± 0,1 SE		604	Reid <i>et al.</i> 2003a
Central Apennines - Italie		2,68 ± 0,37 SE	55	De Sanctis et al 1997
Cueno & Turin Province -Italie		2,60 ± 0,53 SE	8	Laiolo & Rolando 2001
Irlande		2,85 ± 0,36 SE	67	Bullock <i>et al.</i> 1983
Ile de Man - Royaume Uni	1,88 ± 0,44 SE		67	Bullock <i>et al.</i> 1983
Pays de Galles (intérieur) - Royaume Uni	2,05 ± 0,46 SE		79	Bullock <i>et al.</i> 1983
Pays de Galles (clittoral)- Royaume Uni	2,68 ± 0,33 SE		160	Bullock <i>et al.</i> 1983
Ile de Bardsey/ Pays de Galle- Royaume Uni	2,08		91	Bullock <i>et al.</i> 1983
Ouessant - France	1,57 ± 0,13 SE		127	Cette étude

La production de jeunes et la survie constituant des paramètres clés de la dynamique des populations, un des objectifs de ce travail de thèse a été de mettre en lumière les facteurs qui les affectent et de hiérarchiser leur importance. Les facteurs qui sont tout particulièrement étudiés sont ceux liés directement ou indirectement aux activités humaines. Leur influence sera évaluée dans une démarche de prospection au travers de scénarios d'évolution possible.

Le Crave, une espèce emblématique

Le Crave à bec rouge est une espèce protégée en France, mais figure surtout inscrite à l'Annexe II de la Convention de Berne (article 1 de l'arrêté modifié du 17/04/81), et à l'Annexe I de la Directive de la Communauté européenne 79/409 concernant l'avifaune. L'article 4 de cette dernière Directive prévoit que les états membres désignent des Zones de Protection Spéciales (ZPS) contenant des biotopes utilisés par les espèces de l'Annexe I.

En France, une part importante des populations de haute montagne bénéficient de l'existence de nombreux espaces à fort statut de protection tels que les Parcs Nationaux (Pyrénées, Vanoise Ecrins et Mercantour) et Réserves Naturelles (Néouvielle). Par contre, les populations des collines et plateaux disposent de nettement moins d'espaces protégés : Seule la partie sud du causse Méjean est par exemple incluse dans le périmètre du Parc National des Cévennes. En ce qui concerne la population côtière, seuls 5 % des couples nichent dans des espaces à fort statut de protection (Réserve). Le Parc Naturel Régional d'Armorique héberge quant à lui près de 40 % de cette population bretonne.

Au regard du site Internet du PNRA¹, qui renvoie au public une certaine image de la politique, des actions et du patrimoine du Parc, le Crave apparaît comme une espèce à forte valeur patrimoniale. En effet dans la rubrique Faune, il constitue une des six rubriques, à égalité avec "Loutre & Castor" ; "Saumon Atlantique" ; "Dauphins et Phoques" ; "Océanite tempête" et "Busard cendré". Le processus de "patrimonialisation" et le processus d'appropriation inhérent sont enfin bien illustrés par le texte du site : "*l'île d'Ouessant abrite aujourd'hui plus du tiers des oiseaux côtiers de France [...].*" et "*Totalement isolé des populations montagnardes, nos craves se maintiennent difficilement sur quelques portions de côtes bretonnes, où sont encore réunies les conditions nécessaires à leur survie*". De plus cette espèce est reconnue comme un élément représentatif d'un des paysages qui font l'originalité du Parc, les falaises maritimes : "*Le petit corbeau à bec et pattes rouges symbolise la grandeur sauvage des falaises bretonnes auxquelles il est strictement inféodé*". De plus, le PNRA énonce certaines menaces identifiées telles que la disparition des habitats et la fréquentation touristique qui pèse sur le maintien de cette espèce "*Si les sites de reproduction n'ont guère varié, il n'en va pas de même des milieux d'alimentation, peu à peu gagnés par les friches, morcelées par l'urbanisation et les sentiers littoraux, de plus en plus fréquentés en période de reproduction*". Enfin le PNRA affiche la politique qu'il compte développer ou en cours pour le maintien de cette espèce "*L'espèce y est attentivement suivie et des expériences sont en cours pour le maintien ou la restauration des milieux ras indispensables*"

Le statut d'espèce menacée à l'échelle européenne et tout particulièrement dans sa partie occidentale renforce les enjeux de conservation de l'espèce en Bretagne et notamment à Ouessant compte-tenu de la représentativité de cette population. le Crave, apparaît comme une espèce idéale pour l'étude des systèmes population-environnement du fait sa sédentarité, de la forte fidélité des couples reproducteur à leur site de reproduction et du faible taux de dispersion d'individus entre populations. De plus, ses exigences écologiques notamment celles liées à ses zones d'alimentation suggèrent une très probable sensibilité de cette espèce aux deux principales dynamiques identifiées dans la Réserve de Biosphère c'est-à-dire le développement touristique et l'enfrichement. Enfin, L'appropriation par le gestionnaire de l'espèce et des problématiques associées apparaît un élément favorisant alors le transfert des connaissances acquises dans le cadre de ce travail sur les facteurs affectant la viabilité de cette population.

¹ <http://parc-naturel-armorique.fr/fr/index.html>



CHAPITRE I

Les ressources et leurs impacts sur la dynamique de population



Photo : Aurélien Audevard

Certains éléments de ce chapitre ont fait l'objet**d'une communication affichée**

Kerbiriou, C., Julliard, R., Gourmelon, F. & Le Viol, I. 2003. Biologie de la conservation d'une petite population : du fonctionnement démographique à l'aide à la gestion. Le cas du Crave à Bec Rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). Colloque francophone de Biologie de la Conservation. Lyon, France avril 2003.

de publications**Article n° 4**

Kerbiriou, C., Gourmelon, F., Jiguet F., Le Viol I., Bioret F., & Julliard R., 2006 Linking territory quality and reproductive success in the chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*): implications for conservation management of an endangered population. *Ibis* 148: 352-364

Article n° 5

Kerbiriou, C., & Julliard, R. Seasonal variation in the Chough's (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) diet and possible consequence on its demography. *Bird Study* accepté

Les ressources et leurs impacts sur la dynamique de population

Il est souvent difficile d'établir des relations causales entre dynamique de population et changement d'activités humaines (dans cette étude : déprise agricole et augmentation de la fréquentation touristique). La difficulté provient bien souvent du fait que ces changements interviennent sur des périodes relativement longues par rapport aux études habituellement menées. Pourtant, c'est une des voies les plus pertinentes pour rendre efficaces des plans de gestion en faveur de la biodiversité. Ceci peut se faire à grande échelle, notamment au travers de changements de politique agricole (Barber et al 2001, Davis 2005, Driscoll *et al.* 2005, Rodewald & Yahner 2001), ou plus localement, par exemple par une politique de gestion d'espaces protégés. Si plusieurs études ont mis en évidence une corrélation entre le déclin des populations d'oiseaux spécialistes des milieux agricoles et l'enfrichement (Delgado & Moreira 2000), peu d'études ont décrit les processus impliqués et les paramètres démographiques affectés.

C'est particulièrement le cas chez le Crave, espèce pour laquelle plusieurs hypothèses ont été avancées pour tenter d'expliquer le déclin des populations : persécutions directes, tel le prélèvement pour des collections privées ou publiques comme celles constituées par les Muséum au XIX^{ème} siècle (Owen 1989), changements climatiques (Owen 1989, Reid et al. 2003a) ou encore changements des pratiques agricoles. Cette dernière hypothèse est celle qui a été majoritairement citée (Berrow et al. 1993, Blanco et al. 1998, Bullock et al. 1983, Cook et al. 2001, Cullen 1989, Dendaletche 1991, Garcia-Dory 1989, McCanch 2000, McCracken *et al.* 1992, Meyer *et al.* 1994, Owen 1989, Rolfe 1966, [Article n°1]).

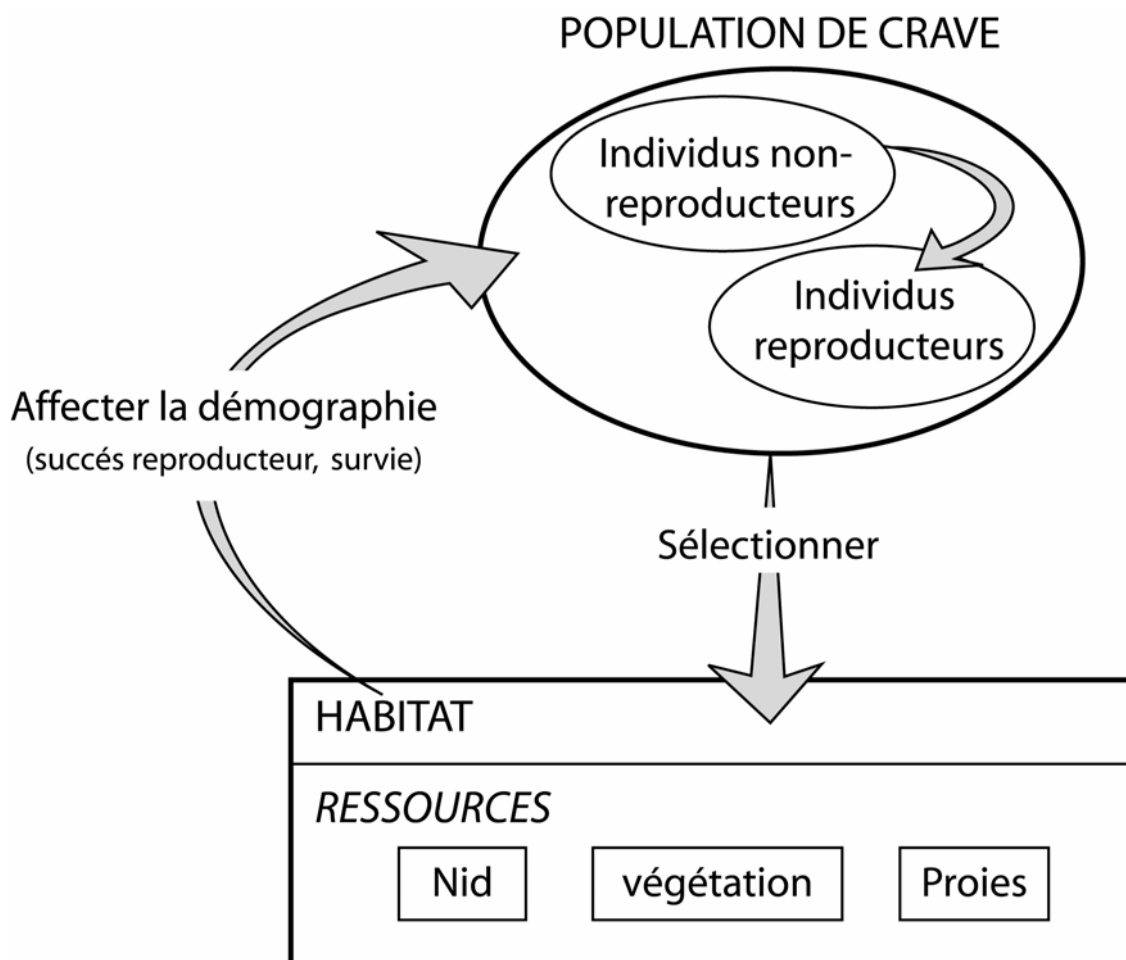
Paradoxalement, pour le Crave, nous ne disposons pas d'éléments sur les processus démographiques affectés lors des changements des pratiques agricoles. Les analyses publiées concernent seulement des corrélations entre variations inter-annuelles locales de populations et variations climatiques (Owen 1989, Reid et al. 2003a). Une étude à long terme menée sur Islay a par exemple mis en évidence que le paramètre démographique affecté était la production de jeunes : La pluviométrie hivernale est corrélée négativement, et les températures estivales corrélées positivement, au succès reproducteur (Reid et al. 2003a). En dehors de la portée scientifique de ces résultats, cela apporte peu d'information pour la mise en place de politiques de conservation et d'outils pour le gestionnaire. Ainsi, s'il est légitime de s'interroger sur le devenir de ces populations dans un contexte de changement climatique, le gestionnaire peut surtout intervenir à une échelle locale et notamment en intervenant éventuellement sur certaines dynamiques naturelles comme la fermeture des milieux.

Les relations entre les changements d'usage des sols au sein du paysage et la dynamique des populations animales qui y vivent font intervenir une série complexe de processus reliant les caractéristiques des habitats et du paysage à la démographie de la population et qui peut être définie sous le terme de « **relation espèce-habitat** ». Chaque individu de la population est confronté à des choix quant aux habitats où il peut s'alimenter, s'abriter et se reproduire. L'ensemble de ces choix constitue la **sélection de l'habitat** et conditionne pour une grande part la survie de l'individu et son succès reproducteur. Ces décisions prises en fonction de caractéristiques spatiales (par exemple la fidélité au site de reproduction) ont alors souvent des répercussions au niveau temporel car elles peuvent conditionner toute la vie de l'individu. L'ensemble de ces décisions individuelles affecte à la fois la dynamique de la population et sa distribution spatiale. Les décisions de sélection de l'habitat sont fonction de paramètres propres à l'individu (besoin en ressources, condition physiologique, expérience...) et de paramètres de son

environnement qui conditionnent la possibilité de subvenir à ses besoins : l'abondance, la distribution et l'accessibilité des ressources mais aussi la distribution de prédateurs, de compétiteurs ou de congénères.

Ce travail se focalise donc dans un premier temps sur les relations entre **ressources** et dynamique de population. L'objet de ce chapitre consiste ainsi à décrire la sélection des habitats qu'effectuent les Craves. Chacune des trois ressources - nid, végétation, proies- font l'objet d'un sous-chapitre où sont décrits les critères de qualité susceptibles d'influencer cette sélection et les paramètres démographiques affectés.

Dans cette étude, le terme de **ressources** est utilisé au sens large : sont considérés comme des ressources tous les éléments susceptibles d'influencer la « qualité » d'un milieu (Kozakiewicz 1995). La qualité est ici définie comme une mesure des bénéfices que les individus tirent de l'exploitation d'un milieu.



1.1. Site de reproduction.

Lors de la sélection de l'habitat chez les oiseaux, le nombre de sites potentiels d'installation du nid peut se révéler le principal facteur limitant de la dynamique des populations. Cette limitation peut intervenir à deux niveaux : soit en limitant le nombre de couples reproducteurs, ce qui affecte alors directement la taille de la population, soit en affectant le succès reproducteur, dans le cas où il existe de la variabilité de qualité entre emplacements ou des variations temporelles de disponibilité des sites. Ceci est particulièrement notable dans le cas d'espèces aux exigences très particulières vis-à-vis de leur site de nidification (cf. revues de Newton 1994, 1998, Pöysä & Pöysä 2000). Le Crave, dont le nid est exclusivement construit dans des cavités obscures, en fait potentiellement partie (McKay 1993). D'ailleurs, au Pays de Galles, un programme d'installation de nichoirs et d'aménagement de sites artificiels (mines de cuivre) a permis une augmentation de près de 18 % de la population reproductrice (Cross *et al.* 1993)

Dés éléments concordants : Plusieurs éléments suggèrent, à Ouessant, une possible limitation de la population reproductrice par le nombre de sites de reproduction disponibles :

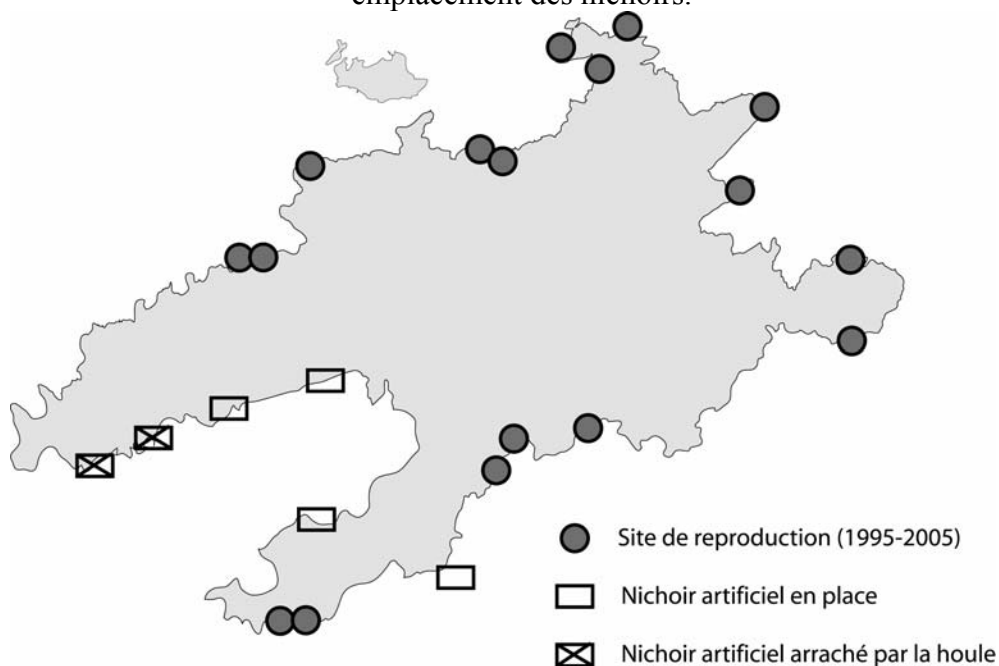
- La population Ouessantine, lorsqu'elle était plus importante (jusqu'à 80 individus), n'a jamais compté plus de couples reproducteurs qu'actuellement, soit entre 10 et 13 couples, [Article n° 1] suggérant que plusieurs individus n'arrivaient pas à accéder à la reproduction faute probablement de site.
- Au cours de la période 1996-2005, la majorité des sites a été réutilisée d'une année à l'autre et les changements annuels ont été relativement rares. Si au total 17 sites de reproduction ont été recensés durant cette période (Fig. I-1), fréquemment au sein d'un même territoire, un couple a pu occuper deux sites distincts. Un couple peut parfois construire deux nids la même année, mais au final un seul site est utilisé. Les données de recensements réalisés par le passé et pour lesquels les sites sont identifiés (1972, 1979, 1982 et de 1984 à 1994, [Article n° 2], Kerbiriou et le Viol 2002) indiquent que la majorité des emplacements utilisés à cette époque correspondent aux sites notés entre 1995-2005 [Article n° 3].
- A Ouessant, certains oiseaux (marqués) en âge de se reproduire ont été observés formant un couple sans territoire fixe, parfois même un à deux ans avant qu'ils ne se reproduisent. Leur accès au statut de reproducteur s'est effectué lors de la disparition d'un couple, en utilisant alors le site laissé vacant.
- La prospection minutieuse de l'ensemble des grottes de l'île n'a pas permis de faire apparaître de sites potentiels supplémentaires. Un site potentiel a été défini *a priori* comme une grotte ou fissure possédant une corniche autorisant l'installation d'un nid (20 x 20 cm) à l'obscurité et sans suintement d'eau au-dessus de l'emplacement.

Une approche expérimentale : Pour tester l'hypothèse d'une limitation du nombre de couples nicheurs par la disponibilité en sites de reproduction, des sites artificiels ont été créés. Ainsi une opération de pose de nichoirs artificiels a été menée en décembre 2002 dans des grottes ne possédant pas de corniches (Fig. I-1). Cependant, deux des six nichoirs, pourtant situés à plus de 10 mètres au dessus du niveau des plus hautes mers, ont été arrachés, révélant ainsi que certains de ces sites étaient exposés à de fortes houles. Les quatre autres nichoirs n'ont pas été utilisés par des couples reproducteurs durant les trois saisons de reproduction suivantes.

Cette non-utilisation par des couples peut soit :

- révéler que la population n'est pas limitée par le nombre de sites de reproduction,
- être due à une dynamique de "re-colonisation" qui n'a pu être observée durant cette courte période car la population n'aurait pas été suffisamment excédentaire. Sans limitation des sites de reproduction, les classes d'âge des oiseaux n'ayant pas encore atteint la maturité sexuelle constitueraient théoriquement 39 %¹ de la population. Cette prédiction suggère qu'il existe une "limitation", lorsque la proportion d'oiseaux ne se reproduisant pas est supérieure à 39 %. Or actuellement à Ouessant, selon les années, entre 35 et 50 % d'oiseaux ne sont pas reproducteurs. La proportion d'oiseaux en âge de se reproduire, mais n'accédant pas au statut de reproducteur, peut donc être nulle ou relativement faible certaines années.
- indiquer que les sites artificiels ne sont tout simplement pas aussi attractifs que des sites naturels. Ainsi, il est possible que les Craves convoitent principalement des sites sur lesquels il y a eu par le passé une occupation, ou mieux un succès reproducteur. Cette information publique conditionne la sélection des sites de reproduction chez de nombreuses espèces (Doligez et al. 2002, Valone & Templeton 2002). Les résultats de l'expérience menée aux Pays de Galles révélaient d'ailleurs un taux d'occupation assez faible (17 %) des sites aménagés. Enfin la non-attractivité de ces nichoirs provient peut-être de leur installation. Lors d'une rencontre organisée entre plusieurs associations de gestionnaires d'espaces accueillant des populations de Craves (anglais : RSPB, Parc National du Pembrokeshire, Cornwall Trust et français : Bretagne-Vivante), les spécialistes anglais (Ian Johnstone, Claire Mucklow et Julie Webber) ont conclu que les nichoirs installés à Ouessant n'étaient probablement pas disposés suffisamment profondément dans les grottes. Malheureusement, pour des raisons techniques, l'escalade dans ces grottes étant difficile, il n'a pas été possible d'atteindre des sites plus optimaux.

Figure I-1 : Localisation des sites de reproduction utilisés sur la période 1995-2005 et emplacement des nichoirs.



¹ Donnée issue de modèles matriciels avec le programme ULM, Survie 1^{ère} année : 0,32 ; Survie 2-12 ans : 0,82 ; Survie 13 ans et plus : 0,27 ; Production : 1,6 jeunes/couples ; âge de reproduction : 3^{ème} année civile [Article n° 7].

1.2. Sélection de l'habitat et dynamique démographique.

Face au déclin des populations de Craves, constaté à l'échelle de l'Europe, un des premiers enjeux a été de connaître ses exigences écologiques : Quels sont les habitats utilisés par les Craves ? Quels sont les critères de sélection de ces habitats ? Quels sont les usages associés, notamment quelles pratiques agricoles ? Quelles sont les relations entre sélection de l'habitat et dynamique démographique et notamment entre sélection de l'habitat et succès reproducteur ?

1.2.1 Habitat du Crave et usages associés.

En Europe, la majorité des études axées sur la caractérisation des habitats utilisés par les Craves pour leur alimentation soulignent l'importance des pâturages ainsi que de certains habitats naturels comme les pelouses littorales ou les systèmes arrière-dunaires (Blanco et al. 1998, Bignal et al. 1996a, Bullock et al. 1983, Madders et al. 1998, McCanch 2000, Mc Craken et al. 1992, Rolando et al. 1994, Robertson et al. 1995, Ravayrol 1995, Farinha 1991, Whitehead et al. 2005, Curtis 1989, Roberts 1985, Warnes 1982, Warnes & Stroud 1989).

A priori, l'utilisation des pâtures par les Craves peut résulter soit d'une sélection :

- **de la structure de végétation**, comme par exemple la hauteur de la végétation qui pourrait interférer avec les techniques de chasse.
- **des espèces de proies présentes** (thématique abordée dans le chapitre 1.3).

Dans le contexte de fort déclin des pratiques agropastorales observé à Ouessant et dans le but de proposer des scénarios d'évolution et de viabilité de la population, il apparaît nécessaire :

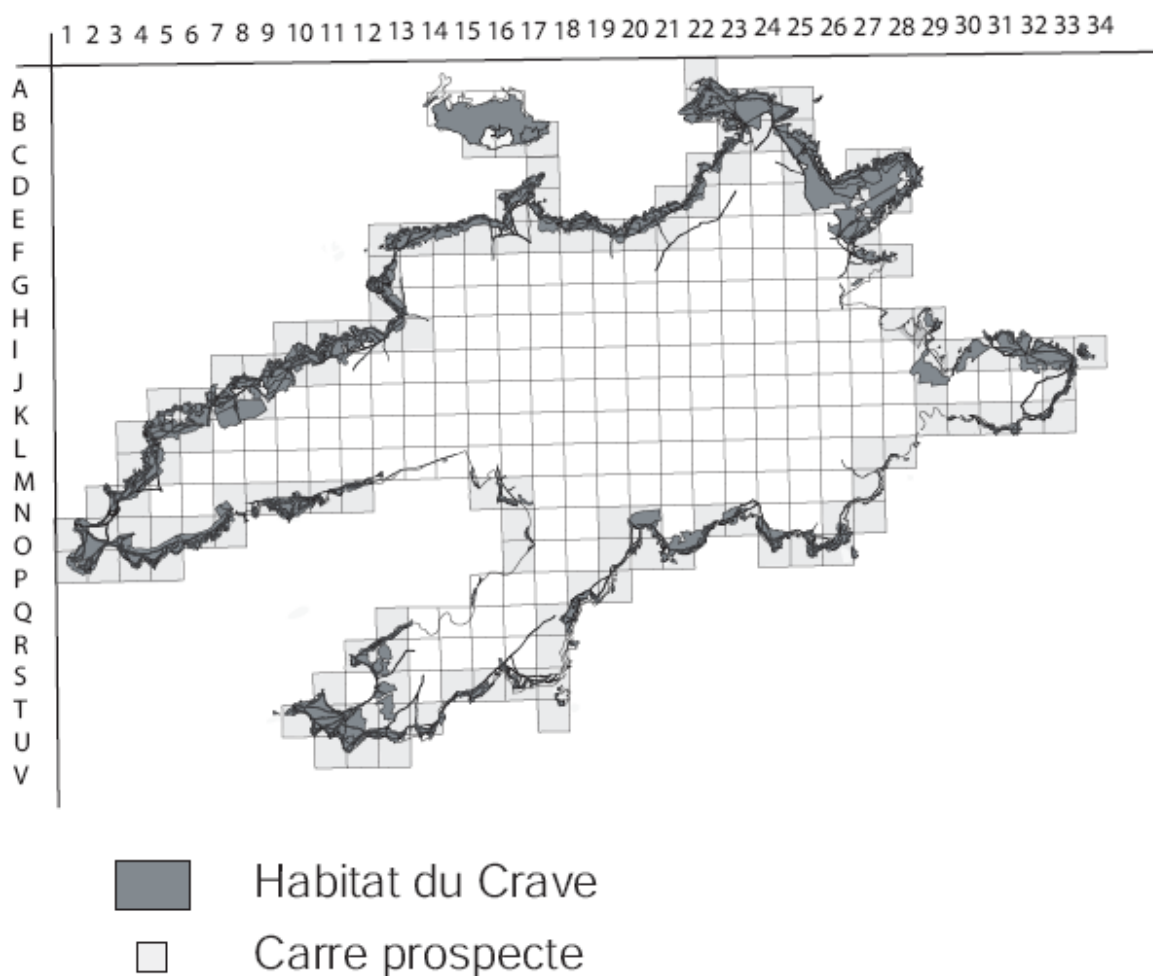
- 1) de connaître les habitats utilisés et sélectionnés actuellement par les Craves,
- 2) de décrire les usages associés à ses habitats,
- 3) de simuler leur évolution,

1.2.1.1 Habitats utilisés par les Craves.

En 20 ans de fonctionnement de l'observatoire permanent de l'avifaune mis en place par le Centre d'Etude du Milieu d'Ouessant, les Craves n'ont été observés en alimentation, à de rares exceptions près (5 en 20 ans, parmi les dizaines de milliers d'observations du registre ornithologique du Centre d'Etude du Milieu d'Ouessant), que dans la bande littorale. De plus, alors que les milieux broussailleux, buissonnants et les zones humides représentent actuellement près de 45 % de la superficie de l'île, les Craves n'y ont jamais été observés s'alimentant.

Dans le but de décrire l'utilisation des différents types de végétation au cours d'un cycle annuel, les Craves ont fait l'objet d'un suivi quantifié sur la bande littorale à partir d'une grille à mailles de 250 mètres de côté. Seuls les 123 carrés présentant des surfaces d'habitats susceptibles d'être fréquentés (milieux ouverts) ont été visités (fig. I-2). Le protocole a consisté à noter, lors de chaque sortie sur le terrain, la présence ou l'absence de Crave. Lorsqu'un secteur est prospecté, l'état (absence ou présence quantifiée de Crave) est considéré comme parfaitement déterminé à un temps t sur un carré donné. La plus petite unité de temps étant la tranche horaire, nous faisons l'hypothèse qu'aucun individu ne peut être noté simultanément sur deux carrés pour une même heure. De plus, pour chaque observation, seul le premier comportement observé pour un individu ou un groupe est considéré. De 1996 à 2003, sauf rares exceptions, ces carrés ont été prospectés au minimum chaque année, une fois par mois. Sur cette même période, c'est en moyenne 189 jours/an qui ont donné lieu à des prospections soit 75626 carrés prospectés et 11436 comportements de Craves notés. Dans la majorité des observations d'oiseaux en alimentation, le type de végétation prospecté a été noté (95 % des cas sur la période 1995-2003).

Figure I-2 : Secteurs suivis et habitat du Crave.

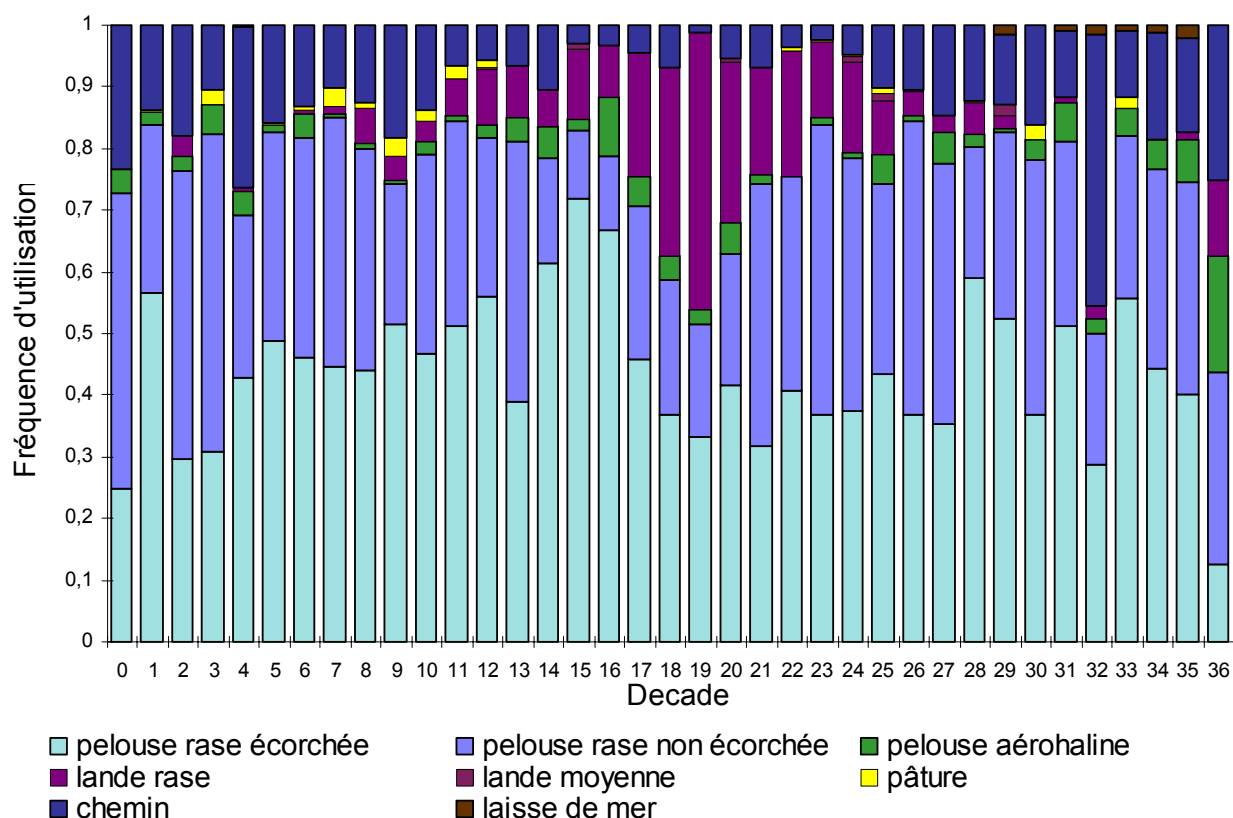


Les différentes catégories de végétation ont été établies selon des critères de hauteur (< 5 cm / 5 cm-15 cm / 15 cm - 40 cm / > 50 cm), de recouvrement du tapis végétal, d'utilisation en tant que pâture ou de la prédominance de ligneux versus herbacées (tableau I.1). Les relevés de terrain associés à une photo-interprétation (orthophoto de l'Institut Géographique National 2000) ont permis d'élaborer une cartographie des habitats à l'échelle de la frange littorale. Cette cartographie a été intégrée à un Système d'Information Géographique (S.I.G.), sous forme d'une couche vectorielle de polygones. Compte tenu de la résolution de l'orthophoto, les chemins n'ont pu dans un premier temps être numérisés en tant que surface et ont donc été numérisés en tant que linéaire. Une base de données associée à leurs caractéristiques telles que leur largeur ou leur état (en herbe, ornière, sol nu) a été constituée à partir des relevés de terrain. La couche d'information relative au linéaire de chemin a été actualisée par la base de données "chemin", permettant ainsi l'élaboration d'une couche de polygones relative aux chemins. Cette couche a ensuite été intégrée à la couche relative aux huit autres habitats.

Tableau I-1 : Typologie des habitats ouverts, présents sur Ouessant et susceptibles d'être fréquentés par le Crave.

Dénomination	Hauteur	Recouvrement	Ligneux/herbacés	Espèces dominantes
Pelouse rase écorchée	- 5cm	65%	Herbacés	<i>Armeria maritima</i> , <i>Plantago coronopus</i> , <i>Festuca rubra pruinosa</i> , <i>Sedum anglicum</i> , <i>Jasione montana</i> , lichens, et de nombreuses espèces annuelles
Pelouse rase non écorchée	- 5cm	95%	Herbacés	<i>Plantago coronopus</i> , <i>Festuca rubra pruinosa</i> , <i>Agrostis stolonifera maritima</i> , <i>Chamamelum nobile</i> , <i>Scilla verna</i> , <i>Centaureum erythraea</i>
Chemin	- 5cm	75%	Herbacés	<i>Plantago coronopus</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Bellis perennis</i> , <i>Lolium perenne</i> , <i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Cynosurus cristatus</i>
Lande rase	5 à 15cm	80%	Ligneux	<i>Erica cinerea</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Danthonia decumbens</i> , <i>Pedicularis sylvatica</i> , <i>Thymus drucei</i>
Pelouse aérohaline	5 à 15cm	100%	herbacés	<i>Festuca rubra pruinosa</i> , <i>Agrostis stolonifera maritima</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Daucus carota gummifer</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Silene maritima</i>
Pâture	10 à 40cm	100%	Herbacés	<i>Dactylis glomerata</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Trifolium repens</i>
Lande moyenne	15 à 50cm	95%	Ligneux	<i>Erica cinerea</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Ulex gallii</i>
Zone fauchée	5 à 50cm	100%	Ligneux & herbacés	Végétation en cours de «restauration», fauchée au moins deux fois par an. Composition florale en évolution : la broussaille à <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Rubus sp</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Ulex europaeus</i> fait progressivement place à des espèces prairiales à <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Trifolium repens</i>
Broussaille	50 à 150 cm	100%	Ligneux & herbacés	Végétation à différents stades avancés de la dynamique d'enfrichement depuis les prairies secondaires enfrichées à <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Rubus sp</i> , jusqu'aux fourrés à prunellier (<i>Prunus spinosa</i>)

Figure I-3: Habitats utilisés en alimentation tout au long de l'année



Le premier résultat, au demeurant assez prévisible, est la non-utilisation par les Craves des milieux en cours d'enfrichement, ceux-ci représentent près de 65 % des superficies prospectées. En revanche, les pelouses rases (écorchées ou non) qui représentent un peu moins de 8 %, apparaissent comme le type de végétation majoritairement utilisé (fig. I-3). L'ensemble des habitats dont la hauteur de végétation est inférieure à 5 cm (pelouses rases et chemins) totalisent 88 % des observations sur l'année. Les pâtures citées habituellement comme habitat prioritaire semblent faiblement utilisées avec moins de 1% des observations (fig. I-3). Notons qu'en termes de surface, les pâtures "entretenues" n'occupent que 1 % de la superficie de la zone étudiée.

1.2.1.2 Sélection de l'habitat par les couples reproducteurs.

Pour quantifier l'importance de cette sélection, notamment lors de périodes cruciales comme le moment de la reproduction, il est nécessaire de pouvoir comparer les surfaces d'habitats disponibles pour chacun des couples et leurs fréquences d'utilisation.

Ainsi à Ouessant entre 1998 et 2003, l'ensemble des couples nicheurs a été suivi tout au long du cycle de reproduction, exception faite de 2001 où seulement la moitié a pu être suivie convenablement, soit un total de 68 territoires suivis [Article n° 4]. Pour chaque année et chaque couple, nous avons ainsi pu modéliser les territoires alimentaires utilisés en considérant uniquement les comportements alimentaires de chaque mâle, car ceux des femelles sont apparus assez peu informatifs et risquaient même de biaiser la modélisation du territoire en accentuant l'importance des sites à proximité du nid. En effet, en période de reproduction, la femelle couve les œufs et les jeunes poussins et ne sort qu'épisodiquement pour se faire alimenter par le mâle ou s'alimenter parfois juste à proximité du nid. Lorsque les poussins sont plus âgés, le couple s'alimente ensemble [Article n° 3]. Lors de la modélisation des territoires, chaque point a été pondéré par la durée d'alimentation à cet emplacement [Article n° 4].

La modélisation a été réalisée à l'aide de l'estimateur de densité des Kernels avec la méthode du "core-weighting", celle-ci donnant plus d'importance au noyau principal, c'est-à-dire aux points proches du barycentre tout en créant des noyaux secondaires pour les points isolés. Cette modélisation apparaît la plus cohérente au vu du jeu de données, car dans le cas du Crave, les points isolés correspondent souvent à de petits déplacements en dehors de la zone principale (fig. I-4). Considérer ces points comme contribuant également à la délimitation du territoire génère des territoires qui s'entrecoupent largement, ce qui ne correspond pas aux observations de terrain (fig. I-4). Ces territoires ont ensuite été intégrés en tant que couche vectorielle de polygones dans un S.I.G. L'interception de cette couche à celle relative à la végétation a permis d'obtenir les **surfaces** des différentes végétations présentes, chaque année, dans chaque territoire. La base de données relative aux suivis des couples reproducteurs (802 heures de suivi individuel) a permis quant à elle de calculer les **durées d'alimentation** dans chaque type de végétation, pour chaque territoire et chaque année.

La comparaison entre surfaces présentes et temps d'alimentation a permis de quantifier le taux de sélection des différents types de végétation sur une échelle Logit¹ (fig. I-5).

¹ Indice Logit de la Végétation : $\sum_{i,t} [\ln(S_{i,t}/(100 - S_{i,t})) - \ln(F_{i,t}/(100 - F_{i,t}))]/(n)$.

n est le nombre de territoires modélisés ($n=68$) ; $F_{i,t}$ est le pourcentage de temps passé en alimentation par le mâle (i) l'année (t) dans la végétation V ; $S_{i,t}$ est le pourcentage de la végétation V dans le territoire du mâle (i).

Figure I-4 : Modélisation des territoires ; cas du couple du Kernic

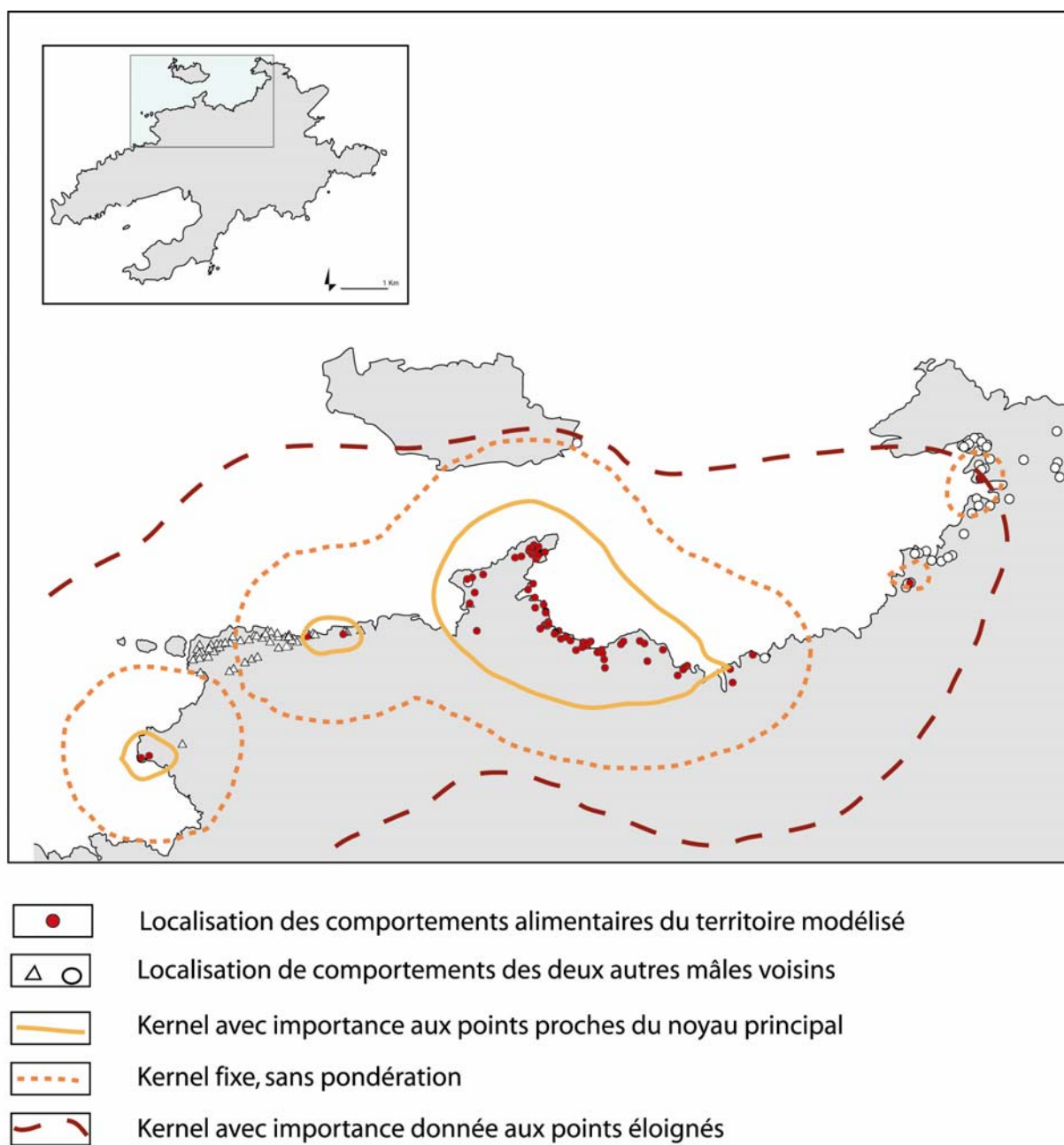
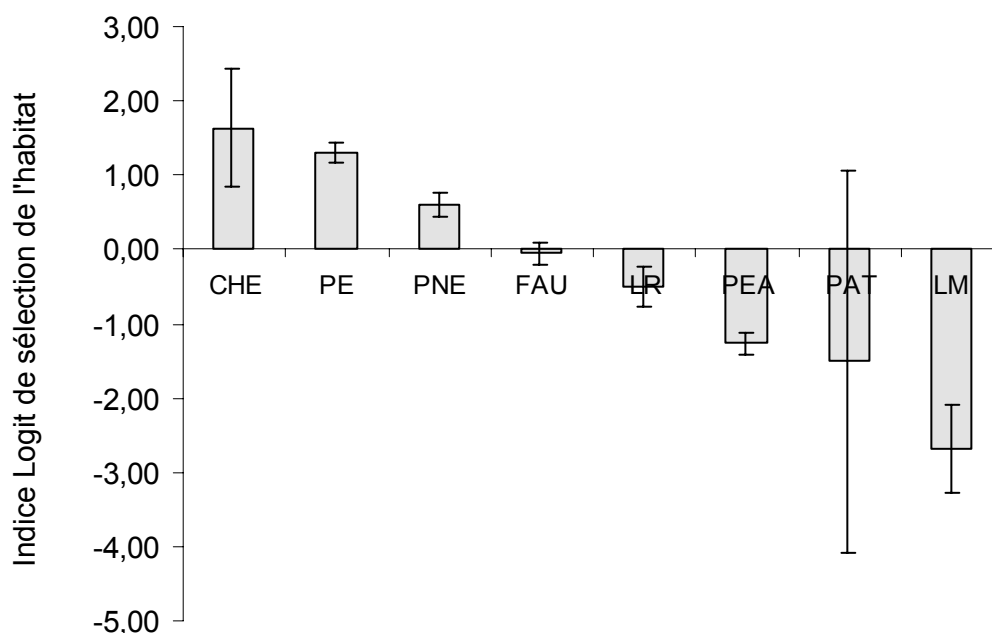


Figure I-5 : Sélection des habitats par les mâles reproducteurs (période 1998-2003). CHE : chemin, PE : pelouse écorchée, PNE : pelouse non écorchée, FAU zone fauchée, LR : lande rase, PEA : pelouse aérohaline, PAT : pâture, LM : lande moyenne



En période de reproduction, les Craves sélectionnent positivement les milieux dont la hauteur ne dépasse pas 5 cm (pelouses rases et chemins)¹. Les chemins, s'ils apparaissent comme un habitat minoritaire en termes de surface, sont cependant aussi sélectionnés que les pelouses rases. Quant aux prairies, elles apparaissent ici plutôt négativement sélectionnées tout comme les autres milieux dont la hauteur dépasse les 5 cm.

1.2.1.3 Effet de la distance sur l'accès aux habitats par les couples reproducteurs.

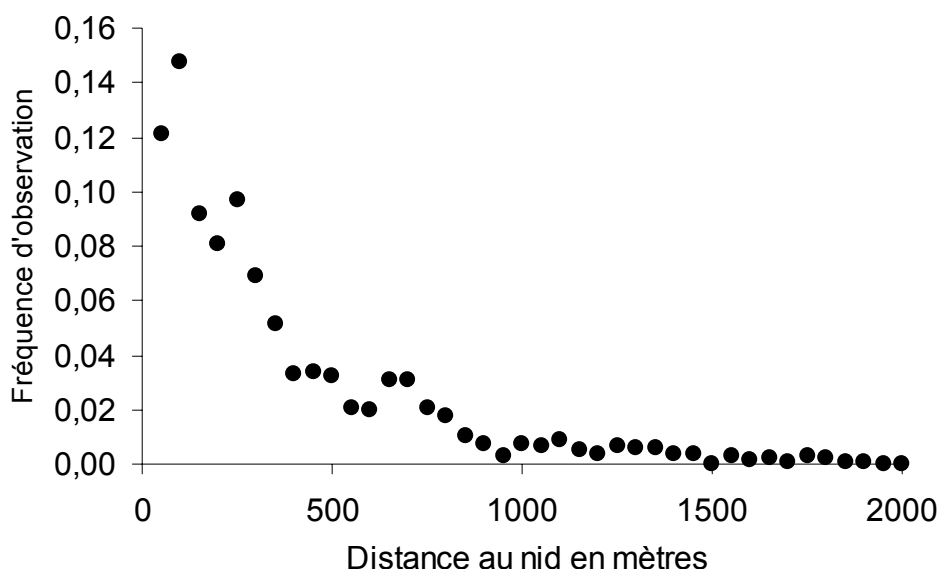
En période de reproduction, s'éloigner du nid pour s'alimenter implique des coûts en termes énergétique et en termes de temps : Plus les trajets sont longs, plus le temps imparti aux déplacements est grand, temps qui peut être alors amputé sur le temps effectif d'alimentation (Ens, et al. 1992, Bomqvist & Johansson 1995) comme c'est le cas chez le Crave [Article n° 3]. De plus, s'éloigner du nid pour s'alimenter augmente les probabilités de traverser un territoire et de se faire attaquer par un congénère, les Craves relativement sociaux toute l'année devenant assez agressifs en période de reproduction, principalement entre oiseaux reproducteurs [Article n° 3]. Parallèlement, la défense du territoire, notamment lorsque celui-ci correspond presque exactement au territoire alimentaire, peut apparaître une nécessité (Ens et al. 1992). Enfin cet éloignement peut accentuer les risques de prédation en raison d'une moindre surveillance du site (Spaans et al. 1998), ce qui semble le cas aussi chez le Crave avec une prédation de la nichée par les Corneilles noires (*Corvus corone*) plus élevée lorsque les distances moyennes d'alimentation sont grandes [Article n° 4].

¹ Dans le reste du document, sous les termes habitats sélectionnés ou favorables seront regroupés les pelouses rases écorchées, pelouses rases non écorchées et chemins, tandis que le terme habitat fréquenté sous-entendra l'ensemble des habitats utilisés c'est-à-dire pelouses rases écorchées ou non, chemins, landes rases et moyennes, pâtures et pelouses aérohalines (Tableau I-1).

Les distances entre nid et zone d'alimentation sont donc probablement issues d'un compromis entre coût (temps, énergie, prédation) et gain (ressources) et font probablement l'objet d'un choix. De plus, cette variable est susceptible d'influencer le succès reproducteur.

La médiane des distances mesurées entre un nid et les zones d'alimentation utilisées par le couple qui l'occupe est de 230 m et la moyenne de 489 m. 59 % des observations d'oiseaux en alimentation sont réalisées à moins de 300 mètres du nid, tandis que moins de 1% des observations sont réalisées à plus de 1800 mètres (fig. I-6).

Figure I-6 : Occurrence d'oiseaux en alimentation en fonction de la distance à leur nid



A l'échelle de chaque couple, ce sont donc essentiellement les zones à proximité du nid qui sont exploitées.

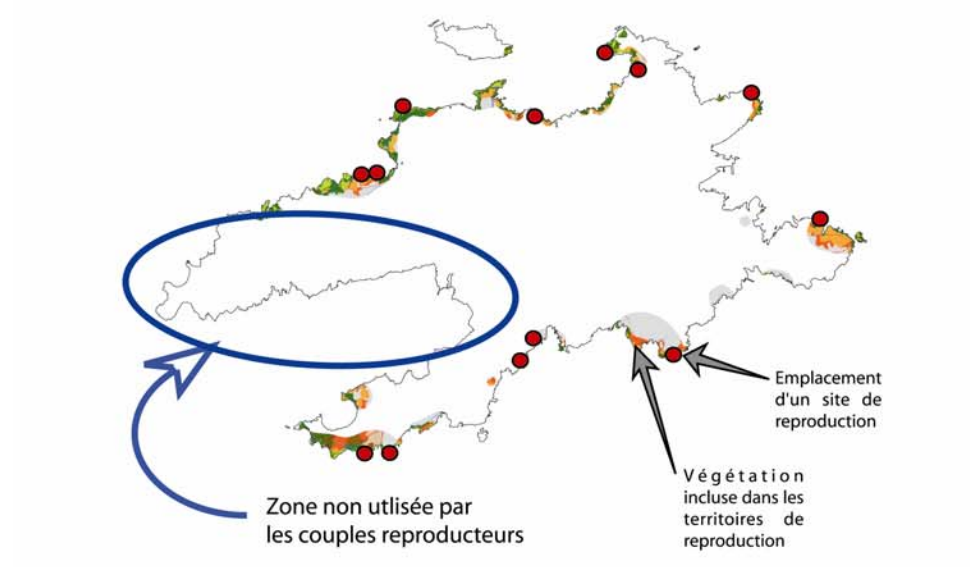
A l'échelle de l'île et donc de la population, cette sélection engendre une non-utilisation de zones présentant par ailleurs d'importantes superficies d'habitats favorables (fig. I-7).

Si on considère en effet les surfaces totales des habitats favorables (61 ha) et la superficie moyenne des habitats favorables présents dans les territoires (2,1 ha) ou même la superficie moyenne des habitats favorables présents dans les territoires des couples en succès reproducteur (2,4 ha), l'île pourrait respectivement héberger 28 et 25 couples. Si l'espace était à partager également avec la population non reproductrice, ce qui n'est pas forcément évident compte tenu de l'agressivité des couples reproducteurs vis-à-vis des autres individus, même non reproducteurs, ce ne sont plus que 16 à 18 couples qui pourraient y subsister, ce qui reste encore supérieur à ce qui est actuellement observé.

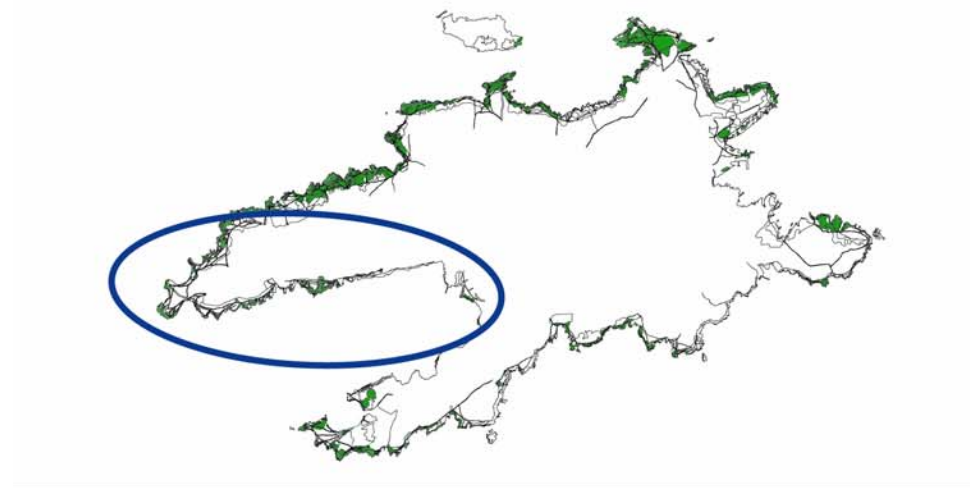
Cette non-utilisation actuelle de certains habitats par les couples reproducteurs s'explique très probablement par la distribution des sites de reproduction. Ainsi, ces zones non exploitées par les couples reproducteurs sont en effet utilisées par les non-reproducteurs en période de reproduction et habituellement largement utilisées le reste de l'année par l'ensemble des Craves (fig. I-7).

Figure I-7: Utilisation de l'espace par les couples reproducteurs et par l'ensemble de la population

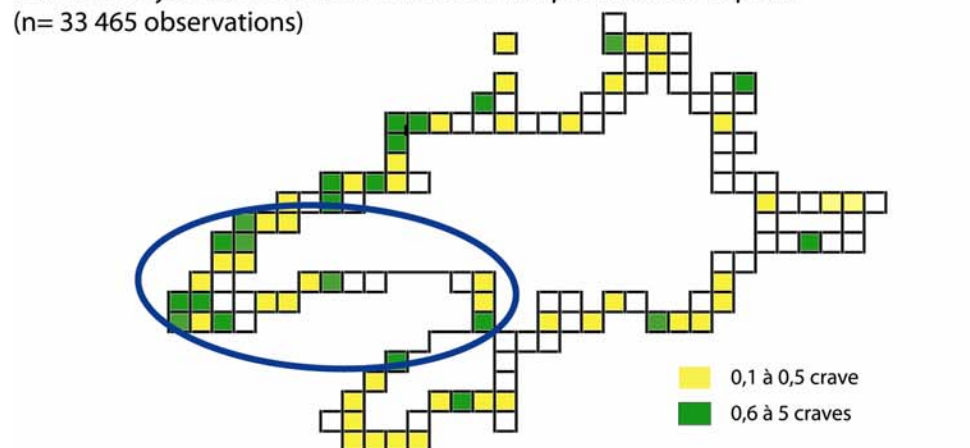
Zones d'alimentation utilisées par les 13 couples reproducteurs de l'année 1999



Distribution des habitats favorables (Pelouses rases et chemins)



Nombre moyen de Craves en alimentation en période internuptiale
(n= 33 465 observations)



1.2.2 Relation entre habitat sélectionné et dynamique démographique

Si jusqu'à présent aucune étude n'a permis de mettre en évidence les liens entre paramètres démographiques et changements de pratiques agricoles, notamment l'enfrichement, ceci est probablement lié au fait que les changements se déroulent sur des échelles de temps relativement longues : de l'ordre de plusieurs dizaines d'années, échelle de temps rarement atteinte lors d'études démographiques.

Une approche alternative à la comparaison de longues séries temporelles (démographique et d'usage des sols) pour évaluer l'impact de l'habitat sur les paramètres démographiques peut consister à rechercher les corrélations entre succès reproducteur et qualité des territoires. Cette approche indirecte peut ainsi permettre d'estimer l'impact des dynamiques d'enfrichement. Cette approche de l'étude du succès reproducteur par rapport à la qualité de l'habitat peut être biaisée par le fait que des paramètres démographiques, tels que le succès reproducteur, sont souvent influencés par l'âge et l'expérience des individus (Cam & Monnat 2000, Forslund & Pärt 1995, Nelson 1988). Ceci est d'autant plus vrai que les Craves présentent généralement une forte fidélité au site et au partenaire (Bignal et al. 1997) et ont une probabilité de survie adulte relativement élevée (0,8 Reid et al 2003b). Or, à Ouessant, une faible proportion des oiseaux reproducteurs est identifiée. Pour pallier ce biais, l'influence des variations de qualité entre sites ou pour un même site entre années a été testée et chacune de ces analyses statistiques a été hiérarchisée à l'effet site.

Pour chacun des couples dont le territoire a été modélisé, nous avons comparé le succès reproducteur à la qualité des territoires.

La qualité du territoire a été évaluée en tenant compte à la fois des surfaces d'habitats ras, puisqu'ils apparaissent clairement sélectionnés par les Craves, et de la distance au nid, car celle-ci semble limitante. Ainsi quatre variables de "qualité" ont été retenues (fig. I-8) :

- A** Surfaces d'habitats présents dans l'ensemble du territoire.
- B** Surfaces d'habitats favorables (pelouses rases et chemins) présents sur l'ensemble du territoire.
- C** Surfaces d'habitats favorables présents sur le territoire mais situés à moins de 300 m du nid.
- D** Distance moyenne entre les zones d'alimentation et le nid.

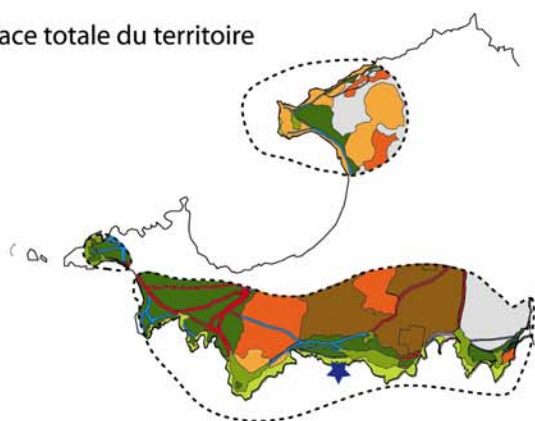
Une forte variabilité entre les différents sites de reproduction a pu être mise en évidence aussi bien en termes de surface totale du territoire, que de surfaces d'habitats favorables inclus ou encore en termes de distances moyennes parcourues entre le nid et les zones d'alimentation (fig. I-9).

Le succès reproducteur varie également fortement d'un site à l'autre : certains sites ont "produit" jusqu'à 2,8 jeunes/couple tandis que d'autres, pourtant utilisés, n'ont "produit" aucun jeune sur la période 1998-2003.

Figure I-8 : Variables de qualité de territoire testées.

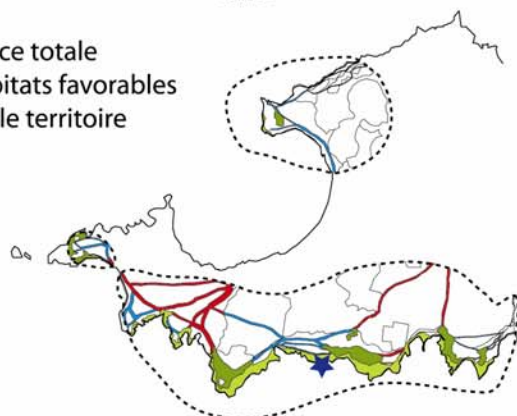
Surface totale du territoire

A



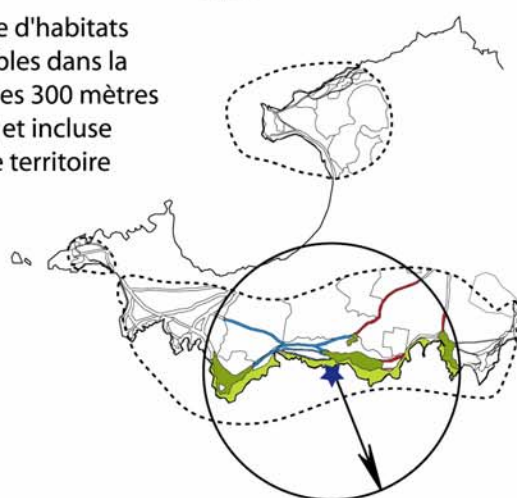
Surface totale d'habitats favorables dans le territoire

B



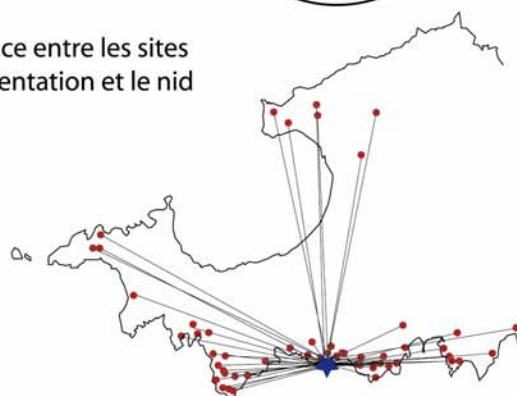
Surface d'habitats favorables dans la zone des 300 mètres du nid et incluse dans le territoire

C



Distance entre les sites d'alimentation et le nid

D



Habitats favorables

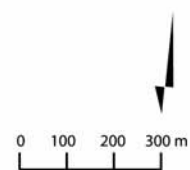
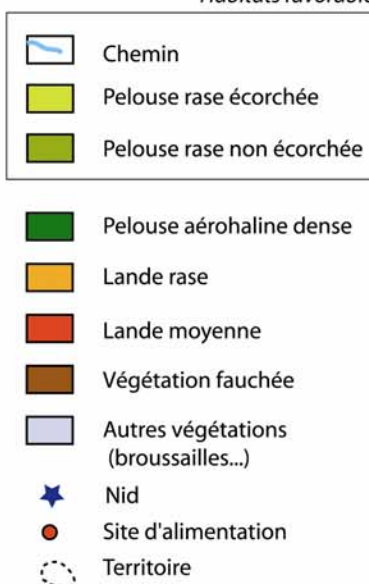
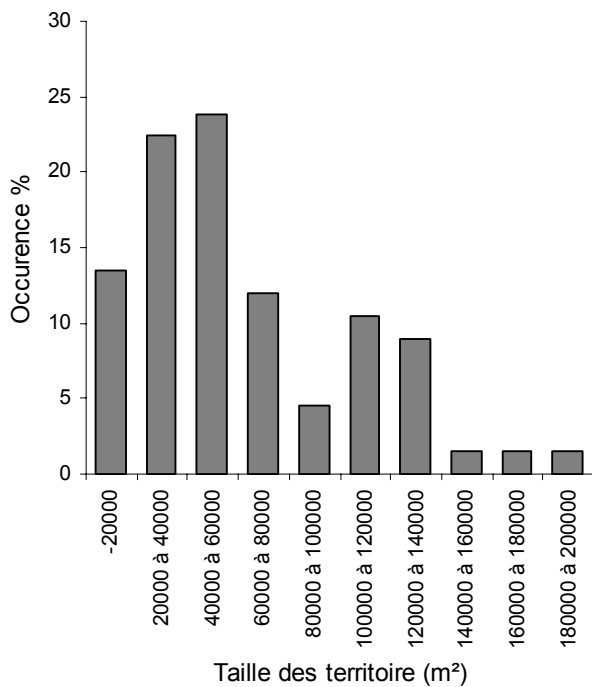
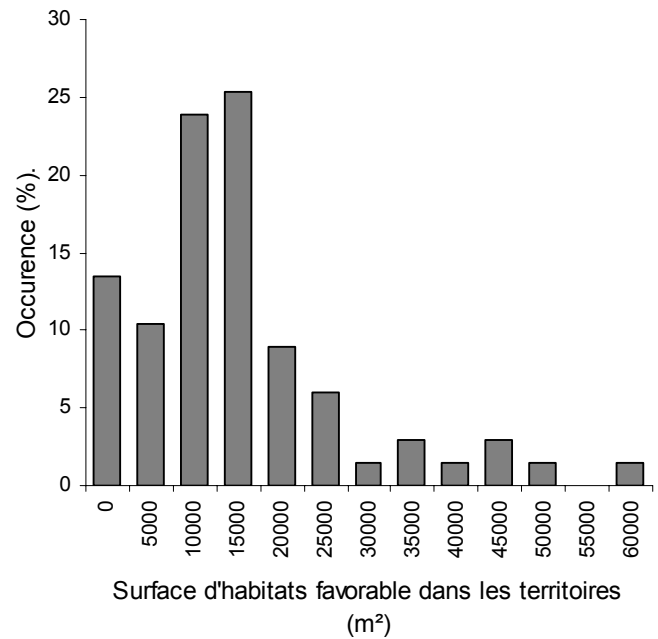


Figure I-9 : Variabilité observée entre les différents sites de reproduction

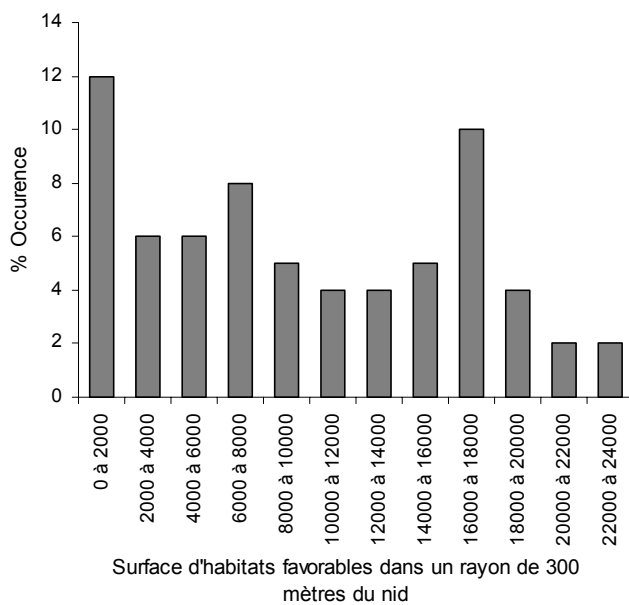
A Variabilité des surfaces des territoires.



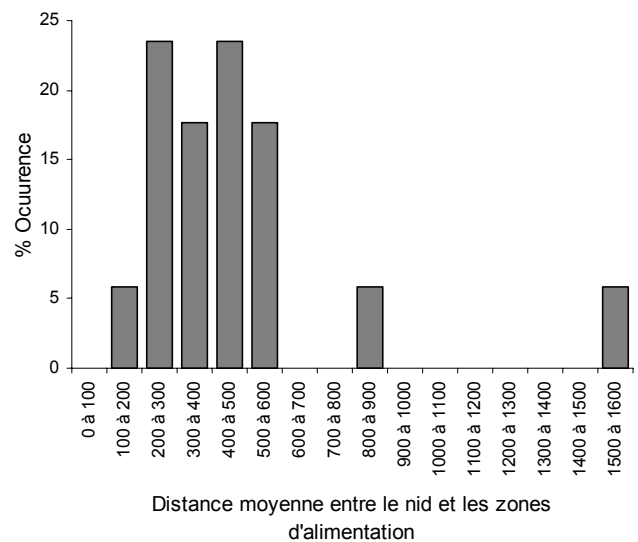
B Variabilité des surfaces d'habitats favorables au sein des territoires



C Variabilité des surfaces d'habitats favorables inclus dans les territoires et à 300 mètres du nid



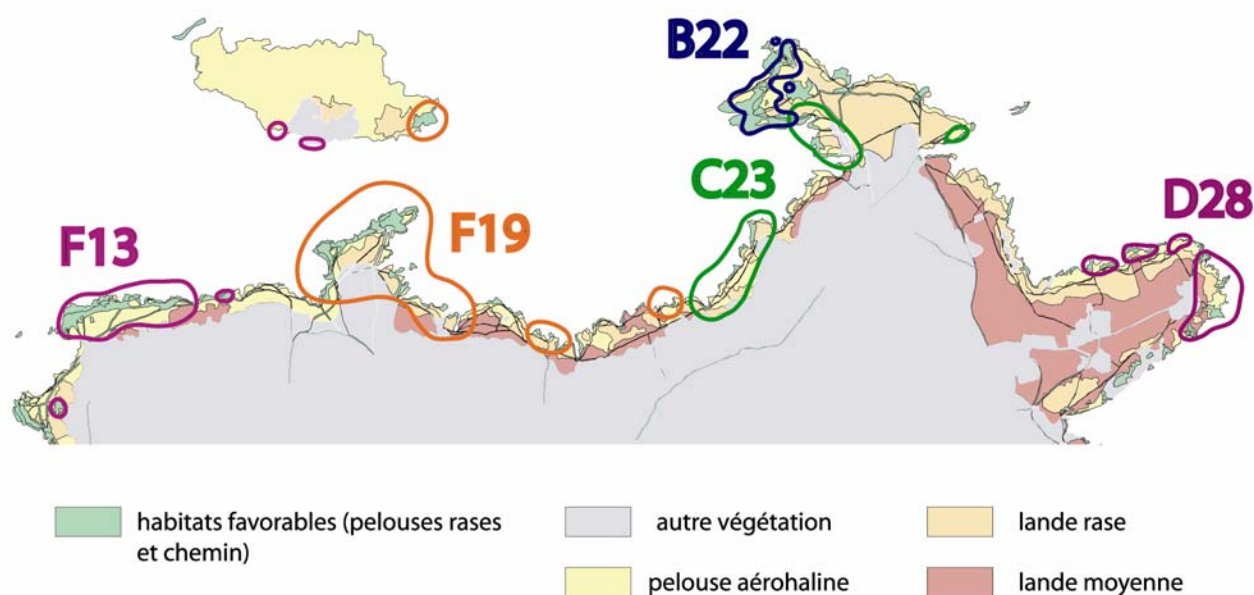
D Variabilité des distances moyennes entre sites d'alimentation et nid



La plus grande part des variations de succès reproducteur apparaît due à des variations entre sites¹, c'est-à-dire que certains sites produisent significativement plus que d'autres. Aucun effet « année » n'a pu être décelé², il n'y a pas au cours de cette période d'année significativement bonne ou mauvaise pour la reproduction des Craves.

La recherche des corrélations entre le succès reproducteur et les caractéristiques des territoires a été abordée sous deux angles : celle de la variabilité entre nids pour une même année (**variabilité inter-site** fig. I-10) et la variabilité entre années pour un nid donné (**variabilité intra-site** fig. I-11)

Figure I-10 : exemple de répartition de 5 territoires de la côte Nord d'Ouessant



Variabilité inter site :

La qualité des sites de reproduction représentés par les différents critères retenus n'influence pas significativement le succès reproducteur. En effet, ni l'ensemble des surfaces d'habitats présents dans le territoire³, ni l'ensemble des surfaces d'habitats favorables présents dans le territoire⁴, ni la distance moyenne entre le nid et les zones d'alimentation⁵, ni encore la surface d'habitats présente à proximité du nid (rayon de 300m)⁶ n'expliquent les variations du succès reproducteur entre les différents sites. Seule une faible corrélation positive est apparue entre les surfaces totales d'habitats favorables présents dans le territoire et le succès reproducteur.

¹ ANOVA $F_{16,45} = 3,37$; $P = 0,0006$

² ANOVA $F_{5,45} = 1,42$; $P = 0,23$

³ ANOVA ajustée à l'effet site et année $F_{1,65} = 3,22$; $P = 0,09$

⁴ ANOVA ajustée à l'effet site et année $F_{1,65} = 3,43$; $P = 0,07$

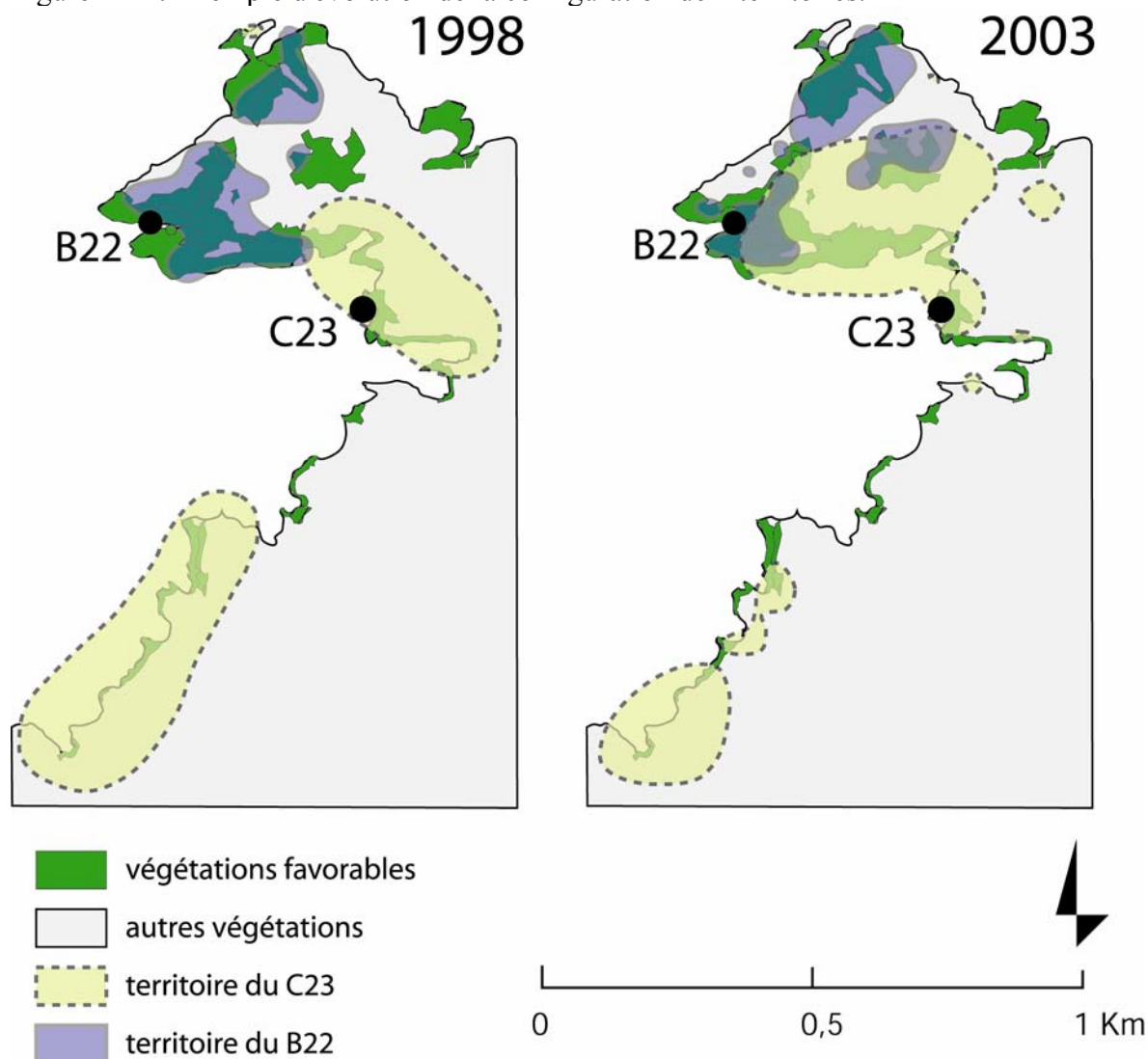
⁵ ANOVA ajustée à l'effet site et année $F_{1,65} = 0,97$; $P = 0,33$

⁶ ANOVA ajustée à l'effet site et année $F_{1,65} = 1,92$; $P = 0,18$

Variabilité intra-site

La végétation littorale n'évoluant pratiquement pas, au moins sur la période considérée, les changements inter-annuels d'occupation de l'espace pour un même site de reproduction sont principalement le fait de la disparition d'un couple voisin et de l'appropriation de nouvelles zones d'alimentation, ou le fait de changements de « dominance » et d'agressivité entre couples voisins (fig. I-11). On constate ainsi, à titre d'exemple, qu'en 1998 le couple occupant le nid C23 est "dominé" en termes d'agressivité par le couple du nid B22 et ne dispose que de 1,7 ha d'habitats favorables tandis qu'en 2003, le couple occupant le site C23 est "dominant" et dispose de 2,5 ha d'habitats favorables.

Figure I-11 : Exemple d'évolution de la configuration de 2 territoires.



Pour un même site, ni les variations inter-annuelles des surfaces totales présentes dans le territoire¹, ni les surfaces d'habitats favorables dans un territoire² ou les distances moyennes entre zone d'alimentation et nid³ n'influencent le succès reproducteur. En revanche, celui-ci est

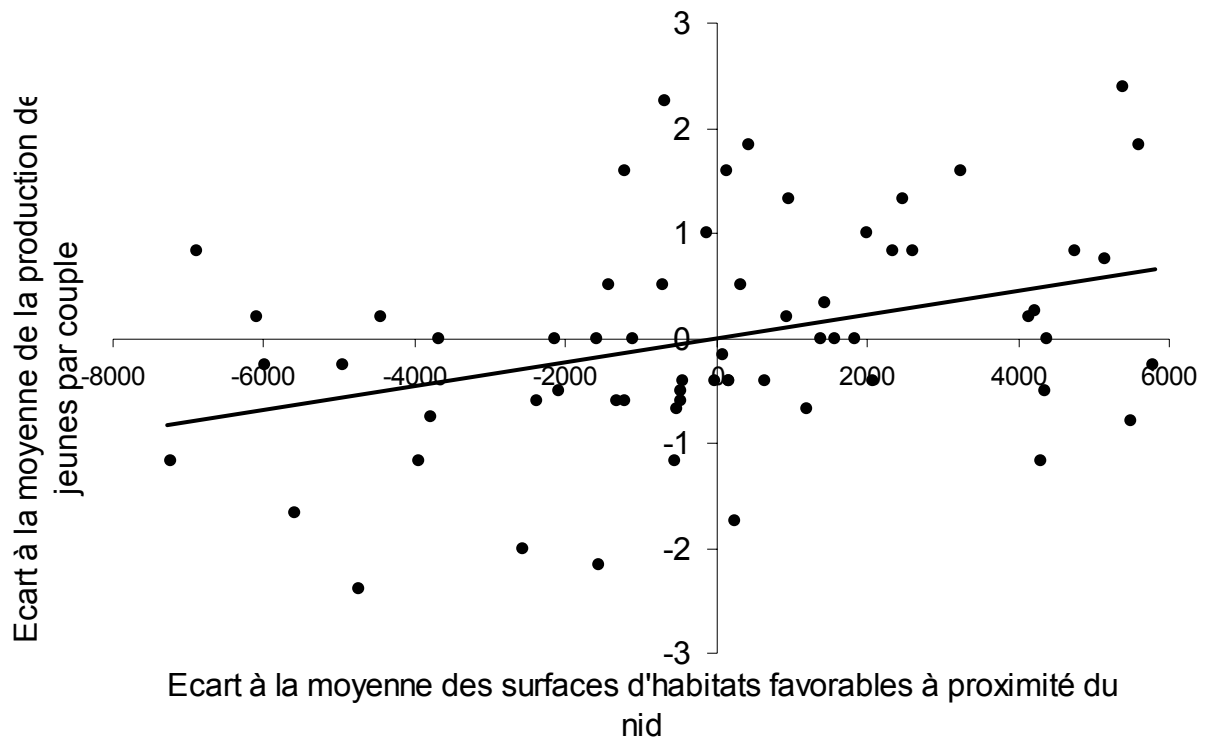
¹ ANOVA ajustée à l'effet site et année $F_{1,44} = 0,29$; $P = 0,59$

² ANOVA ajustée à l'effet site et année $F_{1,44} = 0,86$; $P = 0,35$

³ ANOVA ajustée à l'effet site et année $F_{1,44} = 0,01$; $P = 0,98$

influencé significativement⁴ par les variations de surface d'habitats favorables à proximité du nid (fig. I-12). La qualité du territoire, pour le Crave, apparaît être une combinaison de la quantité d'habitats favorables (surface de végétation de hauteur inférieure à 5cm) et de la distance au nid (rayon de 300 m). Au regard de la pente de cette corrélation (fig. I-12) il est attendu un poussin supplémentaire à l'envol par couple par hectare de végétation favorable supplémentaire dans un rayon de 300 mètres du nid.

Figure I-12 : Variabilité intra site de la production de jeunes en fonction des habitats favorables à proximité du nid.



Si, contrairement aux variations intra-sites, les variations inter-sites de surfaces d'habitats favorables à proximité du nid n'influencent pas significativement le succès reproducteur, elles sont cependant du même ordre de grandeur¹. La significativité élevée de l'effet site de reproduction sur le succès reproducteur par rapport à celui de l'effet "qualité" du territoire laisse envisager que la variable qualité n'est peut être pas décrite au mieux. La taille du buffer (300 mètres) n'est peut être pas la plus appropriée et on peut penser que la configuration du site face à des événements de prédation peut influencer également. Une autre hypothèse non exclusive est que d'autres variables non prises en compte telles que l'âge des femelles ou l'expérience du couple jouent un rôle important. Reid et al. (2003b) ont ainsi montré qu'il existait une relation entre l'âge des femelles de Crave et le succès reproducteur, ce dernier augmentant avec l'âge des femelles jusqu'à 12 ans. Un effet sénescence (diminution de la production) semble ensuite apparaître sur les dernières années de vie des oiseaux. Enfin, il existe peut-être des interactions entre ces variables (qualité des sites et qualité des couples) : Les couples expérimentés et âgés, qui ont une meilleure production, occupent peut-être aussi plus d'habitats favorables en raison par exemple de comportement de dominance exercés vis-à-vis de des voisins plus jeunes.

⁴ ANOVA ajustée à l'effet site et année $F_{1,44} = 4,36$; $P = 0,04$

¹ Respectivement $1,0 \pm 0,7$ SE poussin supplémentaire pour 10000 m² pour les variations intra-site et $1,4 \pm 0,7$ SE dans le cas des variations inter-site.

1.3. Ressources alimentaires et dynamique de population.

L'utilisation d'un type d'habitat pour l'alimentation peut résulter d'une sélection directe de la végétation, basée sur des critères spécifiques telle la hauteur, mais cette sélection peut également résulter d'un choix des espèces proies hébergées et de leur abondance. Ces deux hypothèses ne sont pas forcément exclusives : Certains habitats peuvent se révéler attractifs lorsque certaines proies y apparaissent ou inversement certaines proies peuvent être chassées lorsqu'elles colonisent certains types d'habitat. Enfin la sélection des habitats peut se faire aussi en fonction de la biomasse globale des proies hébergées. Au-delà de l'aspect descriptif, l'enjeu est là encore de réussir à mettre en évidence d'éventuelles relations entre communautés de proies et paramètres démographiques.

1.3.1 Régime alimentaire

Le Crave a été considéré comme exclusivement insectivore dans certaines études (Matvejev 1955, Meyer 1990, Rolfe 1966, Sanchez et al. 1996), alors que d'autres ont mis en évidence la consommation mixte d'insectes et de végétaux avec une prépondérance très marquée des insectes au printemps et en été et une composante végétale (notamment des céréales consommées sur des chaumes) plus conséquente en automne et hiver (Blanco et al. 1993, Goodwin 1986, McCracken et al. 1992, Meyer et al. 1994, Rolando & Laiolo 1995, Soler & Soler 1993, Warnes & Stroud 1989). Certains auteurs ont émis l'hypothèse que ces variations saisonnières étaient probablement liées à une diminution des disponibilités en proies en automne et hiver (Garcia-Dory 1983, Soler & Soler 1993). Plusieurs études ont par ailleurs révélé que le Crave pouvait se restreindre à un petit nombre d'espèces proies telles que les fourmis (Cowdy 1971), les puces de mer (Morgan 1971), les chenilles (Piersma and Bloksma 1987), les criquets (*Corthipus bruneus*) (Cotton 1980) et les abeilles solitaires (Clarke & Clarke 1995). Si chacune de ces études prise séparément souligne une ultra-spécialisation du régime du Crave, l'ensemble de ces études révèlent un spectre varié. L'aspect restreint du régime alimentaire dans certaines études est probablement lié à leur courte durée. Celles réalisées sur plusieurs saisons indiquent en effet une grande variabilité des proies en fonction des disponibilités (Bullock 1983, Garcia-Dory 1983, Laiolo and Rolando 1999, McCracken et al. 1992, Meyer et al. 1994, Soler and Soler 1993, Warnes and Stroud 1989).

La principale convergence des études relatives à son régime alimentaire est la mise en évidence de l'importance de la faune associée aux bouses, notamment du printemps à l'automne (Royaume-Uni/Pays de Galles Robert 1982, Robert 1983, Meyer et al. 1994 ; Royaume-Uni /Cornouaille : Meyer 1990 ; Royaume Unis/Ecosse : McCracken & Foster 1993, McCracken et al. 1992, Warnes 1982, Warnes & Stroud 1989 ; Italie/Alpes : Laiolo & Rolando 1999 ; Yougoslavie : Matvejev 1955). Le contexte ouessantin apparaît ici original, car du fait de la diminution du cheptel sur l'île, la population de Craves n'exploite pratiquement plus les zones pâturées qui peuvent héberger d'importantes populations de coprophages. Le régime alimentaire des Craves d'Ouessant est donc susceptible de présenter certaines originalités par rapport à celui de ceux étudiés dans d'autres localités. Quelles sont alors les espèces proies qui constituent la base du régime alimentaire ? Cette population de Craves est-elle plus dépendante que d'autres populations de l'abondance de certaines espèces ?

L'étude du régime alimentaire du Crave à Ouessant a été réalisée à partir de l'analyse de 437 fientes collectées tout au long de l'année, majoritairement en 1996. Ces fientes ont permis d'identifier 3905 invertébrés appartenant à 52 taxons.

Qualitativement, trois grandes périodes caractérisées par une composition différente du régime peuvent être distinguées [Article n° 5].

1) L'été et le début d'automne sont dominés par les fourmis (*Lasius flavus* et *Myrmica sabuleti*), aussi bien les adultes que les œufs, ainsi que par certains coléoptères tels que *Calathus melanocephalus*, *Steropus madidus*, *Amara aenea*.

2) A la fin de l'automne et durant l'hiver, les Craves se nourrissent principalement de larves de diptères Tipulidae, de quelques coléoptères tels que *Leistus fulvibarbis*, *Cymindis axillaris*, *Nebria brevicollis* dont certains coprophages : *Aphodius ssp*, *Onthophagus ssp*, *Thyphoeus thyphoeus*.

3) Le printemps est caractérisé par une grande variété de proies dont certaines présentent des périodes d'émergence relativement courtes telles que *Rhyzotrogus aestivus*, *Cetonia maura*, *Cetonia aurata* ou *Hister quadrimaculatus*. C'est également à cette période que les araignées sont consommées (*Trochosa terricola*, *Pardosa sp*).

Si la prédominance des coléoptères est conforme à la majorité des études menées sur plusieurs saisons, la très faible représentativité des coléoptères coprophages dans le régime des Craves à Ouessant tranche singulièrement avec ces même études, où ces coléoptères sont souvent majoritaires (McCracken et al. 1992, Meyer et al. 1994, Soler & Soler 1993, Warnes & Stroud 1989).

1.3.2 Sélection des proies

Les milieux sélectionnés par les Craves pour leur alimentation ont en commun une hauteur de végétation inférieure à 5 cm, mais ils possèdent peut-être également des caractéristiques particulières comme par exemple des biomasses attractives ou des abondances élevées de certaines proies.

Le Crave s'alimentant exclusivement au sol et principalement à vue, notamment au printemps, sur des espèces mobiles (araignées, fourmis, coléoptères carabiques...), des piégeages de type Barber ont été choisis pour fournir un indice de la biomasse des espèces proies dans les pelouses rases. Ces pièges d'interception sont en effet révélateurs de la densité-activité de la faune se déplaçant sur le sol. D'ailleurs une assez forte corrélation existe entre les résultats obtenus par des piégeages barbers et ceux obtenus par des méthodes directes d'estimation des densités¹. De janvier 1996 à janvier 1997, 19 stations de piégeage (3 stations en pelouses rases écorchées, 3 stations en pelouses rases non écorchées, 2 stations dans des chemins, 5 stations dans des landes rases, 2 stations dans des landes moyennes, 2 stations dans pelouses aérohalines et 2 stations dans des pâtures) composées chacune de 10 pièges, ont été relevées mensuellement. Au total 2169 pièges ont fonctionné, permettant la collecte de 33768 invertébrés. Un échantillon de chacun des taxons a été pesé (balance de précision) pour permettre d'étudier les variations de biomasse entre habitats et leurs variations mensuelles [Article n° 5].

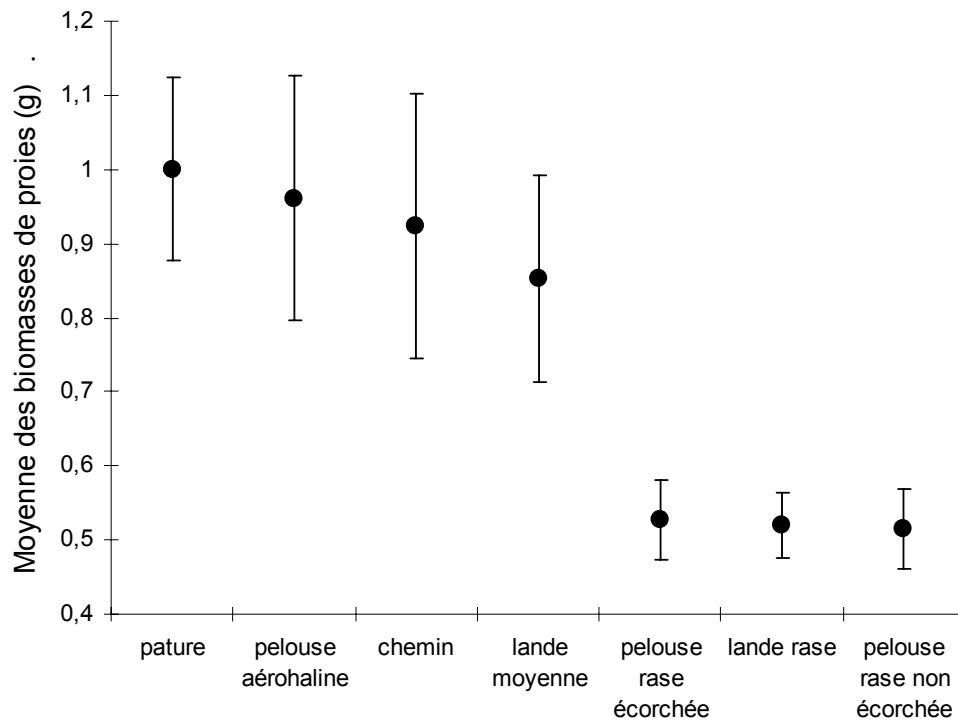
Si les fréquences mensuelles d'alimentation des Craves par carré sont fortement corrélées à la surface de milieux favorables présents dans les carrés suivis², elles n'apparaissent pas

¹ Comparaison entre les piégeages "Barbers" et des collectes exhaustive d'invertébrés réalisée sur des surfaces fixes (5 placettes échantillonnées une fois par mois de février à mai) : ANOVA $F_{1,14} = 5,59$; $P < 0,032$; $R^2 = 0,84$

² ANOVA ajustée à l'effet "biomasse" $F_{1,76} = 106,03$; $P < 0,0001$

corrélées aux biomasses de proies présentes dans ces milieux favorables aux Craves³. D'ailleurs les deux principaux milieux sélectionnés, c'est-à-dire les pelouses rases écorchées et non-écorchées, sont parmi les milieux hébergeant les plus faibles biomasses. Seuls les chemins ont des biomasses comparables aux pelouses aérohalines, pâtures et landes moyennes (fig. I-13).

Figure I-13 : Biomasse moyenne annuelle des proies par milieu.



Au delà de cette approche centrée sur les biomasses globales de proies, l'étude s'est focalisée sur les espèces consommées (tableau I-2). Paradoxalement, relativement peu d'espèces proies présentent leur maximum d'abondance dans les milieux sélectionnés par les Craves, à l'exception notable des larves des diptères Tipulidae. Celles-ci constituent un des taxons principaux du régime alimentaire (si on considère à la fois leur biomasse et leur occurrence dans les fientes) et sont très largement représentées dans l'ensemble des trois milieux sélectionnés. On serait donc tenté de conclure que c'est l'abondance des larves de tipules qui dirige le choix des Craves, mais comme elles sont présentes seulement sur une courte période de l'année (novembre à mars), elles ne peuvent a priori seules déterminer le choix des Craves vis-à-vis des habitats.

³ ANOVA ajustée à l'effet "milieu" $F_{1,76} = 1,32$; $P = 0,25$

Tableau I-2 : Occurrence des principales proies dans les différents milieux (les proies ont été classées par ordre d'importance c'est-à-dire en fonction de leur abondance dans les fientes pondérée par leur biomasse).

Proies	Habitats sélectionnés par les Craves				Habitats "évités" par les Craves			
	Abondance pondérée par la biomasse ¹	Chemin	Pelouse rase écorchée	Pelouse rase non écorchée	Lande rase	Pelouse aérohaline	Pâturage	Lande moyenne
Larve de Tipulidae	0,2463	14	13	40	1	3	1	1
<i>Typhoeus typhoeus</i>	0,0604	7	1	1	4	7	11	1
<i>Rhyzotrogilus aestivus</i>	0,0271	5	2	1	0	8	2	1
<i>Geotrupes pyrenaeus</i>	0,0207	0	0	1	1	4	6	1
<i>Adelocera murina</i>	0,0165	21	17	15	2	26	17	1
Lombric	0,0149	93	12	9	6	65	13	1
<i>Nalassus laevioctocriatus</i>	0,0136	6	6	11	25	15	0	3
<i>Ocypus olens</i>	0,0130	10	9	15	5	33	17	10
<i>Steropus madidus</i>	0,0110	20	13	11	30	47	43	53
Araignées	0,0098	607	530	302	6	904	752	898
<i>Hister quadrimaculatus</i>	0,0096	1	51	12	0	1	1	0
<i>Cetonia morio</i>	0,0089	0	1	0	1	4	0	0
<i>Lithobius forficatus</i>	0,0069	125	45	35	68	34	64	218
Larve de coléoptère	0,0068	68	62	47	8	124	252	19
<i>Lasius flavus</i>	0,0066	386	918	241	64	285	86	487
<i>Cucurliionidae</i>	0,0055	54	73	69	24	11	107	52
<i>Cetonia aurata</i>	0,0041	1	1	1	0	6	0	0
<i>Aphodius ssp</i>	0,0035	67	21	33	0	1	205	0
<i>Philonthus intermedius</i>	0,0023	56	65	48	5	45	63	10
<i>Calathus melanocephala</i>	0,0021	2	4	33	0	0	0	0
<i>Onthophagus sp</i>	0,0017	0	2	1	1	0	18	0
<i>Athous haemorrhoidalis</i>	0,0015	3	1	1	4	4	6	1
<i>Cylindroiulus latestriatus</i>	0,0015	29	27	58	21	25	7	115
<i>Forficula auricularia</i>	0,0012	0	22	10	0	0	0	0
<i>Amara aenea</i>	0,0012	25	97	62	1	5	9	0
<i>Agriotes gr-lineatus</i>	0,0011	24	16	12	1	28	18	12

¹ Abondance pondérée par la biomasse : $\sum [\text{Moyenne mensuelle des effectifs des proies } i \times \text{biomasse de la proie } i]$
Les chiffres en gras correspondent aux maximums d'abondance

Le cas des *Aphodius ssp*, coléoptères coprophages, est également révélateur d'une sélection de l'habitat basée en priorité sur la structure de végétation. En effet les *Aphodius* sont considérés par plusieurs études (McCracken *et al.* 1992, McCracken & Foster 1993, Meyer *et al.* 1994, Warnes & Stroud 1989) comme des espèces proies majeures dans le régime alimentaire du Crave : Ils apparaissent toute l'année parfois avec une occurrence de plus de 90 %. La plupart des espèces concernées ici sont inféodées aux pâturages. A Ouessant, les *Aphodius* ne sont consommés qu'en faible quantité et essentiellement l'hiver. A titre d'exemple, ils ne représentent durant cette période que 4 % des proies avec une occurrence mensuelle moyenne de 17 %. Sur l'île, les moutons sont à l'attache dans des prairies intérieures au printemps et l'été (fig. I-14), mais sont en divagation en automne et en hiver, période de vaine pâture. A cette période, une partie des troupeaux fréquente alors le littoral (fig. I-14) notamment les pelouses rases et les chemins. Les *Aphodius* coléoptères coprophages "vont" là où se trouvent leur ressources et sont ainsi justement trouvés dans ces habitats en automne et en hiver alors qu'ils sont surtout présents, et ce en abondance, dans les pâtures le reste de l'année (fig. I-15). Or ce n'est que lorsque les *Aphodius* sont présents dans les habitats ras qu'ils sont consommés, les Craves n'allant pas les chercher le reste de l'année dans les pâtures intérieures de l'île (fig. I-15).

Figure I-14: Habitats fréquentés par les Craves (haut) et zones pâturées (bas, Source: données issue du programme IFB, Kerbiriou C., Roué E. et Rouan M. relevés de 2004).

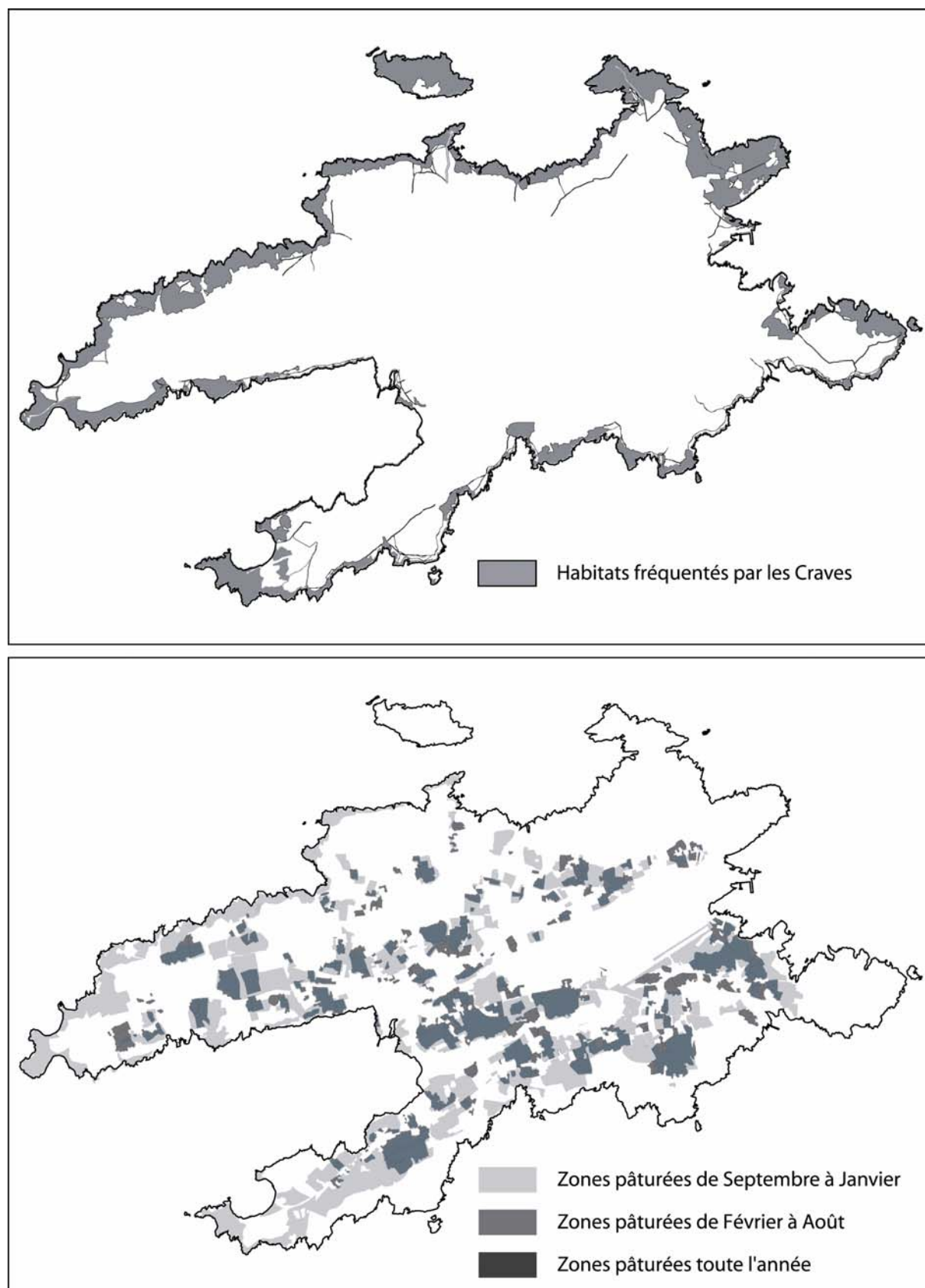
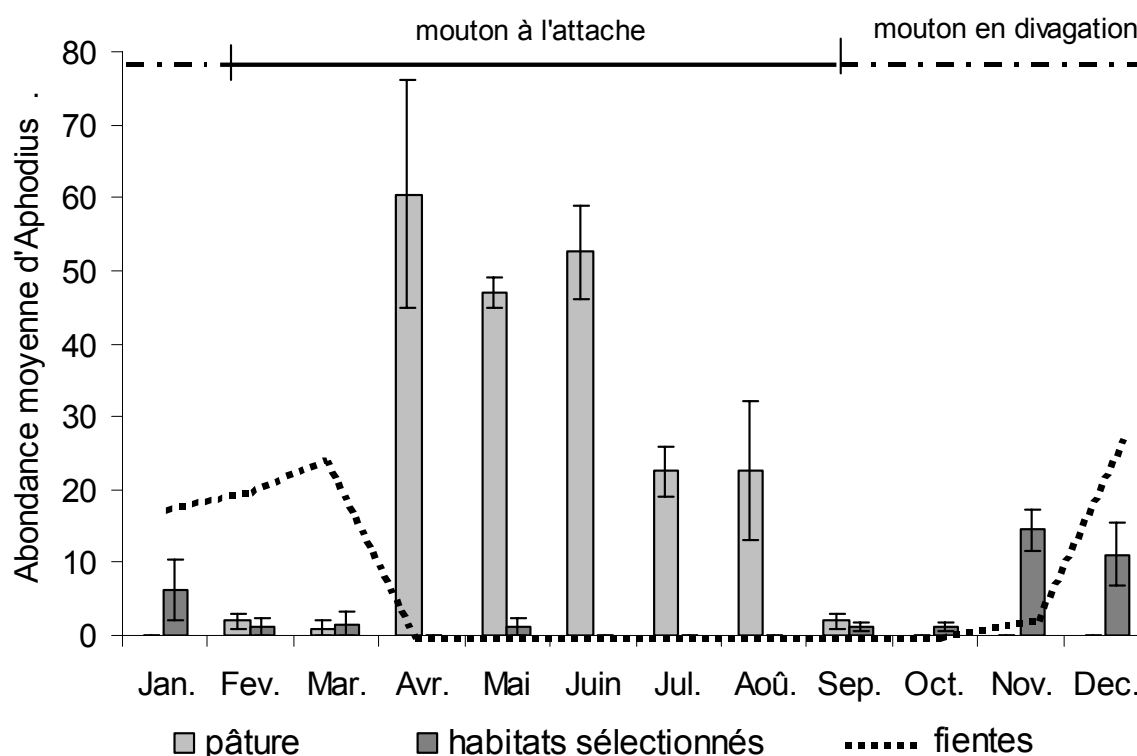


Figure I-15 : Abondance des *Aphodius* dans le régime alimentaire du Crave (fientes) dans les différents milieux.



1.3.3 Biomasse d'invertébrés et succès reproducteur.

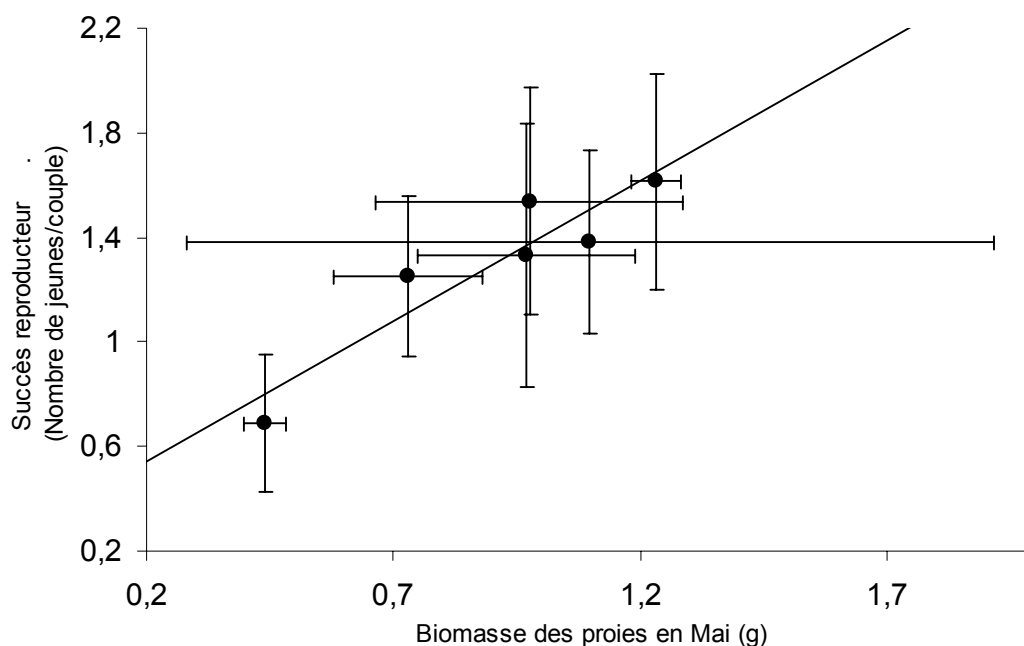
Au-delà de l'aspect descriptif, aucune information n'était jusqu'à présent disponible sur d'éventuelles relations entre communautés de proies et paramètres démographiques. Pourtant lorsque la disponibilité des ressources alimentaires est susceptible d'être limitante, un des premiers paramètres démographiques pouvant être affectés est la production de jeunes (Uttley 1994, Monaghan et al 1989, Ricklefs & Schew 1994).

Entre 1996 et 2003, cinq années ont ainsi fait l'objet d'un piégeage standardisé au mois de mai, dans l'objectif de fournir un indicateur des biomasses de proies disponibles [Article n° 5]. Et sur cette même période, l'ensemble des couples nicheurs de l'île a été suivi pour obtenir le succès reproducteur (nombre de jeunes à l'envol par couple).

Au cours de cette période, le succès reproducteur annuel a varié entre 0,69 à 1,62 jeunes à l'envol par couple. Il apparaît influencé par les variations de biomasse des proies du mois de mai¹ (fig. I-16).

¹ ANOVA ajustée aux effets "année" et "site de reproduction" $F_{1,4} = 22,60$, $P = 0,009$

Figure I-16 : Relation entre la biomasse des proies en mai et le succès reproducteur



L'augmentation du nombre de jeunes produits en fonction des ressources alimentaires apparaît relativement prévisible et ce type de résultat est observé chez de nombreuses espèces (Ricklefs & Schew 1994).

Il aurait été plus intéressant d'établir d'éventuelles relations entre certaines proies du mois de mai et le succès reproducteur. Existe-t-il des proies dont les fluctuations influencent le succès reproducteur des Craves ? Cette approche pourrait constituer une autre clé d'entrée dans la réflexion sur les impacts des changements d'usages ou sur les propositions de gestion. Malheureusement aucun des principaux groupes de proies (coléoptères¹, araignées², fourmis³) ne semble l'influencer.

1.3.4 Survie juvénile et biomasse d'invertébrés

Une autre relation a priori évidente entre les communautés de proies et les paramètres démographiques est celle qui unit survie des individus et ressources alimentaires. On peut s'attendre assez logiquement à ce que les survies soient plus faibles lorsque les disponibilités en proies s'amenuisent. Il est même possible que la relation entre succès reproducteur et biomasse au mois de mai implique, en grande partie, la survie des poussins au nid. En effet, le succès reproducteur, c'est-à-dire le nombre de jeunes à l'envol, dépend de la productivité de la femelle, de la qualité de la ponte et de la survie des poussins au nid jusqu'à l'envol. Or en mai, la plupart des couvées a éclos [Article n° 3]. Il est également logique d'envisager l'hypothèse que la disponibilité des proies et les conditions physiologiques des parents influencent les survies des individus volant (Nager et al. 2004, Naef-Daenzer et al. 2001).

¹ ANOVA $F_{1,4} = 0,49$, $P = 0,52$

² ANOVA $F_{1,4} = 2,18$, $P = 0,21$

³ ANOVA $F_{1,4} = 1,94$, $P = 0,24$

Chez le Crave, Reid et ses collaborateurs (2003a) ont pu mettre en évidence que la survie lors de la première année et la seconde année était conditionnée par le succès reproducteur de l'année de naissance : plus il y a de jeunes produits une année, plus leur survie sera élevée lors de leur première et leur deuxième année d'existence. Le succès reproducteur est considéré par ces auteurs comme un indice de la qualité des conditions environnementales. Par contre, aucune relation directe n'a pu être établie entre les fluctuations de biomasse de proies et les survies, probablement en raison de la difficulté d'obtenir de tels jeux de données : il faudrait alors pour chaque mois les biomasses disponibles et les survies de ces mêmes mois. Cela nécessite soit de connaître exactement l'effectif de la population chaque mois ou de connaître l'histoire de vie de suffisamment d'individus. De plus, des problèmes d'indépendance des données peuvent survenir : la mortalité d'oiseaux à un mois donné peut résulter d'une sous alimentation sur une période précédente de plusieurs mois.

Ne disposant que de jeux de données assez réduits aussi bien en termes de fluctuation des biomasses de proies que des survies des oiseaux, cette partie de l'étude est essentiellement qualitative.

Seul un faible nombre d'oiseaux adultes étant suivi individuellement chaque année, l'étude s'est portée sur la survie des jeunes oiseaux dans leur première année. Sur la période 1998-2003, 73 poussins à l'envol ont été marqués à l'aide de marques individualisées, ce qui représente 67 % des jeunes produits sur cette période. Ces oiseaux ont fait l'objet d'un suivi régulier tout au long de l'année (2500 relectures sur la période). Les survies mensuelles ont été estimées à l'aide de programme de Capture-Marquage-Recapture et du modèle "known-fate" pour lequel l'hypothèse sous-jacente considère que les histoires de vie sont parfaitement connues, c'est-à-dire que la probabilité de détecter un individu sur l'intervalle de temps considéré, ici le mois, est de 1 [Article n° 5]. En effet, au cours de cette période, aucun oiseau de première année n'a été observé après plus de 30 jours de non-observation. De plus les événements de dispersion en dehors d'Ouessant sont particulièrement rares et sont caractérisés par une forte détectabilité [Article n° 3]. Les biomasses mensuelles des proies sur le cycle annuel ont été estimées à l'aide de pièges Barber (6 stations en 1996 et 1 en 1997, [Article n° 5]).

La disponibilité en proies au cours de l'année 1996 varie au cours des mois¹ : la biomasse de proies culmine au printemps et décroît ensuite pour atteindre son plus faible niveau en novembre et décembre (fig. I-16). Un patron similaire a pu être observé en 1997 (fig. I-16). Les survies mensuelles varient également au cours des mois : deux périodes cruciales peuvent être identifiées : une en août, où la survie atteint son plus bas niveau (0,57) et une en novembre et décembre (respectivement 0,80 et 0,68). Le reste de l'année, les survies mensuelles sont comprises entre 0,95 et 1.

Les survies les plus faibles sont observées au cours de la période où les biomasses sont les plus faibles (juillet à décembre), les survies comparativement élevées des mois de juillet, septembre et octobre laissent penser que la biomasse n'est pas la seule explication. Si les biomasses de novembre et décembre sont les plus faibles de l'année, la différence avec celles de septembre et octobre n'explique cependant pas une telle différence de survie. Une hypothèse complémentaire réside peut-être dans le type des proies cherché à cette période : Les Craves qui s'alimentent une large partie de l'année de proies très mobiles au sol, doivent à cette période compléter leur régime alimentaire en changeant de technique de chasse pour capturer des proies de type fouisseur (coléoptères coprophages et larves de coléoptère et de diptère Tipulidae). Les

¹ ANOVA $F_{11,55} = 7,23$; $P < 0,0001$

jeunes inexpérimentés sont peut-être alors plus vulnérables à de tels changements de pratique d'alimentation. août est aussi une période critique puisque c'est également le moment où la plupart des jeunes s'émancipent [Article n° 3]. De plus, il s'agit d'un mois où l'essentiel du régime alimentaire repose sur un faible nombre de proies, très majoritairement des fourmis et quelques coléoptères [Article n° 5]. Enfin, c'est encore au cours de ce mois que les Craves subissent un important dérangement touristique (cf. chapitre II).

Figure I-17 : Variation mensuelle des biomasses de proies en 1996 (cercle noirs, 6 stations) et 1997 (cercle blancs, 1 station).

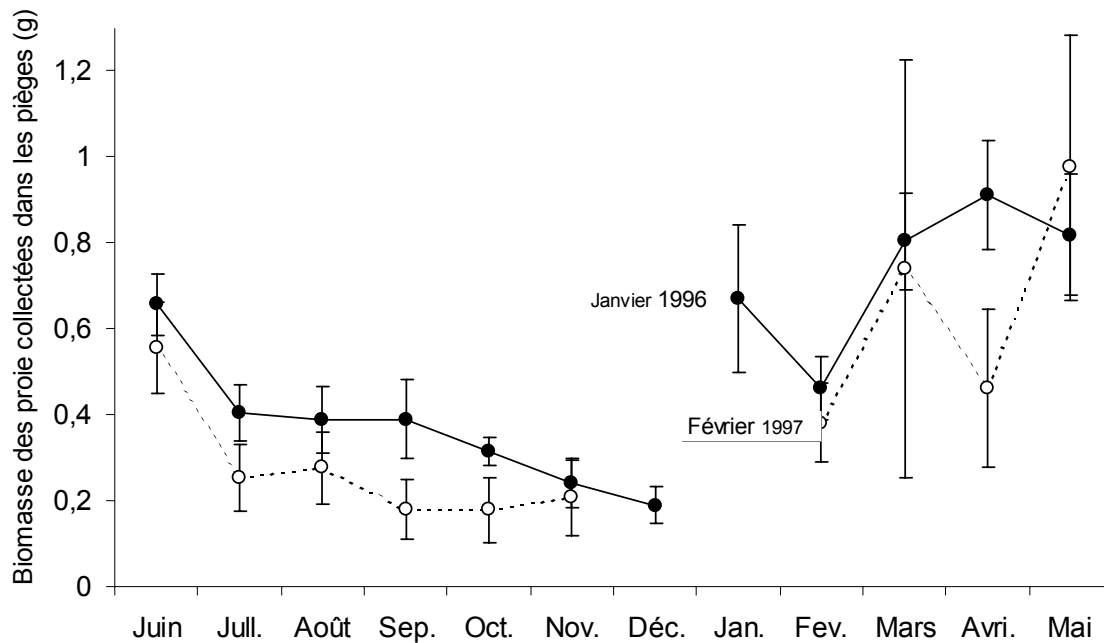
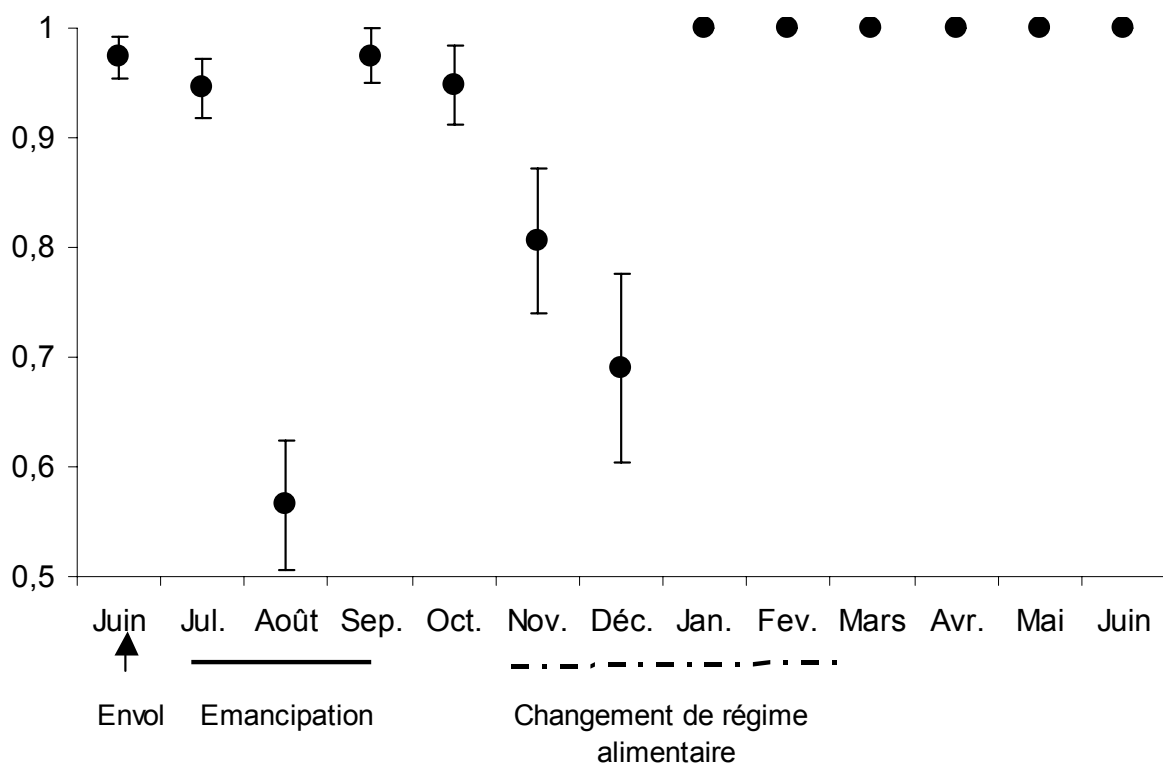


Figure I-18 : Survie mensuelle des Craves au cours de leur première année, période 1998-2003 $n = 73$.



Conclusions du chapitre I

Le Crave apparaît nettement comme une espèce spécialiste dont le principal critère de sélection de l'habitat semble être la hauteur de végétation, avant même l'abondance de certaines proies ou leurs biomasses globales. En période de reproduction, la distance au nid s'ajoute à ce critère de sélection.

Cette forte spécialisation explique en grande partie la non-utilisation des pâtures sur Ouessant, habitat pourtant considéré comme prioritaire pour cette espèce dans la majorité des études. Les prairies ouessantines, actuellement sous-pâturées, sont caractérisées par une hauteur de végétation généralement supérieure à 10 cm, ce qui les rend peu attractives.

Cette sélection individuelle a des répercussions fortes à l'échelle de la population, puisque la **conjonction des ressources** (quantité et distribution spatiale des sites de reproduction et des zones d'alimentation) et **des exigences** (taille du territoire, sélection des zones d'alimentation proches) ont pour conséquence une non-optimisation des ressources disponibles. En considérant uniquement l'étendue des surfaces d'habitats favorables et les exigences des couples reproducteurs en termes de territoire alimentaire, la population actuelle est en effet inférieure à ce qui était attendu.

Plus que la qualité du territoire, le site de reproduction influence nettement le succès reproducteur. Cette observation pourrait s'expliquer par deux hypothèses :

- La variable qualité a pu ne pas être décrite au mieux,
- D'autres variables non prises en compte peuvent jouer un rôle important sur le succès reproducteur (âges des femelles, expérience du couple, événements climatiques, biomasses de proies etc...).

L'ensemble de ces variables explicatives n'a pu être intégré à ces analyses compte tenu de leur non-disponibilité (cas des histoires de vie des couples) ou de la non-synchronisation des relevés (cas des estimations de biomasses de mai pour lesquelles à peine la moitié des relevés ont été réalisés la même année que celle des suivis d'occupation territoriale).

En revanche, en termes de biologie de la conservation et dans un contexte de changements d'usage des sols et de l'espace, le fait que certains critères de l'habitat influencent la dynamique de population ouvre des perspectives en termes d'évaluation de scénarios d'évolution des populations ou encore d'évaluation de l'efficacité de propositions de gestion. En effet, en considérant les potentialités de gestion, on s'aperçoit qu'il existe, dans un rayon de 300 mètres autour des nids, des surfaces relativement importantes¹ de milieux non utilisés par les Craves, comme des pâtures en cours d'enfrichement ou des broussailles qui pourraient être gérées pour améliorer la production de jeunes.

La relation entre habitats favorables et succès reproducteur est ainsi utilisée comme élément clé de la réflexion autour des scénarios d'évolution de la population développés dans les chapitres suivants.

¹ en moyenne $65571 \text{ m}^2 \pm 9912 \text{ SE}$ soit 48% des surfaces présentes à proximité du nid.



CHAPITRE II

Impact de l'enrichissement sur la dynamique de population



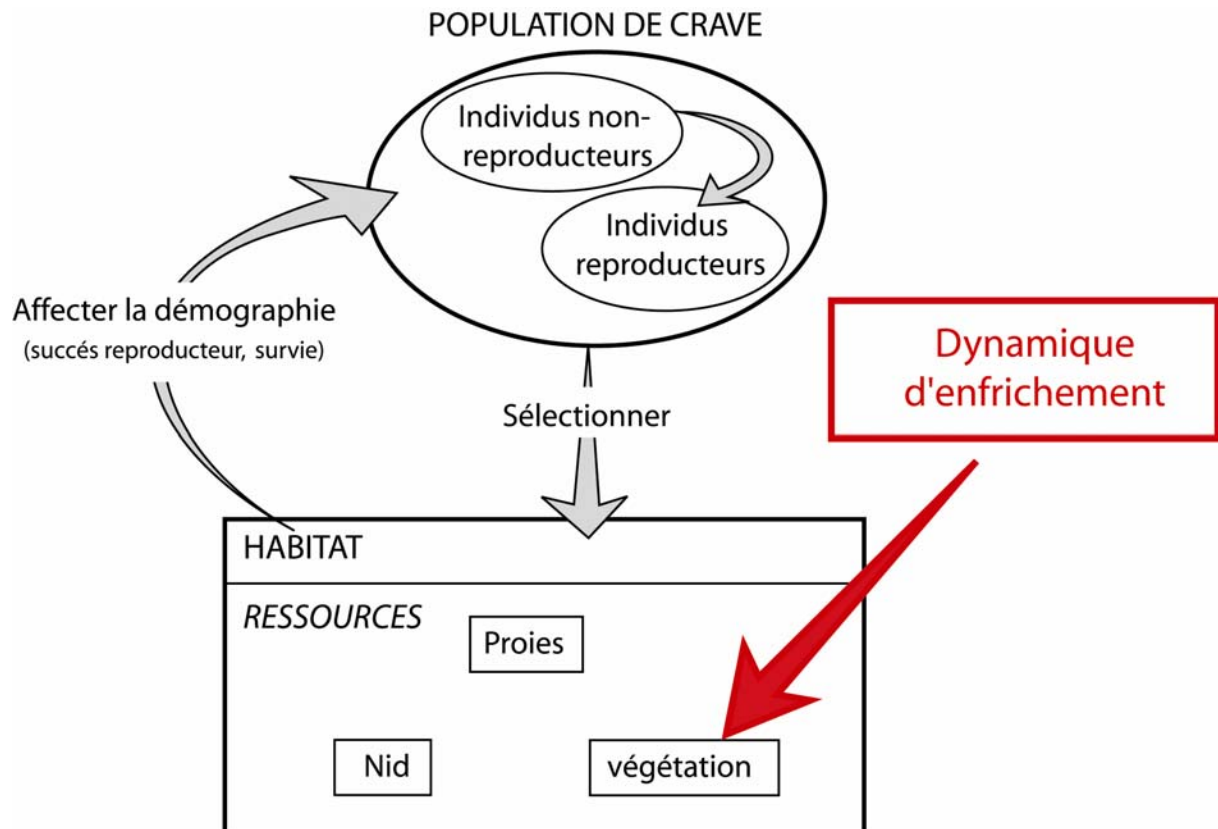
Photos Cédric Caïn

La modélisation réalisée dans ce chapitre ainsi que les chapitres suivants a été réalisée en collaboration avec Alexandre Robert (Maître de Conférences unité CERSP / Muséum National d'Histoire Naturelle)

Impact de l'enfrichement sur la dynamique de population

Plusieurs études ont souligné l'importance des pratiques agro-pastorales, notamment du pâturage des prairies permanentes, pour le maintien de certaines communautés d'oiseaux (Bignal et al. 1996, Lailoloet al. 2004) et notamment pour le Crave (Bignal et al. 1996, Blanco et al. 1998, Mc Cracken et al. 1992, Robertson et al. 1995, Rolando et al. 1994, Madders et al. 1998, Warnes 1982, Whithead et al. 2005). Les changements de pratiques agricoles tels l'intensification ou l'abandon du pâturage des prairies peu productives ont été avancés comme causes principales de déclin à large échelle des populations (Blanco et al. 1998, Dendaletche 1991, Garcia-Dory 1989, Mc Cracken *et al.* 1992, Meyer *et al.* 1994, Rolfe 1966, [Article n°1]). Ainsi, les dynamiques des populations sont-elles souvent mises en parallèle avec la pression de pâturage (Berrow et al. 1993, Bullock et al. 1983, Cook et al. 2001, Cullen 1989, Owen 1989, McCanch 2000).

Dans ce chapitre, nous tentons de retracer l'impact qu'a pu avoir l'enfrichement sur la population de Craves d'Ouessant au cours des 50 dernières années, au travers d'une approche corrélatrice et modélisatrice. Puis dans un second temps, nous tentons d'évaluer l'impact que pourrait avoir la poursuite de la dynamique d'enfrichement dans le futur.



2.1 Relation entre évolution de l'enfrichement et dynamique de la population de Craves sur Ouessant au cours des 50 dernières années.

Si l'installation de friches à fougères et de ronces sur des secteurs autrefois favorables à l'espèce constitue une perte indéniable de superficie d'alimentation, le passage d'une prairie très pâturée et rase à une prairie moins pâturée et plus haute (hauteur de végétation >5 cm), constitue également une perte en termes de zone d'alimentation. Or, les données historiques disponibles (Cartes Géoréférencées de 1952 à 2002 dans le SIG Ouessant) n'intègrent pas ce seuil des 5 cm, excepté pour 2002. Un des objectifs de ce chapitre a donc été de reconstituer l'état (hauteur) des prairies par le passé en prenant en compte la charge de bétail, les surfaces pâturées et la productivité relative de ces prairies. L'objectif au final ici étant de tenter de mettre en relation l'état des populations par le passé et les disponibilités potentielles des habitats favorables des Craves à ces mêmes périodes.

2.1.1 Evaluation de l'entretien des pâtures

2.1.1.1 Estimation de la charge de bétail.

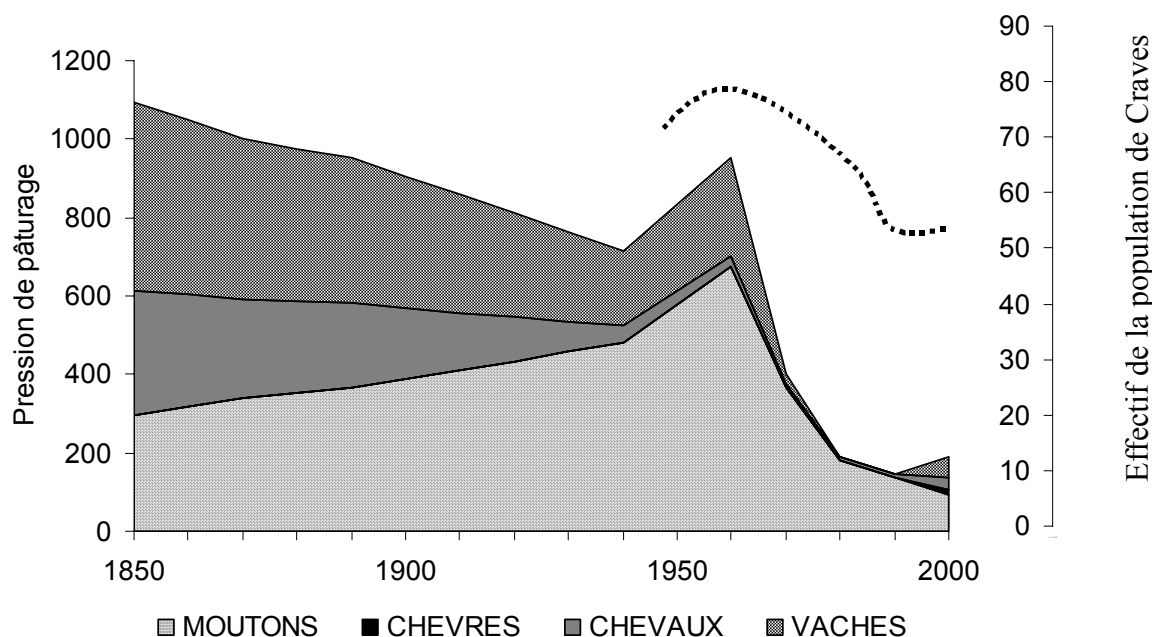
Afin d'évaluer l'impact du bétail sur la dynamique de végétation à l'échelle de l'île, nous avons ramené les effectifs de chaque catégorie de bétail (Francoual 1993, Péron 1997), dans une même unité appelée « l'Unité Gros Bovins » (UGB). Cette mesure classiquement utilisée en agronomie permet entre autres de calculer la charge globale d'un cheptel même si celui présente de l'hétérogénéité en termes d'espèces ou de classes d'âge. La valeur de référence de cette échelle est la vache adulte à qui on attribue la valeur 1. Cette échelle d'équivalence prend en compte le métabolisme global de chaque catégorie de bétail. Par exemple un mouton dont le poids est 12 fois inférieur à celui d'une vache, équivaut cependant à 0,15 UGB. Ces valeurs sont valables pour les races classiques actuelles. Des équivalences ont donc été adaptées pour les races naines rustiques qui étaient présentes autrefois sur l'île¹. Après l'intégration des différentes catégories de bétail à l'aide de l'échelle UGB, nous présentons cette charge globale en Kilogrammes de gros bovin vif (1 UGB = 1000 Kg vif), car c'est cette unité qui est utilisée dans la réflexion sur les capacités de charge des prairies (chapitre 2.1.1.3).

2.1.1.2 Evaluation de la pression de pâturage

Une deuxième étape a consisté à évaluer la pression de pâturage en pondérant cette consommation primaire par les surfaces de pâturage disponibles sur l'île. Celles-ci ont globalement peu évolué puisque depuis la moitié du XIX^{ème} siècle (fig II-2), elles occupent environ un tiers de la superficie de l'île. La taille du cheptel ayant été nettement réduite, la diminution de la pression de pâturage s'est révélée particulièrement forte, notamment entre 1965 et 1980 (fig. II-1).

¹ L'ancienne race de mouton "le ouessant" a été évaluée à 0,05 UGB et la vache pie noire naine à 0,56 UGB, travail réalisé en collaboration avec Mr Jean Sergent responsable des races rustiques au PNRA.

Figure II-1 : Evolution de la pression de pâturage (poids vif en Kg) et de la population de Crave (ligne pointillée).



2.1.1.3 Estimation des capacités de charge des prairies sur l'île d'Ouessant.

Il est important d'évaluer les capacités de charge de ces prairies si l'on souhaite faire le lien entre pression de pâturage et dynamique d'enfrichement. Cette estimation a donc été réalisée à l'aide de l'indice empirique des Valeurs Pastorales (Daget & Poissonet 1971, Daget & Poissonet 1991). Cet indice permet, à partir de la composition floristique (espèces et recouvrements associés), de prédire la charge d'entretien d'une prairie. Lorsque la pression de pâturage est supérieure à cette charge d'entretien, la prairie risque d'être sur-pâturée, inversement une pression de pâturage inférieure à cet indice se traduit en général par l'enfrichement.

Sur Ouessant, deux types de prairies ont été distinguées : Celles se développant à proximité du littoral, dans lesquelles peuvent être incluses les pelouses aérohalines, sont dominées par les fétuques (*Festuca gr. rubra*) et l'agrostis (*Agrostis stolonifera maritima*). Les prairies intérieures sont dominées par le dactyle (*Dactylus glomerata*), l'ivraie (*Lolium perenne*), la houlque (*Holcus lanatus*), la flouve (*Anthoxanthum odoratum*) et le trèfle rampant (*Trifolium repens*). Compte tenu de leur Valeur Pastorale, les prairies littorales ($n = 26$ relevés botaniques) présenteraient une charge d'entretien de l'ordre de 350 Kg de poids vif / ha tandis que des prairies intérieures ($n = 227$ relevés botaniques) une charge d'entretien de l'ordre de 560-750 Kg de poids vif/ha. Cette différence de "production primaire" était attendue car les pelouses littorales sont majoritairement installées sur des rankers d'érosion, sols plus pauvres que les sols bruns acides humifères sur lesquels sont présentes les prairies intérieures (Gourmelon et al. 1995). Ces valeurs estimées sont "raisonnables" de l'avis de trois référents locaux : Mr Jean-Yves Moigne, ingénieur agronome sur Ouessant, Mr Joël Le Person, éleveur de vaches sur Ouessant et Mr Jean-Jacques Rault, agriculteur.

A partir de 1965, la pression de pâturage se révèle inférieure à la charge d'entretien notamment pour les prairies intérieures. La dynamique d'enfrichement observée à cette période corrobore ce constat. Avant 1960 en revanche, la pression de pâturage est nettement supérieure à la charge d'entretien, ce qui suggère qu'à cette période, les pâtures devaient se trouver en situation de "sur-pâturage" et de fait présenter un faciès particulièrement ras, ce qui correspond assez bien aux documents photographiques de l'époque (Péron 1997). L'ensemble des pâtures à cette époque peut donc être considéré comme ras et favorable aux Craves. Le patron d'évolution de la population de Craves est d'ailleurs assez semblable à celui de la pression de pâturage (fig. II-1).

Estimation de la Valeur Pastorale et de la Charge d'entretien (d'après Daget & Poissonet 1991)

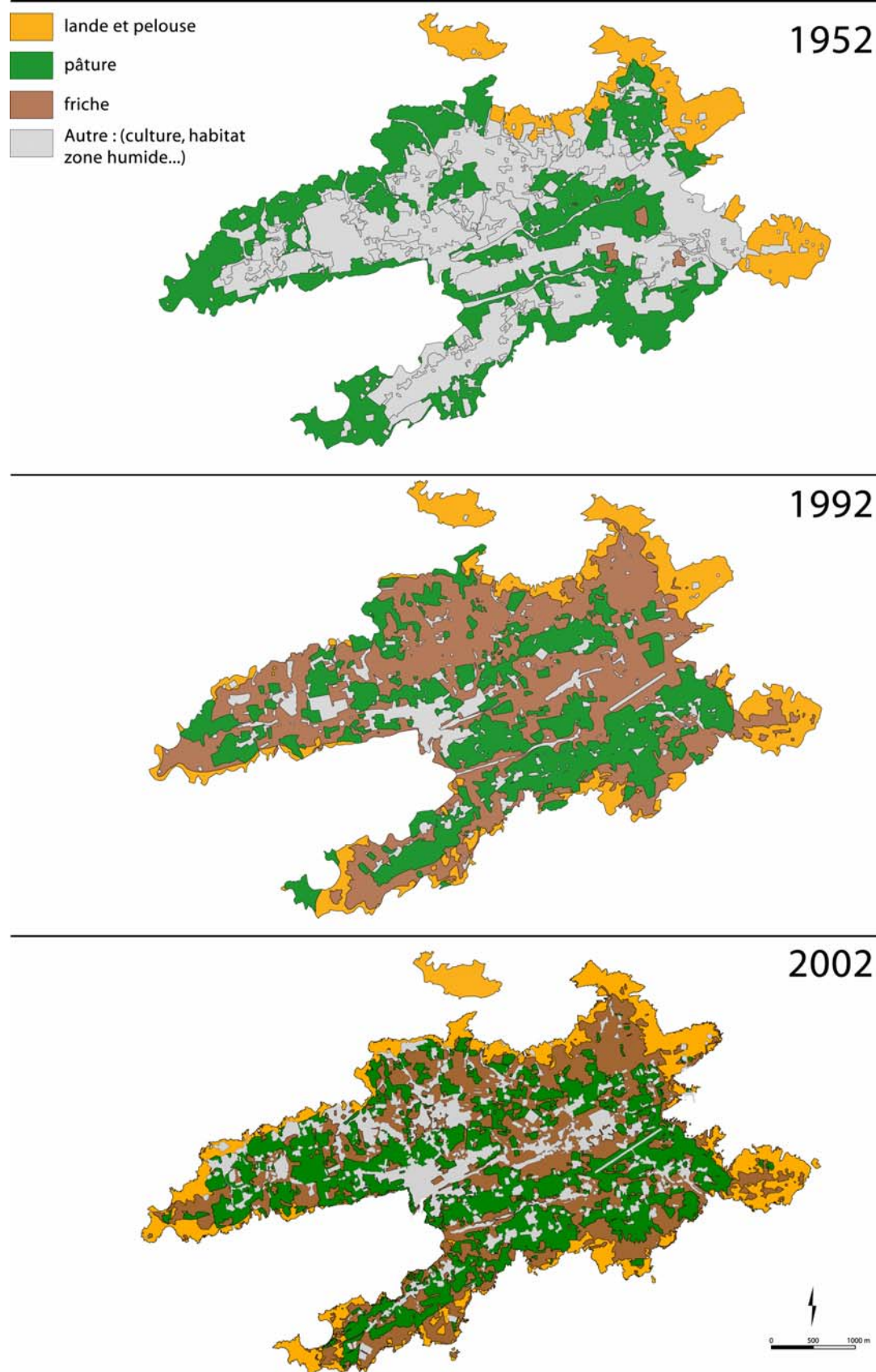
Sur une station homogène, on attribue aux espèces une estimation de leur recouvrement (V_c) de 1 à 5 (**1** : recouvrement < 5% ; **2** : 5% < recouvrement < 25% ; **3** : 25% < recouvrement < 50% ; **4** : 50% < recouvrement < 75% ; **5** : recouvrement > 75%). Les principales espèces prairiales sont caractérisées par un indice spécifique (I_s) qui traduit leur valeur fourragère. Cet indice va de 5 pour les très bonnes fourragères à 0 pour les non fourragères.

Valeur Pastorale (VP) d'une prairie: $VP = \sum_{i=1} (V_{c_i} * I_{s_i}) / 5$.

L'intérêt des Valeurs Pastorales est qu'elles permettent d'obtenir une estimation du chargement animal que la prairie peut supporter.

Chargement d'entretien = $4380 * (VP/n)$ (en Kg de poids vif par ha par saison, avec n le nombre de jours de pâturage)

Figure II-2 : Evolution de la répartition spatiale et des superficies des pâtures, friches et landes sur Ouessant en 1952, 1992 et 2002 (d'après Gourmelon et al. 1995 et données issues du programme IFB : Kerbiriou C., Roué E. et Rouan M. 2004)



2.1.2 Evaluation de l'impact des pratiques pastorales passées sur la population de Craves

2.1.2.1 Impact potentiel du pâturage côtier sur le succès reproducteur

En 1950, l'intégralité de la frange littorale est pâturée intensivement (fig II-2). Ces pâtures constituent un habitat, que nous avons considéré comme favorable pour le Crave. En utilisant la distribution des pâtures sur l'île en 1952 et la relation établie entre les surfaces d'habitats favorables à proximité du nid et la production des femelles (chapitre 1.2.2), on obtient pour cette période une productivité moyenne des couples de **3,1 jeunes/couple**. Cette évaluation apparaissant peu réaliste, notamment au vu de la littérature (cf. tableau 2, Chapitre modèle biologique), nous avons retenu une valeur plus réaliste de **2 jeunes/couple** correspondant à celle observée à Islay, une île présentant une assez forte pression de pâturage (Reid et al 2003a).

2.1.2.2 Constitution du modèle

Pour dépasser ce simple constat de similitude entre pression de pâturage et dynamique de population, nous avons construit un modèle démographique dont le but est :

- d'évaluer l'impact probablement positif qu'a dû avoir le pâturage côtier.
- d'envisager des hypothèses d'évolution de la population dans un contexte d'enfrichement
- d'apporter des éléments de réflexion pour l'élaboration de mesures de gestion.

Deux versions du modèle de dynamique des populations ont été déclinées:

- **Un modèle déterministe matriciel** structuré en âge (Caswell 2001) (**MDM**, Logiciel ULM Legendre & Clobert 1995) pour étudier les propriétés de la population à l'équilibre sans régulation, ni stochasticité démographique ou environnementale (Cycle de vie Fig II-3).
- **Un Modèle Individu Centré (MIC)** basé sur un cycle de vie femelle, **pour** étudier les effets de la stochasticité liés aux faibles effectifs reproducteurs, les effets de la limitation du nombre de sites de reproduction et de la stochasticité environnementale. Ce type de modèle permet une description complète de tous les individus [sexe, âge, statut reproducteur (Fig. II-3, tab. I-1 ; **[Article n° 7]**).

Figure II-3 : Cycle de vie modélisé. **Fécondité** : $F_i = P_i \times \alpha_i$ où P_i correspond au succès reproducteur moyen des femelles d'âge i et α_i au sexe ratio primaire ($\alpha_i = 0,5$). **Survie** : S_i qui correspond à la probabilité de survie entre l'âge i et $i+1$

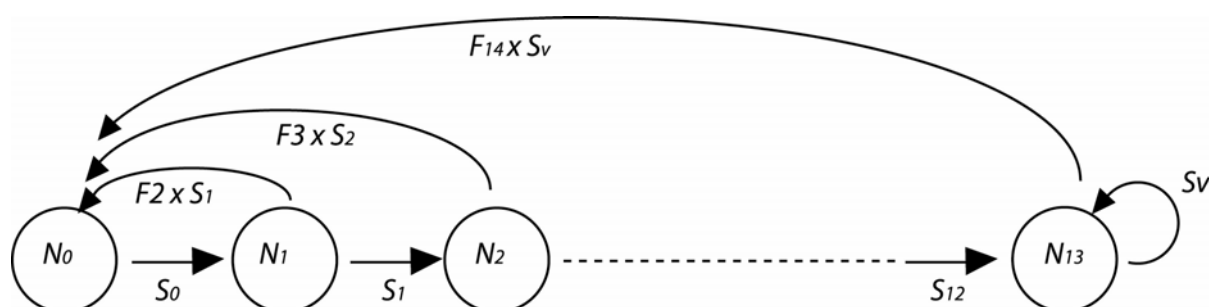


Tableau II-1 : Paramétrage du modèle

Paramètre	Estimation	Référence
Survie des oiseaux de 1 ^{ère} année S_0 ¹	$S_0 = 0,32$ ou $S_0 = 0,4$	Cette étude Reids et al. 2003a
Survie des oiseaux de 2 ans (S_I)	$S_I = 0,82$	Cette étude ³
Survie des oiseaux de 3 à 13 ans (S_2 à S_{12})	S_2 à $S_{12} = 0,82$	Reids et al. 2003b ⁴
Survie des oiseaux de plus de 13 ans (S_v)	$S_v = 0,27$	Reids et al. 2003b
Nombre moyen de jeunes à l'envol/couple	<i>Variable selon les scénarios</i>	Cette étude, Reids et al. 2003a
Taille de la population initiale (après reproduction)	55	Cette étude
Nombre maximum de sites de reproduction	13	Cette étude
Structure initiale de la population	Obtenue à l'aide du modèle matriciel : classe d'âge à l'équilibre, en utilisant le même cycle de vie et mêmes paramètres	Cette étude

Cinq scénarios ont été simulés (2500 simulations) sur une période de 50 ans.

- **Scénario A** : La production de jeunes (nombre de jeunes à l'envol) dépend des habitats tels qu'ils sont répartis actuellement. Aucune dynamique de végétation n'est considérée (survie 1ère année $S_0 = 0,32$ et nombre moyen de jeunes à l'envol par couple $F = 1,6$).
- **Scénario B** : Le littoral est pâturé intensivement et la production est de **3,1 jeunes/couples**, conformément à ce qui a été calculé précédemment (2.1.2.1). Deux variantes sont considérées :
 - **B1**, la survie des oiseaux de première année est de 0,32 comme actuellement,
 - **B2**, la survie serait de 0,40 comme à Islay (Reid et al. 2003a) selon l'hypothèse par exemple que les habitats favorables supplémentaires favoriseraient également la survie des jeunes oiseaux.
- **Scénario C** : Identique au précédent, exceptée la production de jeunes pour laquelle la valeur plus réaliste de **2 jeunes/couples** est retenue. Deux variantes sont également considérées
 - **C1**, la survie des oiseaux de première année est de 0,32,
 - **C2**, la survie serait de 0,40.

¹ Dans la modélisation matricielle, la valeur S_0 est fixe ($S_0 = 0,32$); dans le Modèle Individus Centré, S_0 ne peut être inférieur à 0,1 (valeur minimale déjà observée) en partant de l'hypothèse qu'il reste toujours quelques petites zones sans dérangement touristique comme l'île Keller.

³ Cette valeur concorde avec les premières approximations des survies d'oiseaux de 2 ans à Ouessant et correspond à celle des oiseaux de 3 à 12 ans. Il n'y a donc pas eu de différence entre les oiseaux de 2 ans et ceux de 3 à 12 ans contrairement à l'étude de Reid et al. (2003b).

⁴ Dans l'étude de Reid et al. (2003a), la survie des oiseaux âgés de 3 à 12 ans varie de 0,63 à 0,95 avec une moyenne de $0,80 \pm 0,01$. Nous avons retenu la valeur 0,82 identique à celle des oiseaux de 2 ans.

Tableau II-2 : Taux d'accroissement de la population à l'équilibre (λ calculé à partir du modèle matriciel), effectif de la population et probabilité d'extinction (calculés à partir du modèle individu centré) selon les différents scénarios

Scénario	S_0	F	λ	Taille de population moyenne à 50 ans ¹ , pour les trajectoires non-éteintes	Taux d'extinction cumulé sur 50 ans (Ex)
A	0,32	1,6	1,012	56,3	Ex = 0,0001
B1	0,32	3,1	1,165	109,7	Ex < 0,0001
B2	0,4	3,1	1,230	127,3	Ex < 0,0001
C1	0,32	2	1,058	70,4	Ex = 0,0001
C2	0,4	2	1,109	83,1	Ex < 0,0001

Le modèle matriciel estime pour le scénario **A** un taux d'accroissement annuel faible de 1% alors que le Modèle Individu Centré prédit une stabilité dès le départ (effectif de 55 individus à l'initialisation et 56 individus, 50 ans après : tableau II-2). Cette légère différence entre les deux modèles est attendue compte tenu de la variabilité qu'implique le modèle MIC, surtout pour d'aussi petits effectifs. La prédiction d'une population relativement stable correspond assez bien à la situation actuelle (stabilité sur les 15 dernières années).

Dans les deux scénarios (**B & C**) qui tentent de modéliser la situation en 1950, avec des habitats favorables en abondance et donc une productivité forte, la différence entre les deux modèles est plus élevée : Le modèle matriciel (qui n'intègre pas de limitation de sites) prévoit un fort taux d'accroissement annuel (jusqu'à 23 %) alors qu'avec le modèle MIC, la limitation des sites implique une stabilisation de la population respectivement à 110, 127, 70 et 83 individus pour les scénarios B1, B2 C1 et C2 (tableau II-2). Le scénario C qui considère une fécondité plus réaliste (2 jeunes/couple) prédit une taille de population en accord avec les observations réalisées à cette époque [Article n°1 & 2].

Le Modèle Individu Centré construit à l'aide d'hypothèses fortes, telles la limitation des sites de reproduction et une relation entre succès reproducteur et habitat (décrite dans le chapitre I), semble prédire assez bien les observations réalisées dans le contexte actuel ou passé. Le pâturage côtier a ainsi par le passé fortement contribué à maintenir une population à un niveau très élevé, population comportant alors une part importante de non reproducteurs. L'apparente concordance entre les observations et les sorties de ce modèle nous permettent d'envisager ce modèle pour explorer le devenir de cette population dans un contexte de dynamique d'enfrichement susceptible de se poursuivre.

¹ L'ensemble des simulations se stabilisent après 15 ans du fait de la régulation.

2.2 Dynamique actuelle d'enfrichement et devenir de la population

2.2.1 Evaluation de la dynamique d'enfrichement actuelle et future

Le taux d'enfrichement actuel, calculé sur la période 1992 à 2002, apparaît nettement moindre comparé à celui de la période 1952-1992 (Gourmelon et al. 1995 ; et données issues du programme IFB). De l'ordre de 0,5 %, il est presque 10 fois inférieur à celui estimé sur la période 1952-1992. Un net ralentissement de la dynamique d'enfrichement semble avoir lieu. Les surfaces d'habitats littoraux, parmi lesquels figurent les habitats du Crave, ont de la même façon peu évolué sur cette décennie (18 % de la superficie totale, données issues du programme IFB). Il ne nous a malheureusement pas été possible d'estimer l'évolution des habitats réellement favorables, dans la mesure où nous ne disposons pas d'informations sur la superficie initiale des formations rases. Les prairies pâturées, pour majorité, intérieures et sous pâturées, ne constituent donc désormais que très rarement des habitats favorables au Crave. La dynamique d'enfrichement des habitats littoraux et plus particulièrement des habitats favorables à l'espèce est donc sans doute actuellement à peine décelable. L'incertitude sur l'impact actuel et futur de l'enfrichement sur les habitats du Crave demeure ainsi élevée.

2.2.2 Viabilité de la population de Crave dans un contexte d'enfrichement.

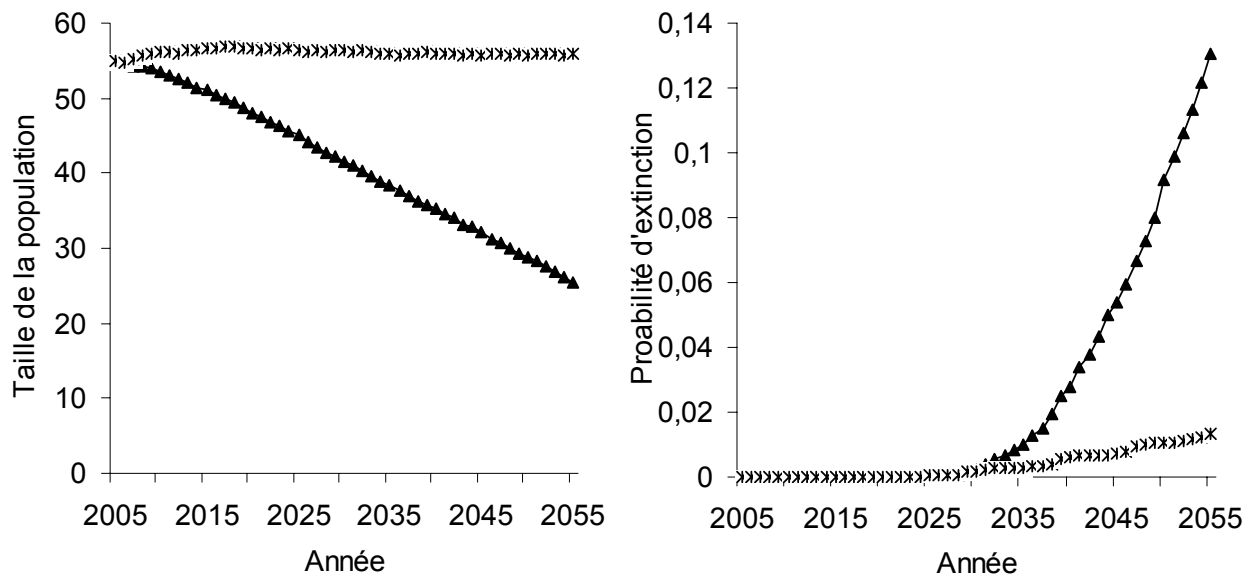
Pour tenter d'évaluer l'impact potentiel futur de l'enfrichement sur la dynamique de population, de nouvelles simulations ont utilisé le Modèle Individu Centré développé précédemment. Deux scénarios ont été envisagés et comparés :

- **Scénario A**, dans lequel le succès reproducteur est considéré comme fixe ($F=1,6$ jeunes à l'envol/couple). Se basant sur le fait que les habitats littoraux aurait en fait peu évolué entre 1992-2002, on considère qu'il en sera de même dans l'avenir et donc que le taux de fécondité n'en sera pas affecté.

- **Scénario B** "catastrophique " intégrant une baisse de la fécondité de **0,5 %** chaque année. Dans ce cas, on considère en effet que le taux actuel (1992-2002) d'enfrichement à l'échelle de l'île se traduit directement par la perte d'habitats favorables et que par conséquent, le taux de fécondité étant lié à la superficie d'habitats favorables, celui-ci diminue de 0,5 % par an (voir chapitre 1.2.2).

Dans les deux scénarios, la survie 1^{ère} année est égale à 0,32 (S_0 0.32).

Figure II-4 : Taille moyenne des populations non éteintes et probabilités d'extinction cumulées en fonction des scénarios. Scénario A (*), Scénario B (▲). [Itérations = 2500 ; $N_0 = 55$; la structure d'âge à l'initialisation correspond à la structure d'âge stable matricielle]



Le scénario **A** prédit ainsi au terme de 50 ans une stabilité de la population proche de l'effectif initial, avec une probabilité d'extinction de l'ordre de 1 %. A l'inverse, le scénario **B** prévoit une chute des effectifs, passant de 50 individus à seulement 25 en un demi-siècle. Dans ce cas, la probabilité d'extinction de cette population atteint 13 % (fig. II-3).

Conclusions du chapitre II

La dynamique d'enfrichement depuis 1950 est sans doute en très large partie responsable de la diminution de la population de Craves sur Ouessant. Le phénomène a eu d'autant plus d'effet que la diminution de pression de pâturage s'est combinée à un glissement des pâtures, des zones littorales peu productives aux zones intérieures aux conditions édaphiques plus favorables. Entre 1952 et 1992, la dynamique d'enfrichement a ainsi été particulièrement forte (taux annuel de 2 à 5 % selon les zones et habitats) : Les friches se sont installées sur près de 45 % des prairies de 1952, pour la plupart littorales et favorables au Crave (fig. I-4 et fig. II-2 ; Gourmelon et al. 1995). Dans le même laps de temps, les cultures ont progressivement été remplacées par des prairies. 60 % de celles-ci occupent désormais les emplacements de ces anciennes cultures aux sols plus profonds et plus riches. mais plus productives, elles nécessiteraient une pression de pâturage plus importante pour être maintenues rases et se révèlent donc aujourd'hui inutilisées par les Craves.

Les pertes d'habitats favorables au Crave consécutive au processus d'enfrichement sont donc considérables : zones enfrichées, prairies insuffisamment entretenues en cours d'enfrichement, et prairies à la pression de pâturage trop faible pour le maintien d'une végétation rase. En 2002, seuls 3 % des pâtures demeurent favorables aux Craves alors que la quasi-totalité d'entre elles l'était potentiellement en 1952. Les prédictions du Modèle Individu Centré semblent cohérentes avec les observations : la taille de population prédite pour les années 50 est de l'ordre de 80 individus, ce qui était effectivement le cas (chapitre Modèle Biologique, fig. 13) et la stabilité de la population prédite dans le contexte actuel (stabilité de l'enfrichement) correspond à ce qui est observé sur la période 1995-2005.

Si l'enfrichement continue à avoir un impact en termes de perte d'habitats favorables au Crave au même rythme que la progression actuelle de la friche sur l'ensemble de l'île, la population aura alors nettement tendance à diminuer et le risque d'extinction cumulé à 50 ans commencera à devenir sensible (13 %).

A ce stade, l'intérêt du modèle dans une approche prospective reste limité simplement par manque de données (taux d'enfrichement actuel et futur). Répondre à la question du maintien de la population de Craves dans ce contexte d'enfrichement actuel impliquerait deux approches :

- L'une, quantitative, consisterait par exemple à mesurer la réelle évolution des habitats favorables. La cartographie fine mise en place en 2000 constitue en ce sens une base qu'il serait nécessaire de mettre à jour périodiquement.
- L'autre, qualitative, consisterait à prendre en compte les acteurs locaux. En effet, les incertitudes pesant sur l'évolution de l'élevage ouessantins sont grandes : La pression de pâturage est actuellement assurée à 50 % par un élevage ovin traditionnel familial (une centaine de familles), qui se révèle déclinant, en relation notamment avec la dynamique de la population ouessantine. De plus, de nouvelles pratiques apparaissent, comme les enclos qui réduisent l'importance de la pression de pâturage lors de la vaine pâture et donc particulièrement sur les milieux littoraux. Aujourd'hui, 28 % de la pression de pâturage est assurée par un troupeau de vaches, 16 % par les chevaux du centre équestre. Or, autrefois chevaux et vaches n'étaient présents qu'à l'unité au sein des familles, mais leur présence ne repose désormais que sur quelques personnes pour lesquelles se pose à court terme la question d'un renouvellement

(retraite). Enfin, 6 % de la pression de pâturage est enfin assurée par les chèvres, une pratique nouvelle apparue il y a une dizaine d'années...

Ces aspects qualitatifs sont abordés au travers d'un Système Multi Agents au chapitre V.

Enfin, si l'incertitude semble importante à ce stade, l'enfrichement n'est qu'un des facteurs pouvant influencer la dynamique de population de Crave. La fréquentation touristique, au travers du dérangement (chapitre III) ou du piétinement des habitats côtiers (chapitre IV), est susceptible d'avoir des impacts importants.

C'est ainsi la mise en parallèle de l'ensemble de ces facteurs (chapitre V) qui pourrait permettre de mettre en lumière les zones d'incertitude et de hiérarchiser l'impact de ces différents facteurs.



CHAPITRE III

Limitation de l'accès aux ressources
occasionnée par la fréquentation touristique
estivale et son impact sur la dynamique de
population



Certains éléments de ce chapitre ont fait l'objet**d'une communication orale**

Kerbiriou C., Julliard R., Le Viol I. & Gourmelon F. 2002 Tourism Impact on an endangered coastal chough population. Society for conservation biology 16th annual meeting, University of kent, Angleterre 14th-19 july 2002.

d'une soumission pour publication :**Article n°6**

Kerbiriou, C., Le Viol, I., Gourmelon, F. & Julliard, R., Tourism in Biosphere Reserves can threaten protected populations. Part I: individual response of Choughs (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) to tourist disturbance. Soumis à *Biological Conservation*

Article n°7

Kerbiriou, C., Le Viol, I., Robert, A., Gourmelon, F., Porcher, E. & Julliard, R., Tourism in Biosphere Reserves can threaten protected populations. Part II: population viability. Soumis à *Biological Conservation*

Limitation de l'accès aux ressources occasionnée par la fréquentation touristique estivale et son impact sur la dynamique de population

Bien souvent, la désignation d'espaces protégés favorise le développement d'un Eco-tourisme qui peut générer de nouvelles ressources pour un développement durable de zones à faible activité économique (Buckley 2003, Ceballos Lascrain 1991, Epler Wood 1996, Guerrero & Munoz 2002, IUCN, DFID and European Commission 2002, U.S. Congress 1992). Cependant, la mise en place d'un cadre légal pour la protection de ces espaces s'est souvent faite sans considérer l'accès et l'hébergement des visiteurs (Ashton 1991, Boo 1990) et sans évaluer leurs impacts sur les espèces et leurs milieux (Buckley 2000, Buckley 2003, Kelly et al 2002, Saltz et al 2002, Taylor & Knight 2002).

Lorsque les impacts de la fréquentation sont aussi flagrants que ceux par exemple du dérangement d'oiseaux marins coloniaux, entraînant une diminution du succès reproducteur (Carney & Sydeman 1999) et allant même parfois jusqu'à l'échec complet de la colonie (Morris & Hunter 1976), la réponse apportée a pu être la création de réserves intégrales (Réserve des Sept Iles, Réserve du Banc d'Arguin). mais face aux fortes pressions sociales et économiques qui s'exercent en faveur du développement du tourisme dans les aires protégées, l'objectif d'une perturbation nulle n'est généralement pas accepté.

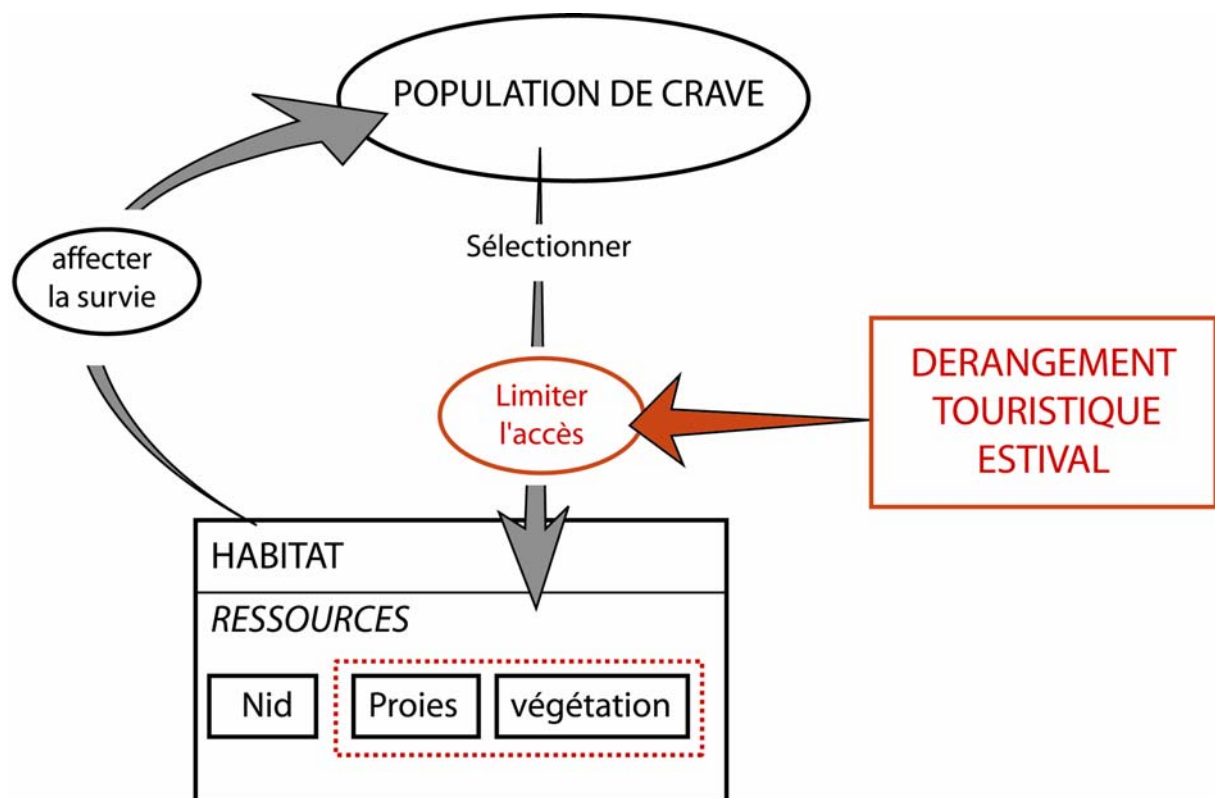
Le biologiste de la conservation doit alors être en mesure d'évaluer le niveau de perturbation qui peut être toléré par les espèces, mais aussi les possibilités de mesures compensatoires à mettre en place dans le but d'assurer la viabilité des populations concernées. Cependant, dans la majorité des études portant sur l'impact du tourisme en termes de dérangement de populations animales, les résultats se limitent le plus souvent aux réponses individuelles observées, tels les comportements d'évitement (Beale & Monaghan 2004, Belanger & Bedard 1989, Dyck & Baydack 2004, Saltz *et al.* 2002, Taylor & Knight 2002), les réductions de temps d'alimentation (Duchesne *et al.* 2000, Michaud *et al.* 1997, Taylor & Knight 2002), les réductions des temps de repos (Constantine *et al.* 2004, King & Heinen 2004), les modifications des structures sociales (Saltz *et al.* 2002), ou certaines modifications physiologiques comme le rythme cardiaque (McArthur *et al.* 1982). De tels changements de comportements d'individus n'impliquent pourtant pas forcément une diminution de la viabilité de la population. En effet, pour que la viabilité de la population soit affectée, il faut que ces changements réduisent la valeur sélective de l'individu dérangé et surtout que ces réductions individuelles ne soient pas compensées. Bien souvent, à l'échelle individuelle, l'impact est négligeable, voire compensé par un changement de comportement (Riddington *et al.* 2005). De plus, les dérangements affectent parfois une si faible part de la population que ces études échouent généralement à détecter une réduction de la fécondité ou une augmentation de la mortalité (Creel *et al.* 2002, Saltz *et al.* 2002, King & Heinen 2004).

Ouessant, comme d'autres territoires bénéficiant de statut de protection et de labellisation, connaît un accroissement de la fréquentation touristique, qui se concentre principalement sur le littoral. L'objectif de cette partie de l'étude a donc consisté à évaluer l'impact potentiel du dérangement touristique sur la population de Craves. La fréquentation touristique étant principalement centrée sur la période estivale, la perturbation engendrée affecte probablement peu le succès reproducteur (reproduction déjà achevée à cette période [Article n° 3]). La fréquentation estivale, si elle a un impact détectable, est en revanche susceptible d'affecter la survie individuelle. Le cheminement des touristes sur la côte occasionne des dérangements de type « envol » qui, répétés toute la journée, sur une période de plusieurs semaines, peuvent

limiter l'accès à la ressource et avoir de manière indirecte un effet néfaste sur la survie des individus.

Etablir de telles causalités nécessite dans un premier temps d'évaluer les réponses individuelles des Craves face à ce dérangement, puis les réponses à l'échelle de la population. Dans une seconde étape, il s'agit alors d'estimer la survie des oiseaux et les conséquences en termes de viabilité de la population.

Cette évaluation est d'autant plus légitime dans le contexte ouessantin que la Taxe Barnier (cf. chapitre « Site d'étude ») alimente un fonds destiné au financement exclusif de mesures de protection et de gestion des espaces naturels sur les îles concernées. Il existe ainsi sur Ouessant un outil financier disponible pour des mesures compensatoires, telle la mise en place de mesures de gestion de la pression touristique.



3.1 Réponses individuelles des Craves aux dérangements occasionnés par les touristes

3.1.1. Impact des touristes sur la répartition spatiale des Craves

3.1.1.1 Distance de fuite

Le comportement d'évitement d'un animal sauvage face à l'homme est souvent la première conséquence visible du dérangement. Dans le cas du Crave, la moyenne des distances de fuite est de 72 mètres. Celle-ci n'est ni influencée par l'effectif du groupe de Craves dérangé¹, ni par la taille du groupe de touristes². Elle est en revanche fortement influencée par la présence de jeunes non émancipés³ au sein de la bande. Dans ce cas, elle peut atteindre 150 mètres ([Article n° 6]). En tenant compte d'une distance de fuite moyenne de 100 mètres et de la localisation des chemins, il apparaît que le Crave, sur Ouessant, est susceptible d'être dérangé par la fréquentation touristique sur 97 % de ses zones d'alimentation.

3.1.1.2 Relation entre fréquentation touristique du littoral et répartition des Craves.

La répétition de ces comportements d'évitement peut dans un second temps influencer la répartition des individus, ceux-ci étant progressivement repoussés vers des espaces moins fréquentés.

Afin de mettre en évidence une éventuelle modification de la répartition spatiale des oiseaux, consécutive à la fréquentation touristique du littoral, nous avons procédé à un recensement simultané des touristes et des Craves par unité spatiale. Alors que les Craves étaient dénombrés par carré (250 mètres * 250 mètres), le recensement des touristes s'est effectué sur des zones plus étendues correspondant aux principales "entités touristiques" de l'île (fig. II- 1), soit 12 zones, regroupant chacune une dizaine de carrés, pour un linéaire côtier d'en moyenne 2,6 Km ± 0,13. Au total, 7 915 comptages ont été réalisés, sur près de 1113 jours.

De septembre à mars, période où la fréquentation touristique est faible, les Craves sont observés sur l'ensemble du littoral ouessant, majoritairement sur les côtes Ouest et Nord (fig. I-19), cette distribution se révélant étroitement corrélée aux surfaces d'habitats présents⁴ (fig. I-19 & fig I-20). En période estivale, ce patron de distribution s'observe également en début de matinée lorsque les touristes sont peu présents sur le littoral⁵. En revanche, lorsque la fréquentation touristique culmine, c'est-à-dire en début d'après-midi, les Craves sont principalement observés à l'Est de l'île et leur distribution n'est plus aussi bien corrélée aux surfaces d'habitats⁶. De plus, durant les périodes de faible fréquentation touristique comme juin, septembre ou octobre, ou durant les matinées ou soirées d'août, les Craves sont supposés utiliser environ 26 hectares d'habitats favorables⁷. Or, lorsque l'on compare la différence des surfaces occupées pour l'alimentation entre une journée moyenne d'août et celles d'une journée moyenne de juin, septembre ou octobre, on constate une réduction de 41 % des surfaces disponibles ([Article n° 6]).

¹ ANOVA $F_{1,155} = 2,557$; $P = 0,11$

² ANOVA $F_{1,155} = 0,69$; $P = 0,41$

³ ANOVA $F_{2,156} = 59,60$; $P < 0,0001$

⁴ ANOVA $F_{1,122} = 235,6$; $P < 0,0001$; $R^2 = 0,66$

⁵ ANOVA $F_{1,122} = 308,9$; $P < 0,0001$; $R^2 = 0,71$

⁶ ANOVA $F_{1,122} = 9,1$; $P = 0,003$; $R^2 = 0,07$

⁷ $\Sigma[M_i \cdot S_{i,h} \cdot P_h]$ où M_i est la moyenne du nombre de Craves en alimentation dans un carré i ; $S_{i,h}$ la surface d'habitat h dans ce carré ; P_h la probabilité d'utilisation de l'habitat h par les Craves

Figure III-1: Répartition des Craves (gauche) et des touristes (droite) à 9 h, 13 h et 19-20 h en été et en hiver

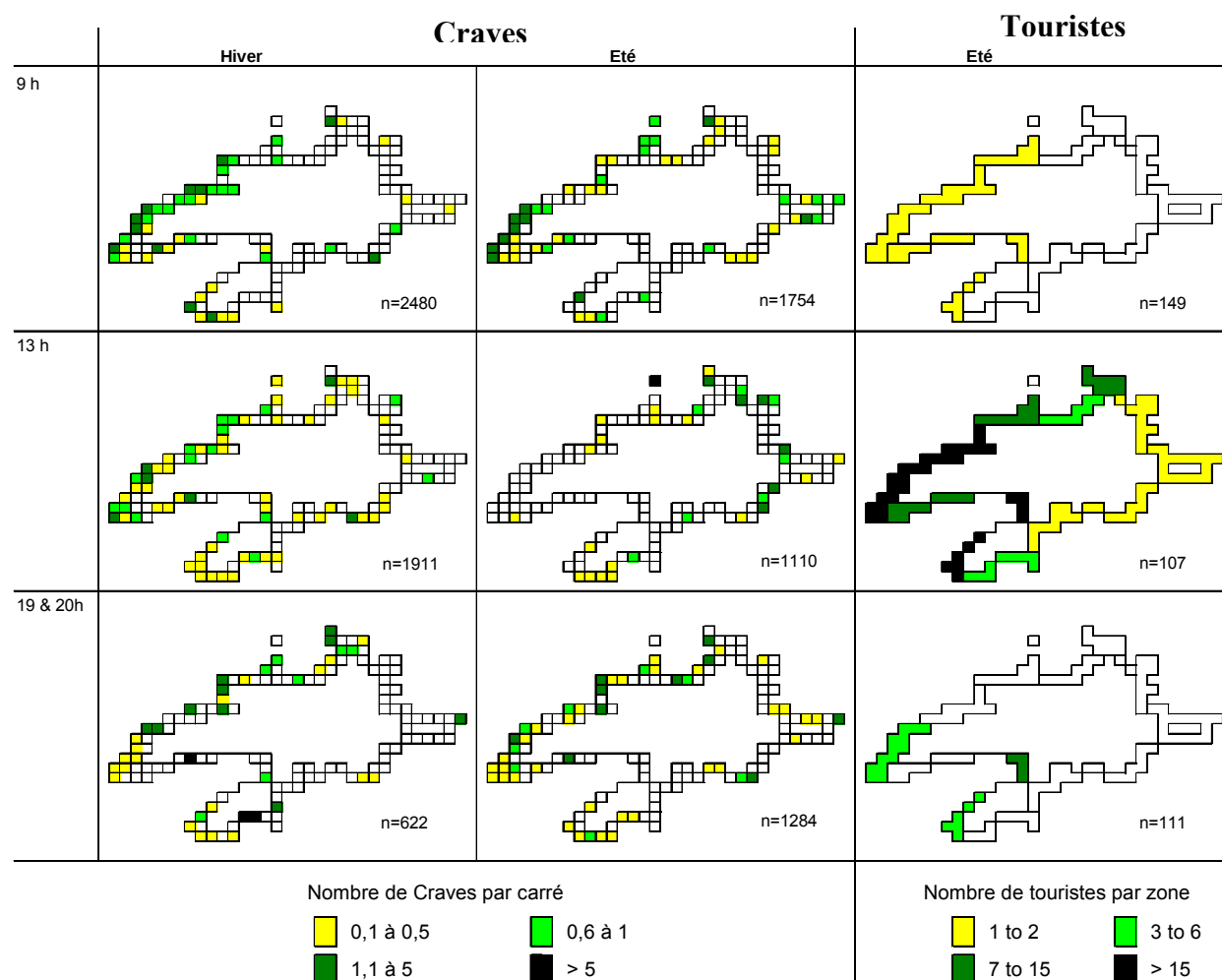
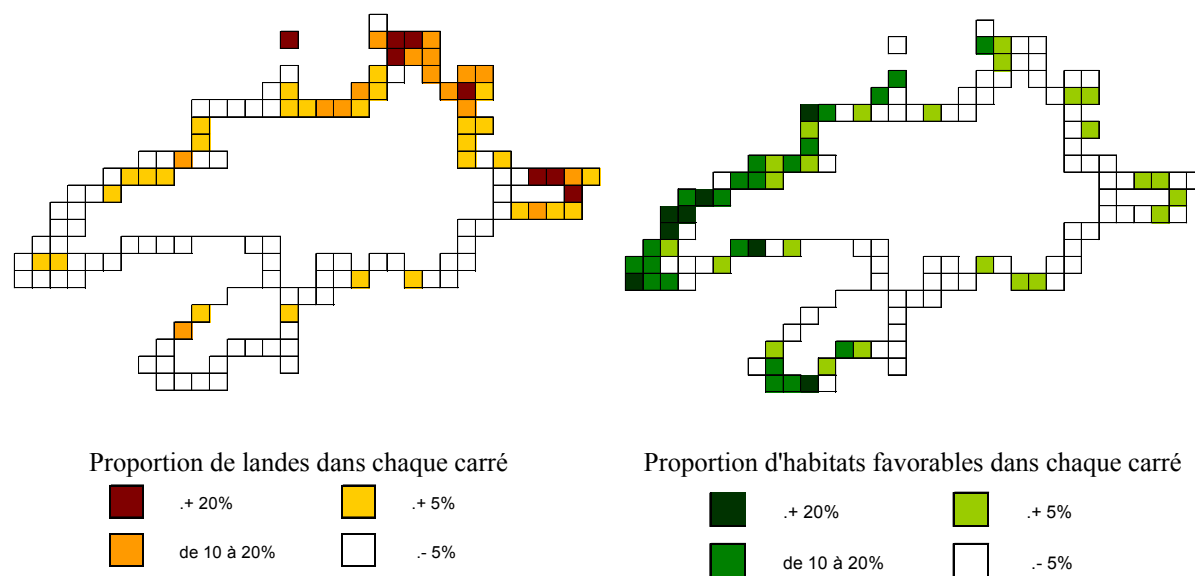


Figure III-2: Répartition des landes (gauche) et des habitats favorables (droite).

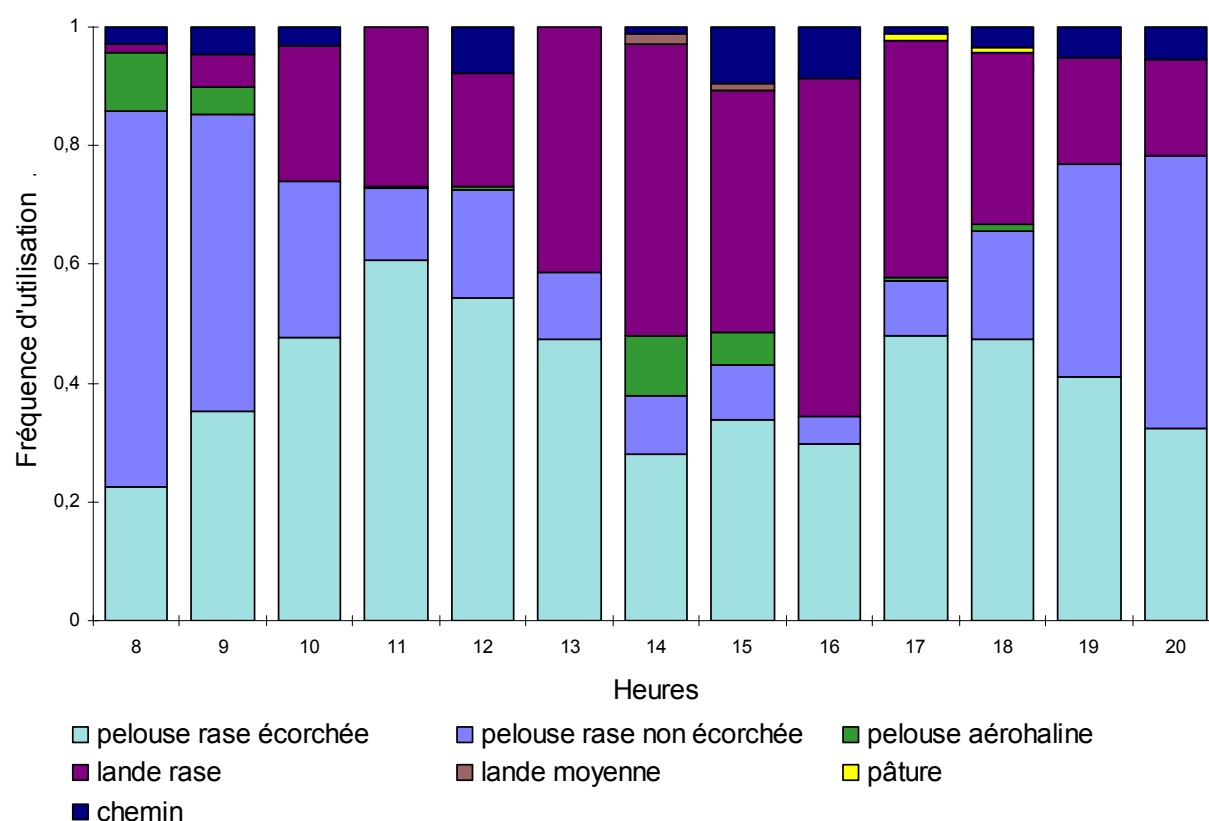


3.1.2 Impact de la fréquentation touristique sur l'utilisation des habitats par les Craves.

Alors que tout au long de l'année, les Craves s'alimentent presque exclusivement dans les pelouses rases et chemins, l'été, près d'un tiers d'entre eux sont observés en alimentation dans les landes (cf. chapitre 1.2.1.1 fig. I-3). A cette même période, ils s'alimentent dans leurs habitats favorables le matin et en fin de journée, alors qu'en milieu de journée, moment où l'activité touristique culmine, on les note en alimentation dans les landes (fig. III-3). Or celles-ci n'apparaissent pas comme un milieu plus riche en biomasse de proies, ni en espèces de proies particulières (cf. chapitre 1.3.2 fig. I-13 & tableau I-2). Les landes rases sont en fait des milieux plutôt répartis à l'Est de l'île (fig. III-2), là où les touristes sont les moins nombreux (fig. III-1) et où se retrouvent donc les Craves (fig. III-1) en milieu de journée.

La fréquentation touristique apparaît ainsi limiter l'accès des Craves à leurs habitats favorables et les reléguer à des milieux qu'ils évitent habituellement.

Figure III-3 : Habitats utilisés en alimentation au cours d'une journée d'été

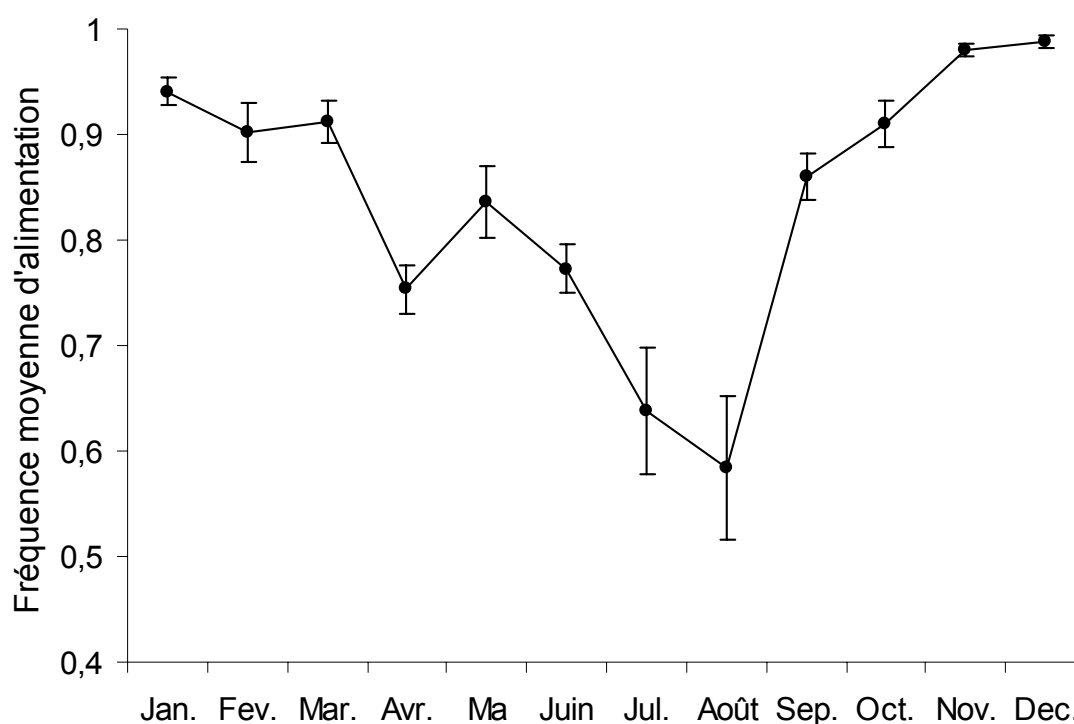


3.1.3 Impact de la fréquentation touristique sur le comportement alimentaire.

Si les Craves sont habituellement observés en alimentation¹ au cours de l'année, l'été une forte diminution de la fréquence des comportements alimentaires² est notée (fig. III-4). Cette diminution intervient surtout en milieu de journée, précisément au moment où la fréquentation touristique culmine (fig. III-5). Si les comportements d'oiseaux en repos peuvent être reliés à la baisse d'activité, qui est assez fréquente en milieu de journée chez de nombreuses espèces d'oiseaux diurnes, les comportements de vol sont clairement à associer au dérangement. Or en milieu de journée, l'été, les comportements de vol des Craves sont deux fois plus importants en été qu'en hiver³.

Enfin, au cours de la journée d'été, la fréquence du comportement alimentaire apparaît négativement corrélée au nombre de touristes présents sur la zone⁴ (fig. III-6). Cet effet négatif apparaît additif jusqu'à 10 touristes par zone : chaque touriste supplémentaire diminuant de la même façon la fréquence d'alimentation (fig. III-6). Ainsi au-delà de 23 touristes, la probabilité d'observer un Crave en alimentation sur la zone est extrêmement faible.

Figure III-4: Evolution mensuelle de la fréquence d'alimentation des Craves.



¹ 88% $\pm$ 3 SE des Craves observés en alimentation septembre à juin inclus (n= 6005).

² 63% $\pm$ 6 SE des Craves observés en alimentation en juillet (n=1092) et 58 $\pm$ 6SE en août (n=1187)

³ Moyenne des comportements de vol l'hiver : 7% $\pm$ 1,6 SE et 16% $\pm$ 1,4 SE l'été

⁴ GAM $\chi^2=1647.30$, $df=1$, $P<0.0001$

Figure III-5: Variation du comportement alimentaire au cours des journées d'hiver et d'été et fréquentation touristique du littoral.

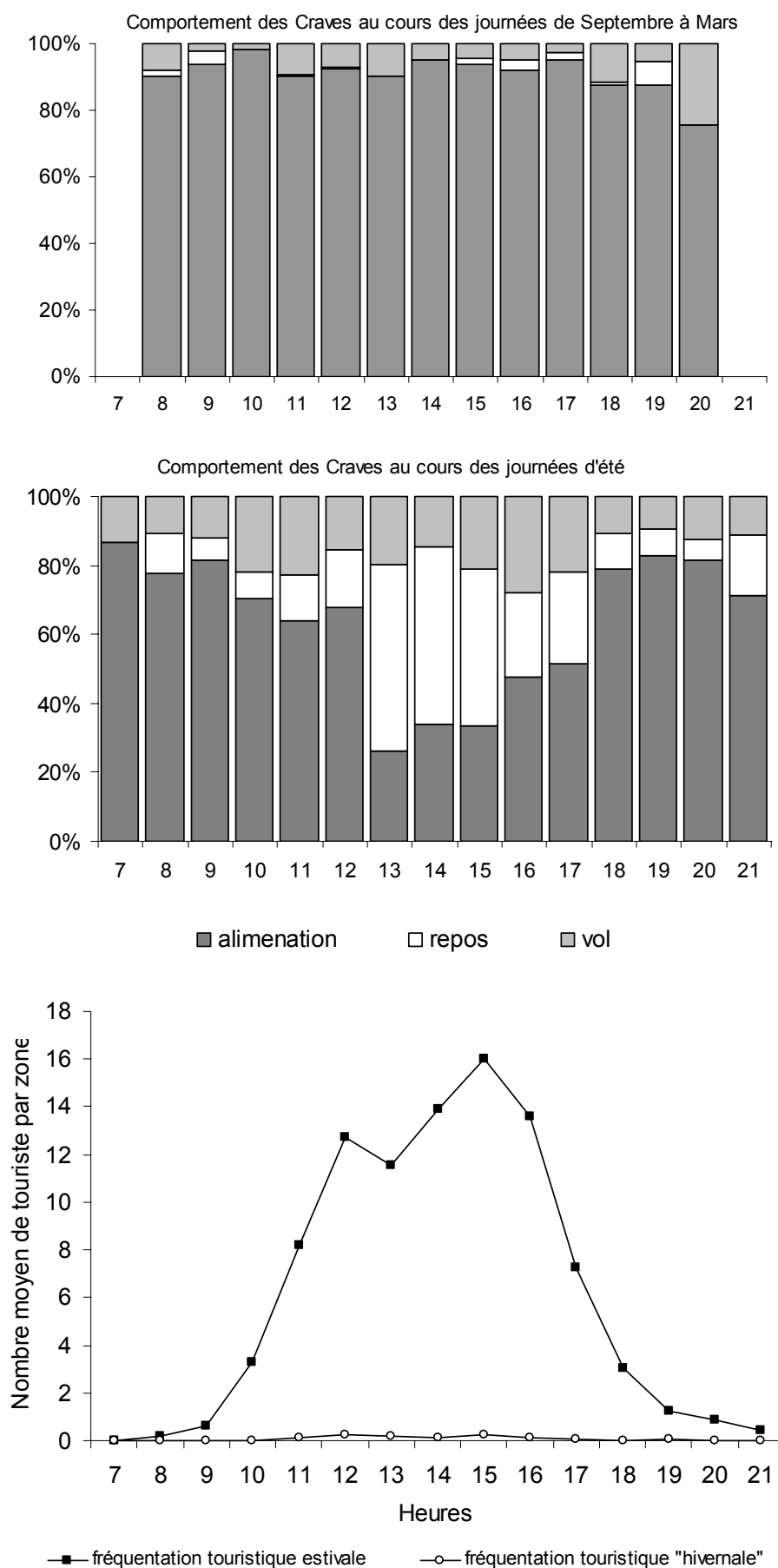
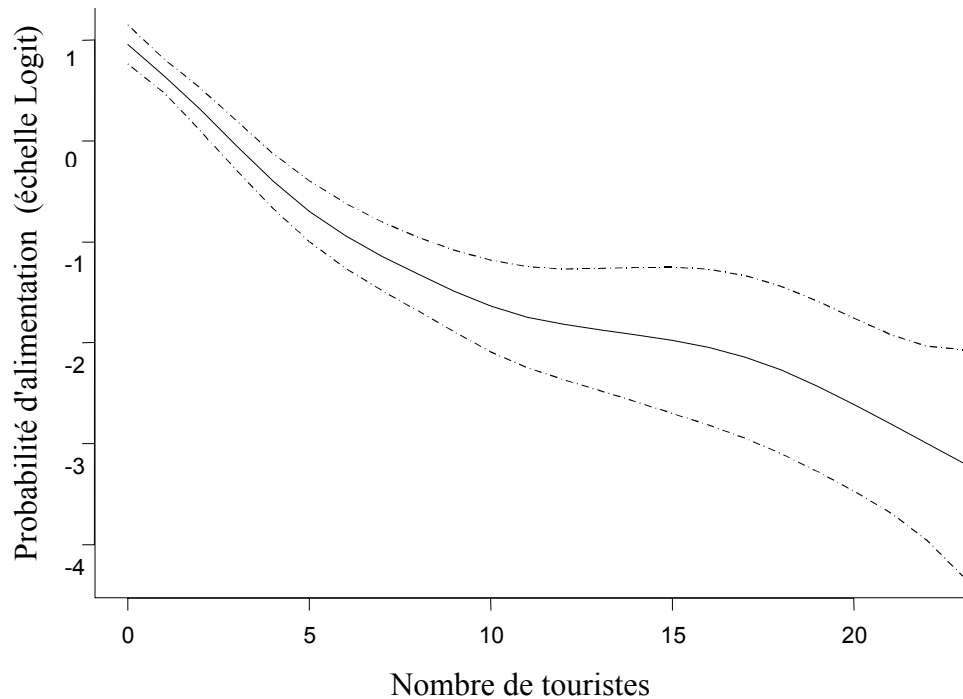


Figure III-6: Relation entre la probabilité d'alimentation des Craves et le nombre de touristes présents sur la zone.



3.1.4 Evaluation de la réduction du temps d'alimentation.

La comparaison des temps d'alimentation du mois d'août à ceux des mois de juin, septembre et octobre permet d'évaluer la réduction du temps d'alimentation, probablement liée au dérangement touristique. Le mois de juillet a été exclu de l'analyse car la fréquentation touristique au cours des 10 premiers jours de ce mois reste encore relativement modeste. En tenant compte de la durée du jour et des biomasses de proies disponibles dans les habitats favorables¹, il apparaît que le temps alloué à l'alimentation en août est plus faible respectivement de 56 %, 43 % et 37% par rapport aux mois de juin, septembre et octobre [Article n°7].

$$^1 D_{Août-i} = 1 - \frac{T_{Août}}{T_i} \frac{L_i B_{Août}}{L_{Août} B_i}$$

Ou $T_{août}$ est le temps alloué par les Craves pour leur alimentation en août
 T_i est le temps alloué par les Craves pour leur alimentation le mois i
 $L_{août}$ est la moyenne de la durée du jour en août
 L_i est la moyenne de la durée du jour du mois i
 $B_{août}$ est la biomasse des proies disponibles en août
 B_i est la biomasse des proies disponibles le mois i

3.2 Impact de la fréquentation touristique sur la dynamique et la viabilité de la population.

3.2.1 Impact de la fréquentation touristique sur la survie.

La fréquentation touristique intervient l'été, période où la reproduction des Craves est achevée [Article n°3], le dérangement occasionné est par conséquent susceptible d'affecter principalement la survie des individus.

Compte tenu du faible nombre d'individus adultes marqués, l'étude a été axée sur l'analyse des survies des oiseaux au cours de leurs six premiers mois (juin-décembre). Entre 1998 et 2005, 122 poussins à l'envol ont été marqués, représentant 72 % de la production de l'île sur cette période. Compte tenu d'une probabilité de "recapture" (ici contrôle à distance des oiseaux à l'aide de leur marquage individuel), inférieure à 1 en 2004 et 2005, les survies juvéniles ont été estimées à l'aide d'un programme de Capture-Marquage-Recapture utilisant un modèle de type Cormack-Jolly-Seber (Seber 1982, Pollock et al. 1995) qui prend en compte la probabilité de détection.

Dans le but de tester l'effet de la fréquentation touristique sur la survie mensuelle des jeunes Craves, le nombre total de touristes qui accèdent à Ouessant en août a été inclus dans le modèle comme co-variable. Comme les études menées sur Islay (Reid et al. 2003a,b) ont montré que les populations de Craves pouvaient être fortement dépendantes des effets cohortes (les bonnes années de production de jeunes à l'envol étant associées à des survies juvéniles élevées par la suite), la production totale de jeunes de l'île a été intégrée comme co-variable. Enfin des co-variables climatiques (température moyenne, ensoleillement et pluviométrie) ont également été incluses car citées comme pouvant influencer la dynamique des populations de Craves (Owen 1989, Reid et al. 2003a). Elles sont de plus susceptibles d'être en interaction avec la co-variable fréquentation touristique.

Le modèle le plus parcimonieux [Article n°3] indique un effet additif des mois et du contexte en août. De plus, la majorité de la variabilité de la survie entre juin et décembre est expliquée par la variabilité de la survie en août. Or c'est en août qu'est observée la plus faible survie, soit 58 %.

Les causes de variations inter-annuelles de survie des oiseaux dans leur première année (de 9 à 83 %) sont donc à rechercher auprès des facteurs qui influencent la survie du mois d'août.

Cette survie est négativement influencée par la fréquentation touristique¹ (fig. III-7) et dans une moindre mesure, négativement par les précipitations au cours de ce mois². Elle n'est en revanche pas significativement influencée par la production de jeunes³, la température⁴ ou l'ensoleillement⁵.

¹ ANODEV, $F_{1,4}=78,87$; $P < 0,001$; $\beta = -0,44 \pm 0,09$

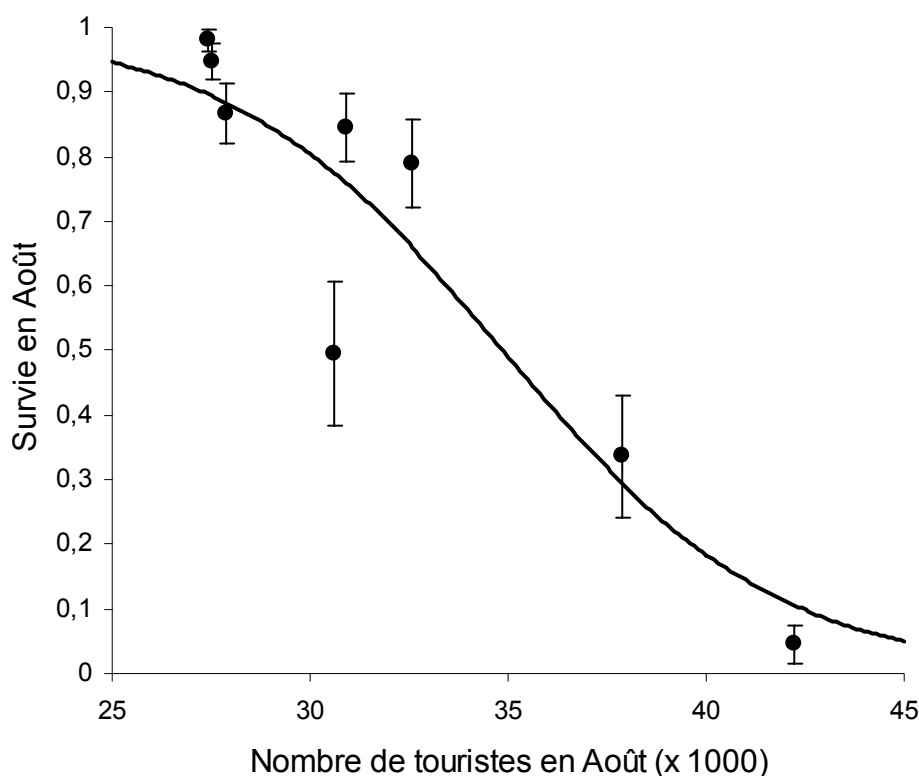
² ANODEV, $F_{1,4}=13,70$; $P = 0,01$; $\beta = -0,02 \pm 0,01$

³ ANODEV, $F_{1,4}=1,48$; $P = 0,28$

⁴ ANODEV, $F_{1,4}=1,99$; $P = 0,22$

⁵ ANODEV, $F_{1,4}=0,53$; $P = 0,50$

Figure III-7: Relation entre la survie des jeunes Craves en août et le nombre de touristes. Survie du mois d'août (S_A) $S_A = (1-1/(1+\exp^{10,11-0,29.xt}))$, où xt est le nombre de touristes l'année t divisé par 1000.



3.2.2 Impact de la fréquentation touristique sur la viabilité de la population.

Pour simuler la viabilité de la population de Craves en fonction de différents scénarios d'évolution de la pression touristique, nous avons réutilisé le Modèle Individu Centré présenté dans le chapitre précédent, auquel nous avons cette fois-ci intégré la relation entre survie des jeunes oiseaux et fréquentation touristique. Aucune dynamique d'évolution de la végétation n'a été prise en compte et la fécondité a donc été considérée comme fixe ($P = 1,6$ valeur observée sur la période 1998-2005). xt correspond au nombre de touriste/1000.

Tableau III-1: Paramétrage du modèle

Paramètre	Estimation	Référence
Survie 1ère année S_0^I	$S_0 = S_A \cdot S_{année}$	Cette étude
Survie août (S_A)	$S_A = (1-1/(1+\exp^{10,11-0,29.xt}))$	
Survie reste de l'année ($S_{année}$)	$S_{année} = 0,491$	
Nombre moyen de jeunes à l'envol/couple	$P = 1,6$	Cette étude

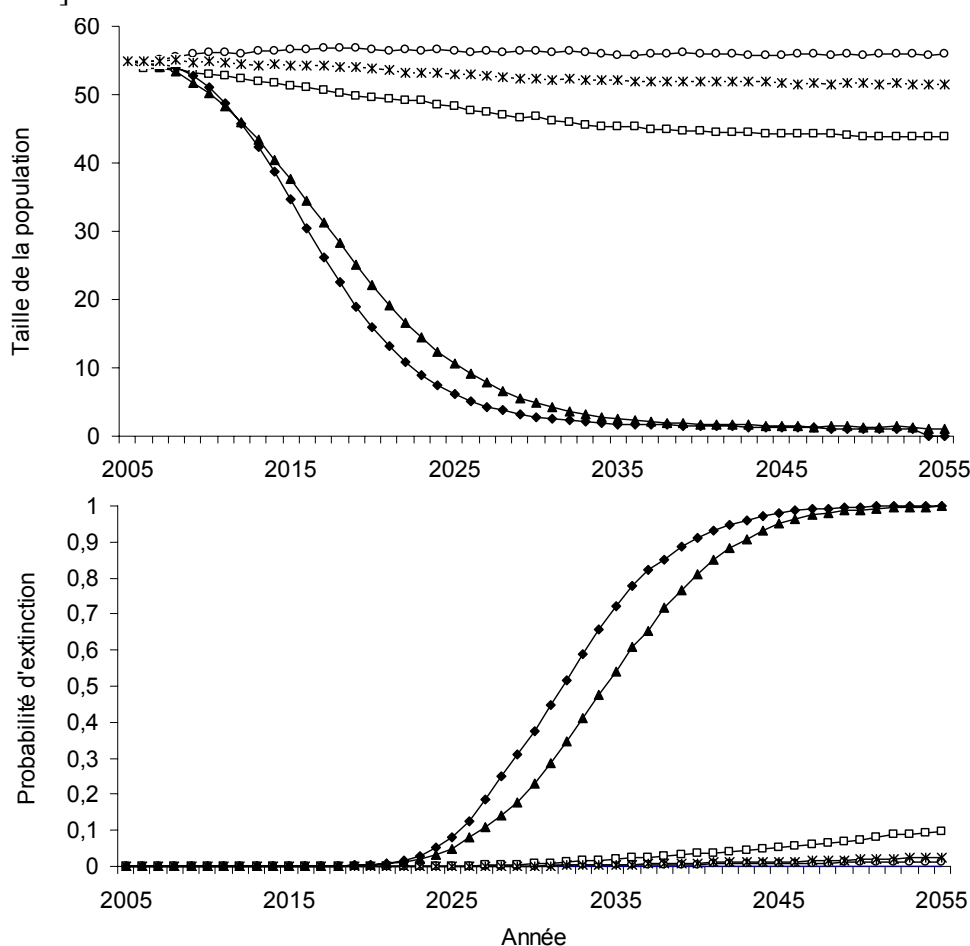
¹ S_0 ne peut être inférieur à 0,1 (valeur minimale déjà observée) en partant de l'hypothèse qu'il reste toujours quelques petites zones sans dérangement touristique comme l'île Keller.

² xt correspond au nombre de touriste/1000.

Cinq scénarios ont été simulés sur une période de 50 ans.

- **Scénario A** : Le nombre de touristes en août est considéré comme stable, avec comme valeur le nombre de touristes actuels (moyenne 1998-2005 : 32150), la survie des Craves de 1^{ère} année est alors de 0,32.
- **Scénario B** : Le nombre de touristes en août varie inter-annuellement selon une loi normale avec comme moyenne 32150 et un écart type de 5350, calculé sur la période 1998-2005.
- **Scénario C** : Le nombre de touristes en août augmente de manière déterministe (700 touristes supplémentaires par an, ce qui correspond à la tendance actuelle observée).
- **Scénario D** : Le nombre de touristes en août augmente également de 700 touristes supplémentaires par an, mais en suivant une fluctuation inter-annuelle qui suit une loi normale avec le même écart-type que dans le scénario B.
- **Scénario E** : La survie élevée des oiseaux de 2^{ème} année à Ouessant (0,82 comparée à 0,67 sur Islay, Reid et al. 2003b) pourrait être une conséquence indirecte de l'impact négatif du dérangement : parmi les oiseaux morts suite au dérangement lors de leur 1^{ère} année, nombre d'entre eux seraient peut-être alors morts au cours de leur 2^{ème} année. Sous cette hypothèse, la sélection s'opèrerait alors dès la 1^{ère} année. Ce dernier scénario reprend l'intégralité des paramètres de survie sur Islay [$S_0 = 0,4$; $S_1 = 0,67$; S_2 à $S_{12} = 0,82$; $S_v = 0,27$].

Figure III-8. Taille moyenne de population pour les trajectoires non éteintes (haut) et probabilités d'extinction cumulées (bas) en fonction des modèles. Scénarios A (○), B (□), C (▲), D (●), E (*). [Itérations = 2500 ; $N_0 = 55$; Structure d'âge à l'initialisation = structure d'âge stable matricielle].



Le scénario **A** prédit une stabilisation de la population à un niveau d'équilibre proche du départ : $56,07 \pm 0,06$ individus dont $36,51 \pm 0,03$ en âge de se reproduire (fig. III-8).

Le scénario **B**, très proche du premier scénario, prédit une stabilisation de la population à un niveau légèrement plus faible : $47,63 \pm 0,49$ individus dont $30,99 \pm 0,56$ en âge de se reproduire (fig. III-8). En revanche, au niveau des probabilités d'extinction, l'incorporation d'une stochasticité affectant le nombre de touristes (différence entre le scénario A et B) augmente sensiblement la probabilité d'extinction de 1 % à 10 % au bout de 50 ans (fig. III-8).

Lorsque la tendance à l'augmentation du nombre de touristes est incorporée dans le modèle (scénario **C** et **D**), la taille de la population décline rapidement et l'extinction est pratiquement inévitable à échéance de 50 ans (probabilité d'extinction de 100 % après 49 ans dans le cas du scénario C).

Le scénario **E**, en termes d'effectif de population, de probabilité d'extinction et de stabilité est particulièrement proche du scénario **A**. La différence de survie de 1^{ère} année (S_0) entre Ouessant (0,32) et Islay (0,40) s'équilibrerait avec la différence des survies de 2^{ème} année (0,82 à Ouessant et 0,67 à Islay). A Ouessant, la survie 2^{ème} année étant désormais au niveau de la survie adulte, elle ne pourra probablement pas être plus élevée. Il n'est donc pas réaliste d'espérer qu'une survie de 1^{ère} année inférieure à 0,32 puisse être "récupérée" par une augmentation de la survie de 2^{ème} année.

3.3 Propositions de gestion pour limiter l'impact négatif du dérangement touristique

L'impact du dérangement touristique apparaît considérable l'été, mais la population de Craves semble pouvoir supporter le niveau actuel de fréquentation, au moins à court terme. Cependant, le nombre de visiteurs est jusqu'à présent en constante augmentation et semble compromettre le maintien du Crave sur Ouessant. C'est donc dès aujourd'hui que les mesures de gestion visant à réduire ce dérangement doivent être pensées et mises en place.

En considérant qu'à un moment donné, les Craves utilisent en moyenne 26 ha d'habitats favorables (cf. chapitre 3.1.1.2), un premier type de réponse peut consister à limiter l'accès d'une zone littorale contenant 26 ha d'habitats favorables ou à créer une surface d'habitats équivalente dans des secteurs non fréquentés par les touristes.

Un autre type de réponse peut consister à évaluer une capacité de charge en touristes globale pour l'île, qui soit soutenable pour les Craves, en prenant en considération

- leur réponse en termes de probabilité d'alimentation face aux nombre de touristes dans la zone (cf. chapitre 3.1.3)
- et l'estimation du temps alloué à l'alimentation lorsque les biomasses de proies et la durée du jour sont considérées (cf. chapitre 3.1.4).

Le nombre de touristes à ne pas dépasser serait alors de 16500 en août¹. Pour un tel nombre sur l'ensemble de l'île, la fréquentation de la zone du Sud-Est serait en effet suffisamment faible pour ne pas affecter la population de Craves, et ce quelle que soit l'heure de la journée. Ce résultat est conforme aux résultats de l'approche développée directement en mettant en relation le nombre de touristes en août et la survie des jeunes (cf chapitre 3.2.2, fig III-7) : Avec 16500 touristes, la survie en août (S_A) serait de 0,995 et la survie lors de la première année (S_0) de 0,489, ce qui correspond quasiment à un dérangement nul (fréquentation touristique nulle $S_A=0,999$; $S_0=0,491$). Cette cohérence entre ces deux évaluations réalisées par deux approches différentes et à l'aide de jeux de données différents renforce la valeur de ces prédictions.

Pour évaluer son impact en termes de dynamique de population, de nouvelles simulations ont été réalisées en utilisant le Modèle Individu Centré développé dans le chapitre précédent.

• **Scénario A** : Le nombre de touristes en août est considéré comme stable au niveau actuel (32150), $S_0 = 0,32$

• **Scénario B** : Le nombre de touristes en août varie inter-annuellement selon une loi normale avec comme moyenne 32150 et un écart-type de 5350 qui correspond à l'écart-type calculé sur la période 1998-2005, S_0 fluctue donc autour de 0,32.

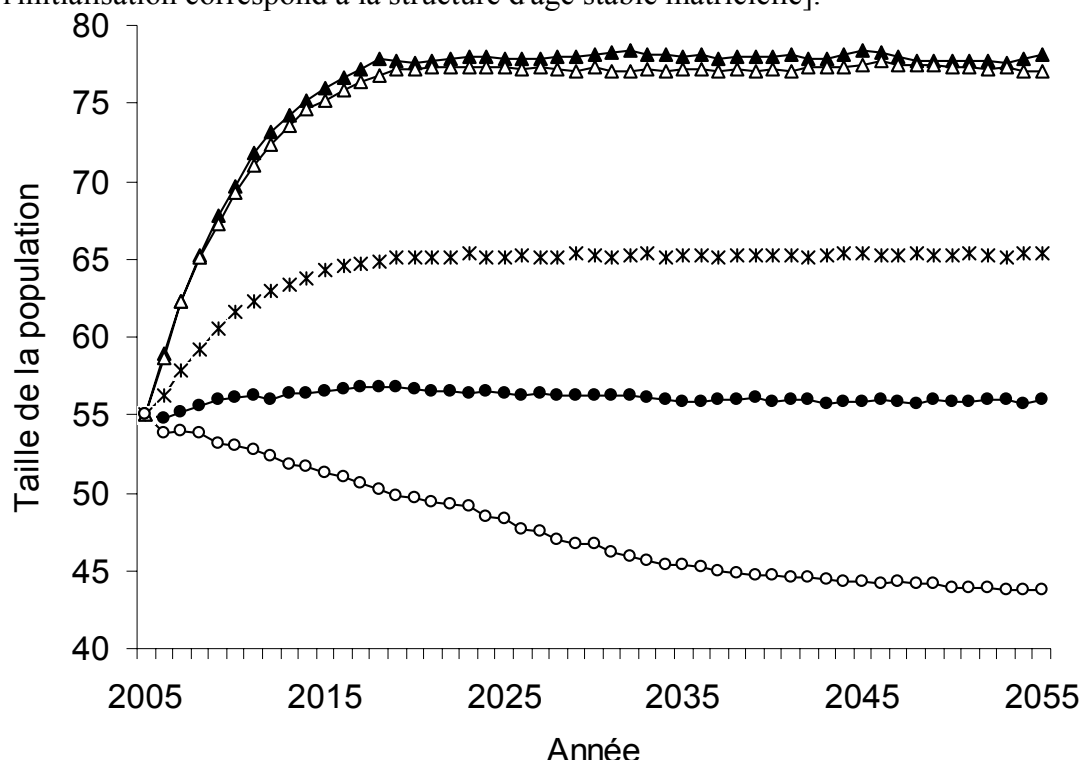
¹ *Quatre hypothèses ont été posées pour réaliser cette estimation :*

1) En août, et sans touristes, les Craves devraient passer 92 % de leur temps en alimentation (cf. Chapitre 3.1.4). **2)** Pour obtenir un taux d'alimentation de 92 %, le nombre moyen de touristes dans la zone ne doit pas excéder 0,7 (cf. Chapitre 3.1.3). **3)** Les Craves utilisent en moyenne à un moment donné 26 ha d'habitats favorables (cf. chapitre 3.1.1.2). **4)** Le pourcentage de touristes dans chaque zone est supposé invariable quel que soit leur nombre total sur l'île.

Avec comme objectif qu'une zone touristique ou un ensemble de zones présente à la fois la quantité d'habitats favorables nécessaires et une fréquentation toujours sous le seuil de 0,7 touristes en moyenne, quel que soit le moment de la journée.

- **Scénario C** : Le nombre de touristes en août est de 16500, $S_0 = 0,489$
- **Scénario D** : Le nombre de touristes en août varie inter-annuellement selon une loi normale avec une moyenne de 16500 et un écart type identique au Scénario B.
- **Scénario E** : La survie de 1^{ère} année est fixée à 0,4 comme cela est observé sur l'île d'Islay en Ecosse (Reid et al. 2003a) où la fréquentation touristique est quasiment inexistante.

Figure III-9. Taille de population moyenne pour les trajectoires non éteintes en fonction des modèles. Scénarios A (●), B (○), C (▲), D (△), E (*). [Itérations = 2500 ; $N_0 = 55$; la structure d'âge à l'initialisation correspond à la structure d'âge stable matricielle].



Ainsi, avec la fréquentation actuelle de 32150 touristes en août, la population se révèle relativement stable (fig. III-9).

Par contre, avec une survie S_0 de 0,49 qui correspond à une fréquentation touristique inférieure ou égale à 16500 touristes (Scénario C), l'effectif de la population pourrait être similaire à ce qui était observé par le passé, c'est-à-dire près de 80 individus (fig. III-9).

Les variations du nombre de touristes ne sont pas négligeables : Ainsi, lorsque la population présente un taux d'accroissement quasi nul (situation actuelle), ces fluctuations affectent nettement la dynamique de la population, comme le montrent les différences observées entre les scénarios A et B (fig. III-9).

En revanche, les variations inter-annuelles de la fréquentation touristique n'ont que très peu d'impact sur la dynamique lorsque le nombre de touristes est faible et donc le taux de croissance plus important (cf. différences entre scénarios C et D, fig. III-9). Cela est probablement dû au fait que la taille d'équilibre est alors principalement limitée par le nombre de sites de reproduction ($n = 13$).

Avec les paramètres de survie observés en Ecosse ($S_0 = 0,4$), l'effectif de la population serait en toute logique plus élevé. En considérant la relation établie entre le nombre de touristes en août et la survie, une survie S_0 de l'ordre de 0,4 équivaudrait alors à 30000 touristes pour ce mois.

Conclusions du chapitre III

Que de simples comportements de fuite déclenchés involontairement par des promeneurs venus le plus souvent pour découvrir un espace "sauvage" puissent affecter aussi fortement la dynamique et la viabilité de la population de Craves semble tout simplement incroyable! Incroyable, car le coût individuel d'un tel événement est probablement quantité négligeable, il ne s'agit pas de mortalité directe, il ne s'agit pas d'échec à la reproduction...

Pourtant c'est l'échelle à laquelle se produisent ces comportements et la répétition de ces événements qui peuvent expliquer un tel impact : c'est bien l'ensemble de la population de Craves et l'ensemble de ses habitats alimentaires qui sont affectés par la fréquentation touristique. Les réductions d'espace et de temps d'alimentation apparaissent considérables : de l'ordre de 40 à 50 %. Si ce dérangement touristique occasionne un tel impact c'est bien parce qu'il intervient malheureusement à un des moments critiques de l'année : Pour les Craves, cette période correspond :

- à l'émancipation des jeunes, moment délicat dans la vie des vertébrés supérieurs,
- à une période de faible disponibilité des proies.

Dans le cas des espèces longévives comme le Crave, une réduction de la survie juvénile peut apparaître dans une certaine mesure moins inquiétante, car les taux de croissance de ces espèces sont surtout sensibles à une réduction de leur survie adulte (Caswell 1989). Une réduction de 10 % des survies adultes aura considérablement plus d'impact sur la dynamique de la population qu'une réduction de 10 % des survies juvéniles. Cependant les suivis à long terme d'espèces longévives ont montré que les survies adultes variaient finalement assez peu et que les variations des dynamiques de populations observées étaient en fait le plus souvent à mettre sur le compte de variations de survie juvénile (Hatter and Janz 1994; Gaillard *et al.* 1998). L'étude à long terme menée sur la population de Craves d'Islay a ainsi montré que les survies de 1^{ère} année, de 2^{ème} année et la survie adulte contribuaient de manière équivalente aux variations du taux d'accroissement de la population (Reid *et al.* 2004).

Les simulations réalisées pour la population d'Ouessant indiquent qu'avec une fréquentation touristique stabilisée au niveau actuel, la population de Craves devrait être stable avec une probabilité d'extinction faible. Par contre si l'augmentation de la fréquentation touristique se déroule au même rythme qu'actuellement, la population a une probabilité élevée à court terme de disparaître.

Ces résultats soulignent l'urgence de prises de décision en termes d'aménagement dans le but de limiter ou de compenser l'impact du dérangement touristique. Limiter le dérangement dans l'état actuel du réseau de chemin et des zones d'alimentation apparaît difficilement envisageable, car il s'agirait de repousser la majorité des chemins littoraux actuels à plus de 150 m du bord de mer, ou d'exclure les touristes d'une zone de superficie importante (26 ha). Compte tenu de la distribution des habitats du Crave, cette dernière situation correspondrait à une exclusion sur une portion d'environ 3 km du littoral de l'île soit environ 8 %. Ces deux solutions ont donc peu de chances d'être acceptées par les résidents et gestionnaires compte tenu de l'impact en termes d'attractivité de l'île pour les touristes et de l'ampleur des aménagements à réaliser.

Une deuxième approche consisterait à adopter des mesures compensatoires : Ainsi, la création "artificielle" de 26 ha d'habitats favorables pourrait être envisagée par le biais de fauche et de pression de pâturage contrôlée dans une zone non accessible aux touristes (partie plus intérieure de l'île).

Une troisième approche, non binaire cette fois-ci contrairement à l'interdiction d'accès, consisterait à prendre en considération la réponse des Craves en termes de probabilité d'alimentation face au nombre de touristes dans la zone et à évaluer une capacité de charge globale pour l'île.

Les simulations indiquent que jusqu'à 16500 touristes en août, l'impact de la fréquentation touristique serait négligeable. Ce nombre de touristes est deux à trois fois inférieur à la fréquentation actuelle en août mais correspond à celui des mois de mai, juin et septembre. Alors que l'économie insulaire repose largement sur le tourisme, cette voie paraît difficilement soutenable en l'état.

De 16500 jusqu'à 32500 touristes en août, la population reste encore stable, mais son potentiel d'accroissement s'amenuise indépendamment de la régulation par le nombre de sites: Elle devient par conséquent beaucoup plus sensible à des fluctuations inter-annuelles.

En revanche, au-delà de 35000 touristes, le taux d'accroissement de la population serait inférieur à 1 et la population serait condamnée à l'extinction.

Une approche réaliste consisterait sans doute à envisager l'ensemble de ces solutions : déplacement de certains cheminements, limitation de l'accès sur certains secteurs, création de zones d'alimentation dans des zones peu fréquentées... A l'échelle de l'île, une réflexion sur des programmes de sensibilisation des promeneurs pourrait être menée. Une information dans les bateaux toucherait une proportion considérable de visiteurs.

Enfin, même si l'économie de l'île est de plus en plus dépendante du tourisme, une réflexion sur une limitation du nombre de visiteurs sur l'île au moins à certaines périodes de l'année paraît nécessaire, si l'on souhaite à terme conserver cette espèce. En effet, jusqu'à un certain seuil, le nombre de touristes semble avoir un impact relativement limité sur la viabilité de la population. mais au-delà de ce seuil l'impact est tel que la viabilité se trouve fortement affectée. D'un point de vue économique, il est très probable que la relation entre nombre de touristes et retombées pour l'économie de l'île ne soit pas non plus une relation linéaire : Lorsque les capacités d'hébergement sont atteintes, les touristes supplémentaires ne viennent qu'à la journée, ces touristes supplémentaires consomment nettement moins : pas de dépenses liées aux nuitées, peu d'achats alimentaires, la plupart ayant prévu leur pique-nique pour profiter au maximum du temps sur l'île. Il est probable que réduire le flux touristique n'entraînerait pas une décroissance linéaire des recettes engendrées par le tourisme et que, de ce point de vue, une quantification économique serait intéressante à envisager.

Si les simulations indiquent une probabilité d'extinction élevée dans le cas où la fréquentation touristique augmenterait au rythme actuel, il est aussi possible, compte tenu de cette pression de sélection, que les Craves développent une plasticité, notamment au niveau de leurs distances de fuite. Si ces distances de fuite venaient à se réduire, l'impact du dérangement serait probablement moins important. Une pression de sélection pourrait éventuellement s'exercer sur la chronologie de reproduction. Les individus se reproduisant plus tard ont des jeunes qui s'émancipent, de fait, plus tard dans la saison et parfois même après l'été. Ces juvéniles bénéficient ainsi de soins parentaux lors de la période critique. L'oiseau qui présente actuellement la date d'envol la plus tardive (OrangeNoirBlanc, le 19 juillet 1999, soit plus d'un mois après la date moyenne d'envol alors que 95 % des oiseaux sont à l'envol avant le 30 juin

[Article n°3]) a réussi à élever des poussins en 2004, qui se sont à leur tour envolés très tardivement le 17 juillet, cette date représentant un deuxième record. S'agit-il d'un début d'adaptation ?

Cependant compte-tenu de la probabilité d'extinction forte à moyen terme (probablement à l'échelle de quelques générations¹ de Craves seulement) et du faible effectif de la population, est-il raisonnable de parier sur la plasticité et la pression de sélection pour le maintien de cette population ? Sachant qu'en outre la plasticité vis-à-vis des dates de reproduction sera rapidement contrainte par la phénologie des espèces proies, dont les pics d'abondance ont lieu au printemps [Article n°5], hypothèse fortement probable étant donné le caractère particulièrement synchrone de cette population pourtant non coloniale [Article n°3].

Enfin, outre ces effets néfastes du dérangement, la fréquentation affecte les habitats au travers du piétinement. Cet impact est étudié dans le chapitre suivant.

¹ La modélisation avec le paramétrage du scénario A prédit une durée de génération de 5,5 ans



CHAPITRE IV

Impact de la fréquentation touristique sur les habitats du Crave et sa dynamique de population



Certains éléments de ce chapitre ont fait l'objet

d'une publication :

Article n°8 :

Kerbiriou, C., Le Viol, I., Jiguet, F. & Julliard, R., The impact of human frequentation on coastal vegetation in a Biosphere Reserve Accepted dans *Journal of Environmental Management*.

Impact de la fréquentation touristique sur les habitats du Crave et sa dynamique de population

Si les visiteurs sont invités à ne **prendre que des photos** et ne **laisser que leurs empreintes** dans les espaces protégés, nous avons vu précédemment que leur simple présence occasionnait un dérangement loin d'être négligeable, puisqu'il limite les Craves dans leur accès aux ressources et affecte sensiblement leur valeur sélective au point de compromettre la survie de la population à moyen terme.

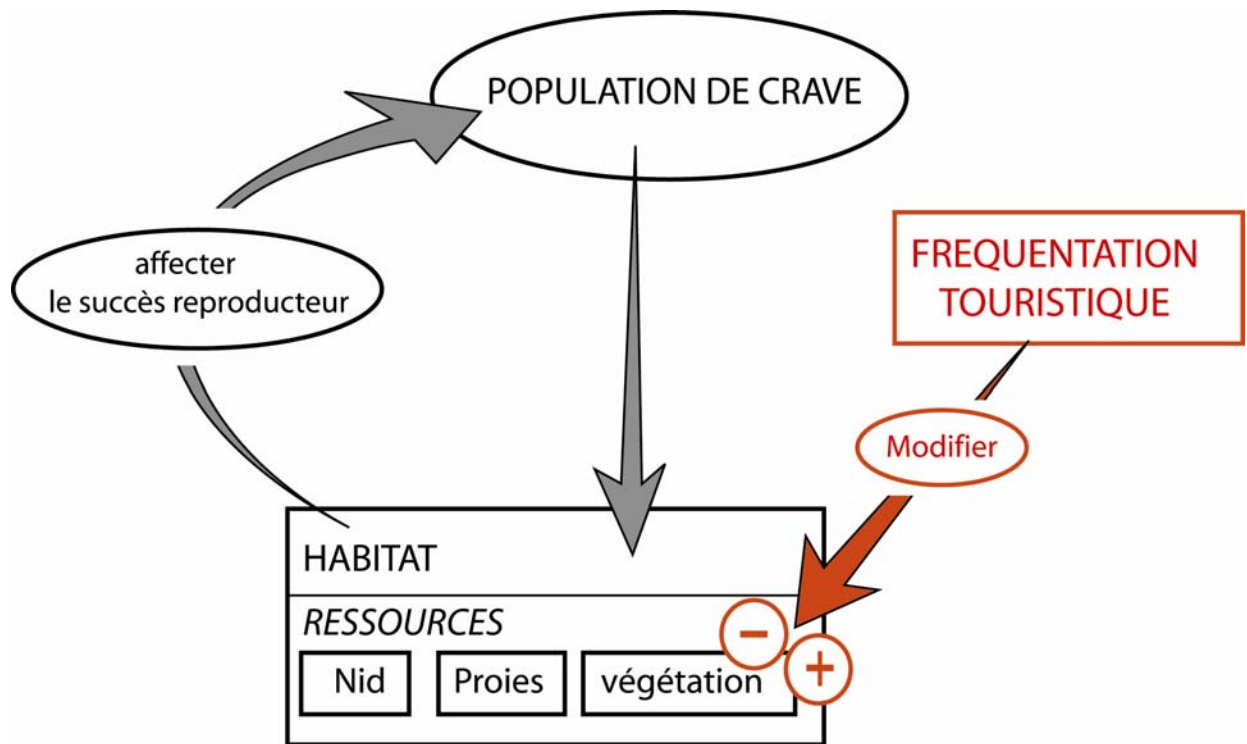
Or, un des premiers impacts visibles de la fréquentation d'un site est bien souvent celui du piétinement de la végétation. Si un grand nombre d'habitats a fait l'objet d'études relatives à cet impact : végétation alpine (Whinam & Chilcott, 2003), forêt (Roovers et al. 2004), ripisylve (Marion & Cole, 1996) et tout particulièrement les systèmes dunaires (Lemauiel & Rozé, 2003; Liddle & Greig-Smith 1975; Van der Maarel 1971), jusqu'à présent assez peu d'études étaient disponibles sur les milieux littoraux rocheux (Gallet & Rozé, 2001). Compte tenu de la probable sensibilité de ces milieux et au regard des dégâts constatés sur plusieurs sites finistériens (Pointe du Raz, Pointe du Van, Bretagne), la fréquentation touristique est susceptible d'avoir des impacts significatifs sur l'état et la dynamique des habitats littoraux, dont ceux du Crave, et peut de cette manière affecter leur dynamique de population.

Dans le cas des habitats du Crave, l'effet "net" n'est pas évident :

- L'intensité du piétinement est forte, elle peut conduire à une destruction du couvert végétal, à un processus d'érosion et, par conséquent, à une réduction des surfaces d'habitats : Elle peut donc se traduire par un impact négatif sur la dynamique de population.
- En revanche, le piétinement modéré d'habitats peu sélectionnés par les Craves, comme des pelouses aérohalines, pourrait « créer » des pelouses rases [Article n°8]. De plus, la fréquentation du littoral conduit à la création de chemins, habitat sélectionné par les Craves. Le piétinement pourrait donc à l'inverse avoir un impact positif.

L'enjeu est donc d'être capable de faire un bilan de ces deux effets et d'évaluer leurs dynamiques respectives.

Pour évaluer l'impact du piétinement sur la dynamique des Craves, il est nécessaire de pouvoir **discriminer les pelouses rases** créées par le piétinement de celles maintenues rases par les conditions environnementales, pour ensuite les localiser et estimer leur importance. Le bilan des surfaces de pelouses rases naturelles, pelouses rases d'origine anthropique et zones érodées dans les zones utilisées par les couples reproducteurs permet de faire par la suite une approche de l'effet "net" sur la dynamique actuelle de la population. Enfin, l'évaluation des dynamiques du piétinement est nécessaire pour mener une réflexion sur des scénarios possibles d'évolution de ces milieux et donc de la population de Craves.



4.1 Impact du piétinement sur les habitats du Crave.

4.1.1 Discrimination des pelouses rases naturelles et des pelouses rases d'origine anthropique.

Dans l'objectif de discriminer l'origine des pelouses rases, une recherche d'indicateurs a été réalisée à partir de pelouses rases pour lesquelles l'origine était univoque. Ainsi, lorsque l'accès du public n'était pas physiquement possible, les pelouses rases étaient classées comme étant d'origine « naturelle », alors que celles situées sur une voie de cheminement ont été identifiées comme « piétinées ». Des relevés ont par ailleurs été réalisés dans des pelouses aérohalines non piétinées : d'une part parce qu'il s'agit du type de végétation qui jouxte les pelouses rases quand on s'éloigne du front de mer et d'autre part parce qu'à Ouessant, cette végétation, lorsqu'elle est piétinée, conduit à des pelouses rases. Les pelouses aérohalines échantillonnées ont été choisies dans des secteurs où elles étaient justement en limite naturelle d'installation, c'est-à-dire jouxtant des pelouses rases naturelles. Ces relevés sont utilisés pour décrire les limites d'installation des pelouses rases. Pour chacun des 157 relevés effectués, le recouvrement total du couvert végétal et de chaque espèce végétale (en cinq classes **1** : recouvrement < 5% ; **2** : 5% < recouvrement < 25% ; **3** : 25% < recouvrement < 50% ; **4** : 50% < recouvrement < 75% ; **5** : recouvrement > 75%), la profondeur du sol ainsi que le taux de fréquentation touristique (4 classes) ont été notés (tableau IV-1) ; [Article n°8].

Tableau IV-1 : Nombre de pelouses échantillonnées en fonction de la fréquentation touristique.

Pression de piétinement	nulle	faible	moyenne	importante
Pelouses aérohalines	20	-	-	-
Pelouses rases	48	19	38	32

La profondeur du sol apparaît comme un premier indicateur simple et pertinent¹. Les pelouses rases naturelles sont présentes sur un sol d'épaisseur inférieure à 10 cm tandis que les pelouses aérohalines n'ont été trouvées que sur des sols de profondeur supérieure à 10 cm.

Dans une deuxième étape, une analyse discriminante menée sur la composition floristique des pelouses rases a permis d'une part de tester la classification réalisée a priori (en termes de pression de piétinement) et d'autre part de faire apparaître des espèces indicatrices. L'analyse discriminante s'est révélée significative², tout comme la présence de certaines espèces, telles les lichens de type "buissonnant" : *Cladonia Furcata*, *C. firma*. Ceux-ci sont quasiment absents des pelouses piétinées. Cette sensibilité au piétinement pourrait s'expliquer par leur fragilité, notamment en été, liée à leur dessiccation et donc à leur caractère cassant. Les critères de profondeur de sol et de présence de lichens buissonnants ont ainsi été retenus pour classer les pelouses rases selon leur origine (Tableau IV-2).

¹ Effet de la profondeur sur les types de pelouses rases ANOVA $F_{4,152} = 22,9$; $P < 0,0001$

² Wilk's Lambda = 0,051 ; $F_{90,180} = 6,873$; $P < 0,0001$. la classification réalisée a priori ne générant au total que 4% d'erreur a posteriori, erreur essentiellement entre les catégories de piétinement nul et faible.

Figure IV-1 : Répartition des profondeurs de sol en fonction du type de pelouses et de l'intensité de la fréquentation touristique

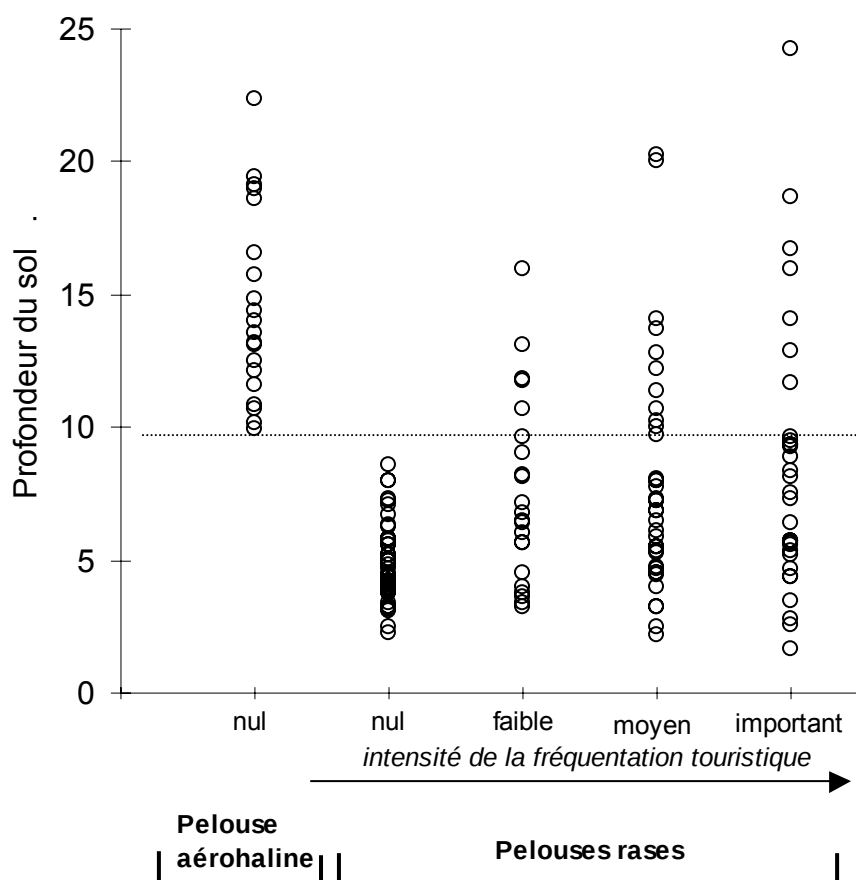


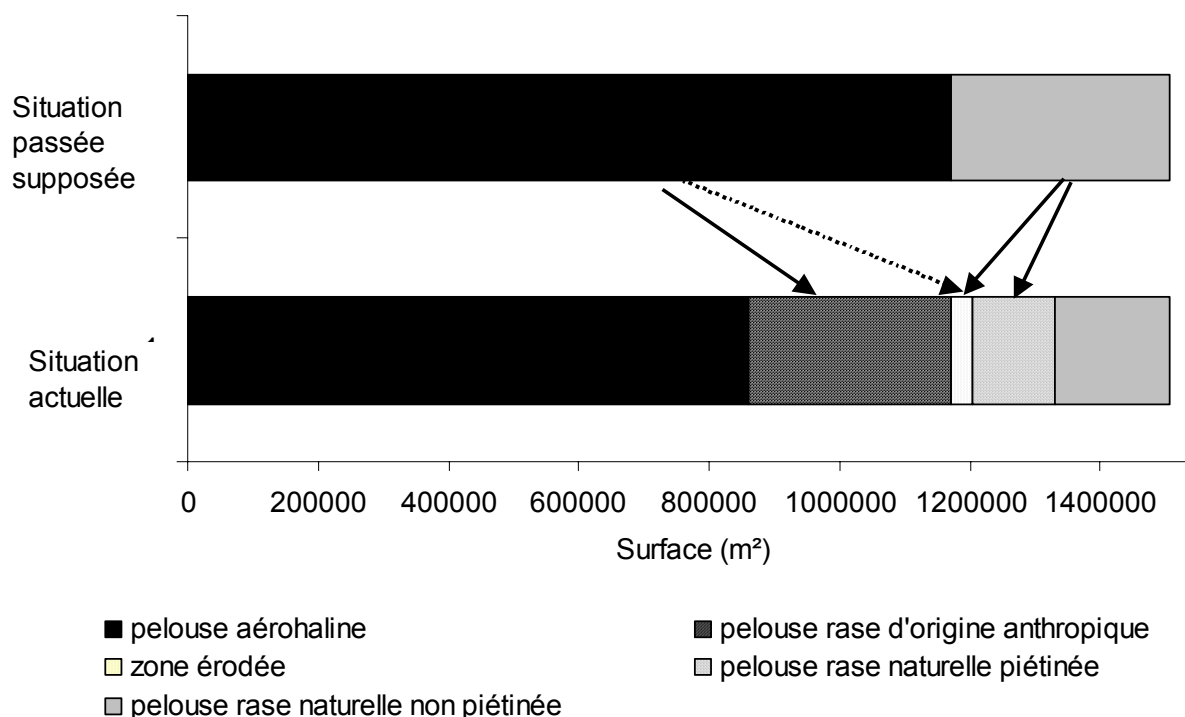
Tableau IV-2 : Critères utilisés pour classer les pelouses lors de la réalisation de la couche SIG relative à l'évaluation de l'impact du piétinement.

Type de pelouse rase	Piétinement	Origine du caractère ras	Végétation potentielle sans piétinement	Critères d'identification
Pelouse rase naturelle non piétinée (PrN).	non piétinée	environnemental	pelouse rase	profondeur de sol <10cm et présence de lichens buissonnant
Pelouses rase d'origine anthropique (PrA).	piétinée	piétinement	pelouse aérohaline	profondeur de sol >10cm
Pelouse rase naturelle piétinée (PrP).	piétinée	environnemental	pelouse rase	profondeur de sol <10cm et absence de lichens buissonnants

A l'aide de ces indicateurs (Tableau IV-2), une couche SIG relative à l'origine des pelouses a été constituée.

Ainsi, à l'échelle de l'île, il apparaît que 51 % des pelouses rases doivent leur existence au piétinement. 41 % des pelouses rases naturelles sont par ailleurs piétinées. La réalisation de cette couche SIG relative à l'origine des pelouses a également permis de quantifier les zones de pelouses côtières actuellement érodées (sol mis à nu, notamment dans les chemins très fréquentés) soit 6 % des surfaces totales.

Figure IV-2 : Bilan du statut des pelouses et de leur probable état par le passé



Les corrélations entre le nombre de touristes fréquentant une zone et les surfaces de pelouses rases piétinées ou le linéaire de chemins dans cette zone apparaissent très significatives¹. Assez logiquement, plus les touristes sont nombreux à fréquenter une zone, plus la superficie de pelouses piétinées et de chemins est importante.

4.1.2 Evaluation des dynamiques de piétinement

Pour mener une réflexion autour des scénarios d'évolution des populations de Craves dans un contexte d'augmentation de la pression touristique, il est indispensable de compléter cet état de connaissances de la situation actuelle (superficie, répartition et origine des pelouses rases) par une estimation des dynamiques de création et d'érosion de ces milieux.

4.1.2.1 Dynamique de création de pelouses rases suite à la fréquentation littorale.

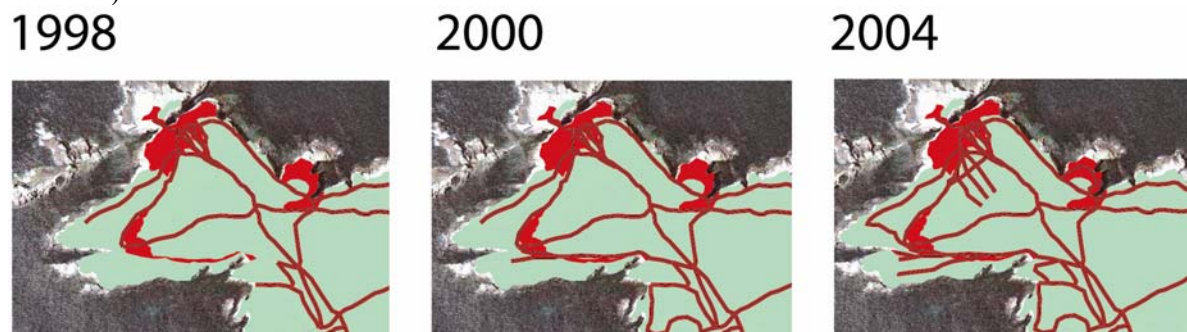
L'évaluation du taux annuel de création de surfaces piétinées est faite à travers une comparaison des linéaires de chemins en 1998, 2000 et 2004 sur l'ensemble de l'île (Fig. IV-3). Entre 1998 et 2004, près de 7,5 Km de chemins côtiers ont été créés soit un taux d'accroissement annuel de 1,1 %. Ce taux de création de chemins, qui apparaît nettement plus fort dans les zones les plus fréquentées², semble a priori plausible : Avec un tel taux, on prédit qu'en 1985, début de l'engouement touristique pour cette île, deux tiers des chemins côtiers existaient déjà. Ce linéaire prédit pour 1985 serait compatible avec l'utilisation traditionnelle de la côte par les insulaires,

¹ Sch = 0,358.Mt + 8004 ; où Sch correspond à la surface de chemin (m²) dans une zone, Mt correspond à la moyenne annuelle de touriste dans la zone ; $R^2 = 0,82$; $F_{1,10} = 46,79$; $P < 0,0001$; Spiet = 1,437. Mt + 9292 ; où Spiet correspond à la surface de pelouse piétinée, Mt correspond à la moyenne annuelle de touriste dans la zone ; $R^2 = 0,82$; ($F_{1,10} = 45,20$; $P < 0,0001$).

² ANOVA $F_{1,10} = 4,89$; $P = 0,05$

génératrice de chemins (accès à la côte pour la pêche etc...). Même calculé sur une période de temps relativement courte, il ne paraît pas surestimé.

Figure IV-3: Exemple d'évolution du linéaire de chemin sur la pointe de Kadoran entre 1998 et 2004. Les zones en rouge correspondent aux zones de pelouses rases piétinées (relevés réalisés en 2000)



4.1.2.2 Dynamique d'érosion du couvert végétal suite à la fréquentation littorale.

Le taux global d'érosion consécutive au piétinement n'a pu être estimé à l'échelle de l'île : L'érosion concerne en effet le plus souvent une succession de petites zones, telles par exemple des portions de chemins, pour lesquelles il est particulièrement difficile d'estimer de manière précise l'évolution.

C'est donc au travers d'un suivi de 12 placettes de pelouses rases, de 1m² chacune, qu'a été estimé ce type d'évolution. Ces placettes ont été photographiées entre 1998 et 2003, à la même période de l'année. La numérisation de ces photographies et l'intégration dans un SIG ont permis d'estimer l'évolution du couvert végétal (cf. Annexe I).

Entre 1998 et 2003, une diminution du recouvrement est constatée avec des différences sensibles entre placettes³ et entre années⁴. Une interaction entre année et profondeur est également détectée⁵. Il apparaît ainsi que les placettes sur sol « mince » (profondeurs de sol < 10 cm) ont un taux d'érosion de l'ordre de 6,6 % ± 2,9 SE / an tandis que les autres (profondeur de sol > 10cm) ont un taux d'érosion nettement plus faible (0,6 % ± 0,5 SE / an).

Si on applique un taux d'érosion annuel de 6,6 % à l'ensemble des pelouses rases sur sol mince et 0,6 % à l'ensemble des pelouses rases sur sol profond, on prédit que les surfaces de sol mis à nu seraient apparues seulement au cours des 7 dernières années. Ce résultat apparaît surestimé et peu plausible au regard de notre connaissance de terrain. On peut donc penser que l'estimation réalisée n'est pas représentative du phénomène d'érosion sur Ouessant ou qu'elle a été surestimée en raison par exemple d'une année exceptionnelle (2003 : pluviométrie faible et température élevée) ou encore que ce taux n'est pas constant mais évolue par exemple en fonction du nombre de touristes. Dans ce dernier cas, si le taux d'érosion est affecté par le taux d'accroissement annuel du nombre de touristes, près d'une douzaine d'années sont nécessaires pour aboutir aux surfaces actuelles mesurées. Enfin, d'après nos estimations, un taux d'érosion annuel voisin de 2 % seulement serait nécessaire sur la période des 20 dernières années pour conduire, à partir des végétations sur sol « mince », à la création de 3,5 ha de superficie mise à nu, comme c'est le cas actuellement.

³ ANOVA $F_{1,12} = 143,10$; $P < 0,0001$

⁴ ANOVA ajusté à l'effet placette $F_{1,12} = 15,29$; $P < 0,002$

⁵ ANOVA ajusté à l'effet placette et année $F_{1,12} = 9,39$; $P < 0,01$

4.2 Impact du piétinement sur la dynamique de population de Craves

4.2.1 Evaluation de l'importance des pelouses rases d'origine anthropique au sein des territoires.

Afin d'estimer l'impact du piétinement sur la population de Craves, la couche d'information géographique relative aux 68 territoires étudiés entre 1998 et 2003 a été associée à celle traitant de l'origine des pelouses rases.

L'impact du piétinement apparaît ici comme particulièrement positif en termes de création d'habitats pour les Craves : 37 % des surfaces totales de pelouses rases à proximité des nids (rayon de 300 mètres) sont en effet des pelouses qui ne doivent leur existence qu'au piétinement. Dans ce même périmètre, seuls moins de 5 % des zones sont érodées. Ces zones érodées concernent en outre, pour partie, des secteurs dont la végétation n'était pas rase à l'origine : certains chemins dégradés traversent en effet des pelouses aérohalines, des landes ou des friches (la hauteur et la densité du couvert végétal incite le public à se concentrer sur les passages créés). Parmi les zones érodées, une partie a donc été créée dans des habitats qui n'étaient de toute façon pas favorables au Crave.

4.2.2 Impact du piétinement en termes de démographie.

En considérant les pelouses créées suite au piétinement et la relation établie entre le nombre de jeunes à l'envol et les superficies de pelouses rases à proximité du nid (Chapitre 1.2.2 et fig. IV-4), l'impact du piétinement contribuerait à augmenter de 20 % la production de jeunes. Ainsi, dans un scénario d'une île sans fréquentation touristique, une production de seulement 1,25 jeunes / couple aurait été attendue comparativement aux 1,57 jeunes produits, taux mesuré sur la période 1998-2003. Pour simuler l'évolution de la population de Craves en fonction de différents scénarios d'impact du piétinement, le modèle (MIC) précédemment construit (chapitre 2.2) a été utilisé et les taux de création ou d'érosion appliqués à l'échelle de l'île (fig. IV-4).

Trois scénarios ont été simulés sur une période 50 ans :

- **Scénario A** : Le nombre de touristes est considéré stabilisé au **niveau actuel**, et aucune modification d'habitats n'est notée ($S_0 = 0,32$; nombre de jeunes à l'envol par couple $F = 1,57$).
- **Scénario B** : En **absence de fréquentation touristique**, l'impact du piétinement est annulé : Les pelouses rases d'origine anthropique sont remplacées par des pelouses aérohalines, habitat non sélectionné par le Crave et les zones mises à nues sont remplacées par des pelouses rases. ($S_0 = 0,32$ et nombre moyen de jeunes à l'envol par couple $F = 1,25$).

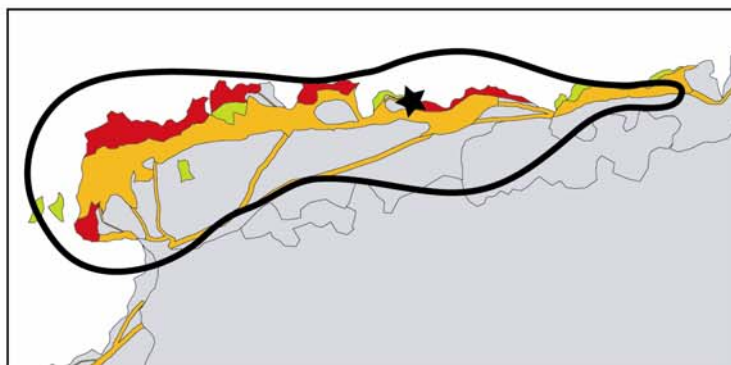
Le scénario suivant prend en compte **une dynamique d'accroissement de la fréquentation** touristique avec deux versions **C1** et **C2**, justifiées par l'incertitude du taux d'érosion, notamment des pelouses rases sur sol mince.

- **Scénario C1** : Le nombre de touristes augmente annuellement de manière déterministe (+2500 touristes supplémentaires par an : tendance actuelle observée). Le taux de création de chemins est alors de 1,1 % en 2005 et suit une augmentation proportionnelle à celle des touristes. Le taux d'érosion est de 6,6 % sur sol mince (< 10 cm) et de 0,6 % sur sols plus profonds (> 10 cm) en 2005, ces deux taux augmentent proportionnellement au nombre de touristes. Le succès reproducteur F varie proportionnellement aux surfaces de pelouses rases, avec comme base $F = 1,57$ l'année t_0 ($S_0 = 0,32$).
- **Scénario C2** : Il est identique à C1, excepté le taux d'érosion sur sol mince (profondeur < 10 cm), fixé ici à 2 % et considéré comme constant.

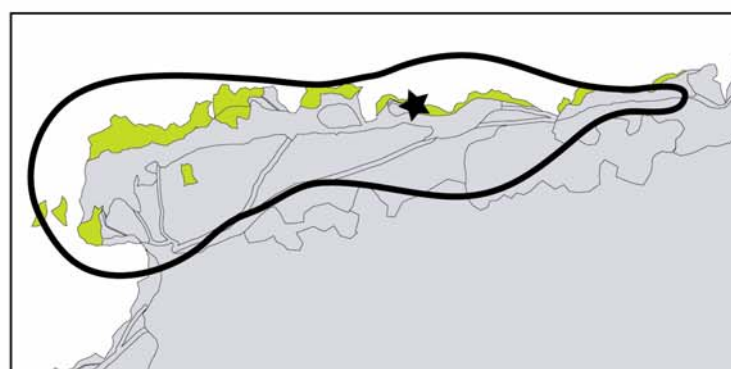
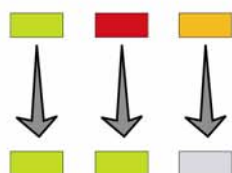
Figure IV-4 : Représentation des scénarios à l'échelle d'un territoire.

Situation actuelle (Scénario A)

- Pelouse rase non piétinée
- Pelouse rase piétinée mais probablement anciennement pelouse rase
- Pelouse rase créée par le piétinement
- Limite du territoire
- Emplacement du nid



Scénario sans touriste (Scénario B)



Scénario avec touristes (Scénario C1 et C2)

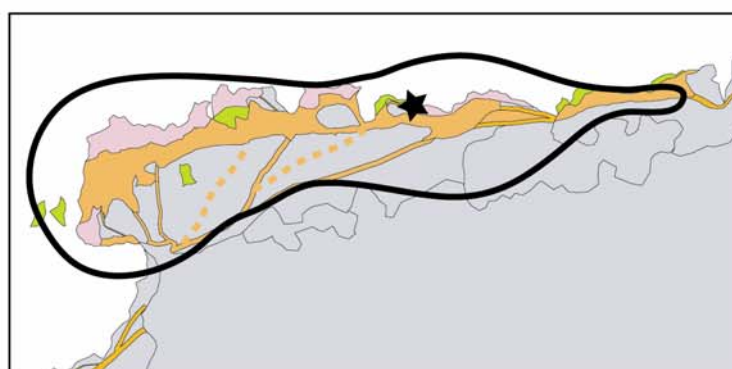
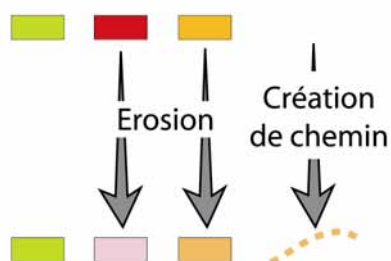
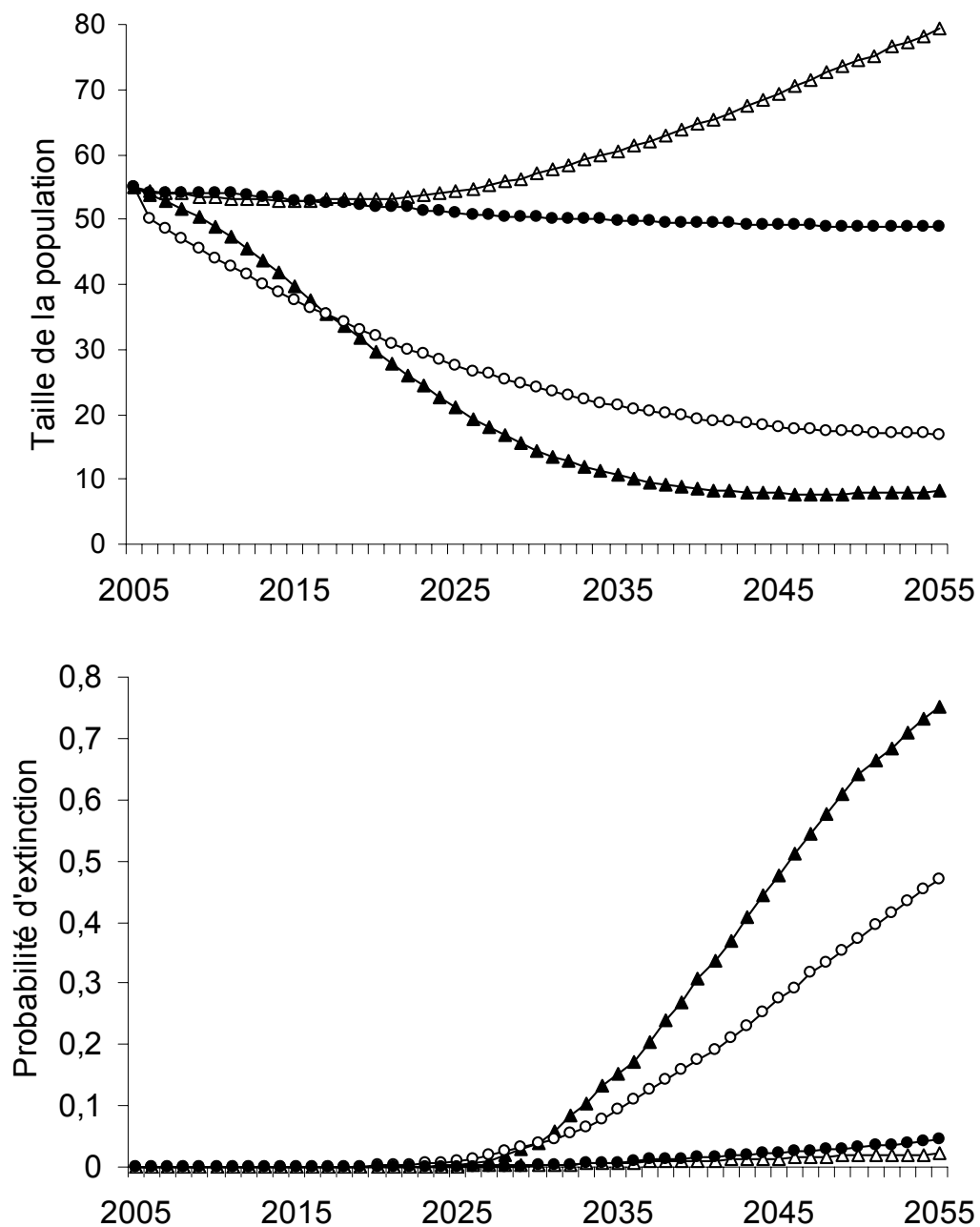


Figure IV-5 : Trajectoire des populations en fonction des modèles. Scénario A (●), B (○), C1 (▲), C2 (△). [Itérations = 2500 ; $N_0=55$; la structure d'âge à l'initialisation correspond à la structure d'âge stable matricielle].



La comparaison des scénarios A et B permet de mettre en évidence l'effet positif que le tourisme a eu en termes de création d'habitats. Sans les pelouses rases créées par le piétinement, la population a une forte probabilité de disparaître avant 50 ans (48 %). En revanche, le devenir de ces habitats et donc de la population de Craves dans un contexte d'accroissement du tourisme divergent fortement selon le paramétrage du taux d'érosion effectué : Dans un cas la population a 75 % de chances de disparaître (scénario avec une érosion de 6 % des pelouses rases sur sol mince) et dans l'autre cas (2 % d'érosion) ses effectifs augmentent pour atteindre 80 individus et une probabilité d'extinction d'à peine 1 au bout de 50 ans %.

Conclusions du chapitre IV

Actuellement, en termes de piétinement, la fréquentation touristique du littoral ouessantien semble avoir un impact positif sur la population de Craves. Le piétinement de végétation « haute », telles les pelouses aérohalines, conduit à accroître significativement les zones favorables à l'alimentation des Craves et les zones mises à nu apparaissent de superficie relativement modeste.

Il peut en revanche en être autrement, si l'on considère, d'un point de vue dynamique, l'impact de l'augmentation de la fréquentation touristique sur les habitats et par conséquent sur la dynamique de la population.

Les deux scénarios, qui simulent une augmentation de la fréquentation touristique, divergent fortement : l'un prédit une légère augmentation et l'autre un fort déclin de la population. Cette divergence provient notamment de l'incertitude de l'estimation des dynamiques d'érosion des pelouses rases naturelles piétinées.

Etant donnés les enjeux (maintien de la population de Craves, risque de disparition des pelouses rases dont certaines abritent de nombreuses espèces rares et protégées [Article n°8], impact paysager négatif des zones érodées), un observatoire de l'état des pelouses mériterait d'être réalisé. Plus encore, une gestion réfléchie de la fréquentation du littoral apparaît importante à engager. Elle pourrait entre autres consister à limiter au possible le piétinement des pelouses rases naturelles, compte tenu de leur fragilité comparée à celle des pelouses d'origine anthropique. Rediriger les cheminements des touristes vers des pelouses aérohalines, plutôt que vers les pelouses rases naturelles, générerait en outre des pelouses rases favorables aux Craves, des pelouses plus « résistantes » au piétinement et des milieux susceptibles d'accueillir de nouvelles stations de plantes menacées [Article n°8].

Pour des raisons de clarté, nous avons ici dissocié l'évaluation de l'impact positif de la fréquentation touristique de son impact négatif (dérangement : chapitre III). Or seule une évaluation du bilan « net » de la fréquentation touristique et de son évolution est pertinente dans une perspective de conservation de la population. Elle est abordée dans le chapitre suivant.



CHAPITRE V

Hiérarchisation des pressions affectant la dynamique de population et interactions entre ces facteurs



Certains éléments de ce chapitre ont fait l'objet :

d'une communication affichée

Kerbiriou C., Rouan M. & Levrel H. 2006 The Chough on Ouessant : a society-nature interaction indicator modelled with Multi-Agent System. European 1st Congress of Conservation Biology, Eger Hongrie 22-26 août 2006.

d'une communication orale

Gourmelon F., Bioret F., Chlous-Ducharme F., Rouan M., **Kerbiriou C.**, Levrel H., Guerneur Y. & Etienne M. Modélisation nature-société : approche pluridisciplinaire dans une Réserve de biosphère insulaire. Colloque: Interactions Nature-Société, analyse et modèles. La Baule France juin 2006.

d'une soumission pour publication

Article n° 9 :

Kerbiriou, C., Levrel, H., Robert, A. & Le Viol, I. A bird population viability as an interaction indicator of nature-society. *En préparation*.

Article n° 10 :

Levrel, H., **Kerbiriou, C.**, Couvet D. & Weber J. OECD Pressure-State-Response indicators for managing biodiversity : A realistic perspective for a French Biosphere Reserve. *Soumis à Society and Natural Resources*

Article n° 11 :

Levrel H., Etienne M., **Kerbiriou C.**, Le Page C., Rouan M. Co-modeling approach and transaction costs : some outputs from a MAB project in the island of Ouessant. *Soumis à Ecology & Society*

La modélisation de la dynamique de population de Craves et des processus d'évolution des pelouses rases au sein d'un Système Multi-Agents, présentée dans ce chapitre, a été réalisée en collaboration avec Mathias Rouan (Ingénieur de Recherche CNRS Laboratoire Géomer /Institut Universitaire Européen de la Mer / Université de Bretagne).

Le développement du Système Multi-Agents est issu du projet Man And Biosphere - Institut Français de la Biodiversité : "*Organisation de l'accès aux ressources et biodiversité, application aux Réserves de Biosphère françaises*" coordonné par Michel Etienne (Chargé de Recherche INRA, Avignon). L'équipe qui s'est constituée autour du SMA Mer d'Iroise était composée de Frédéric Bioret (Ecologue Botaniste, Professeur), Michel Etienne (Modérateur, Chargé de Recherche), Frédéric Flous Ducharme (Ethnologue, Maître de Conférences), Françoise Gourmelon (Géographe, Directrice de Recherche CNRS), Yvon Guerneur (Ornithologue, Directeur du CEMO et cadre PNRA sur Ouessant), Christian Kerbiriou (Ecologue, Doctorant), Harold Levrel (Socio-Economiste, Doctorant), Mathias Rouan (Modélisateur, Ingénieur CNRS).

Hierarchisation des pressions affectant la dynamique de population et interactions entre ces facteurs

5.1. Impact conjoint du dérangement, du piétinement et de l'enfrichement à l'aide du Modèle Individu Centré

5.1.1 Hierarchisation des pressions

Trois grands types de pression liés à deux phénomènes principaux ont été distingués : La fréquentation touristique du littoral génère simultanément deux effets susceptibles d'influencer la dynamique de la population de Craves :

- un impact négatif sur la survie des jeunes oiseaux lié au dérangement (chapitre III).
- un impact sur les habitats au travers du piétinement qui peut être positif ou négatif selon son intensité. Les simulations réalisées dans le chapitre précédent ont révélé une forte disparité de viabilité des populations, qui s'explique par l'incertitude liée au taux d'érosion des pelouses rases sur sol mince (chapitre IV).

La dynamique d'enfrichement consécutive à l'abandon progressif des pâtures, qui a conduit à une augmentation considérable des surfaces de friches à fougères et ronces, s'est très probablement traduite par une régression de la population de Craves (chapitre II). Si l'impact a probablement été considérable par le passé, il serait désormais faible.

Dans le but de hiérarchiser l'importance de ces différentes pressions, cinq scénarios ont été testés

● **Scénario A** : La pression touristique en termes de dérangement et d'impact sur les pelouses rases continue de s'accroître au rythme actuel :

- Le nombre de touristes en août augmente de manière déterministe (700 touristes supplémentaires chaque année ce mois là, ce qui correspond à la tendance moyenne sur la période 1998-2005). La survie première année S_0 est affectée selon la relation établie au chapitre 2.2.1¹. Le nombre de touristes à t_0 (2005) est de 32150 et la survie de 0,32.
- Le taux de création de chemins est de 1,1 % à t_0 et suit une augmentation proportionnelle à celle des touristes. Le taux d'érosion annuel est considéré **fort** : A t_0 il est de 6,6 % sur les sols minces (<10 cm) et de 0,6 % sur les sols plus profonds (>10 cm). Ces 2 taux augmentent proportionnellement au nombre de touristes. Le succès reproducteur F varie proportionnellement aux surfaces de pelouses rases avec comme base $F = 1,57$ l'année t_0 .

● **Scénario B** : Identique au scénario A, excepté un taux d'érosion plus **faible** (2 %) et constant sur les pelouses à sol mince (<10 cm).

● **Scénario C** : Identique à A mais à l'impact du piétinement sur les habitats s'ajoute l'enfrichement des milieux, estimé ici par une "évolution" de 0,5 % par an des habitats favorables en pelouses aérohalines ou landes (habitats non sélectionnés).

● **Scénario D** : Identique au scénario B auquel s'ajoute une pression d'enfrichement (0,5 %)

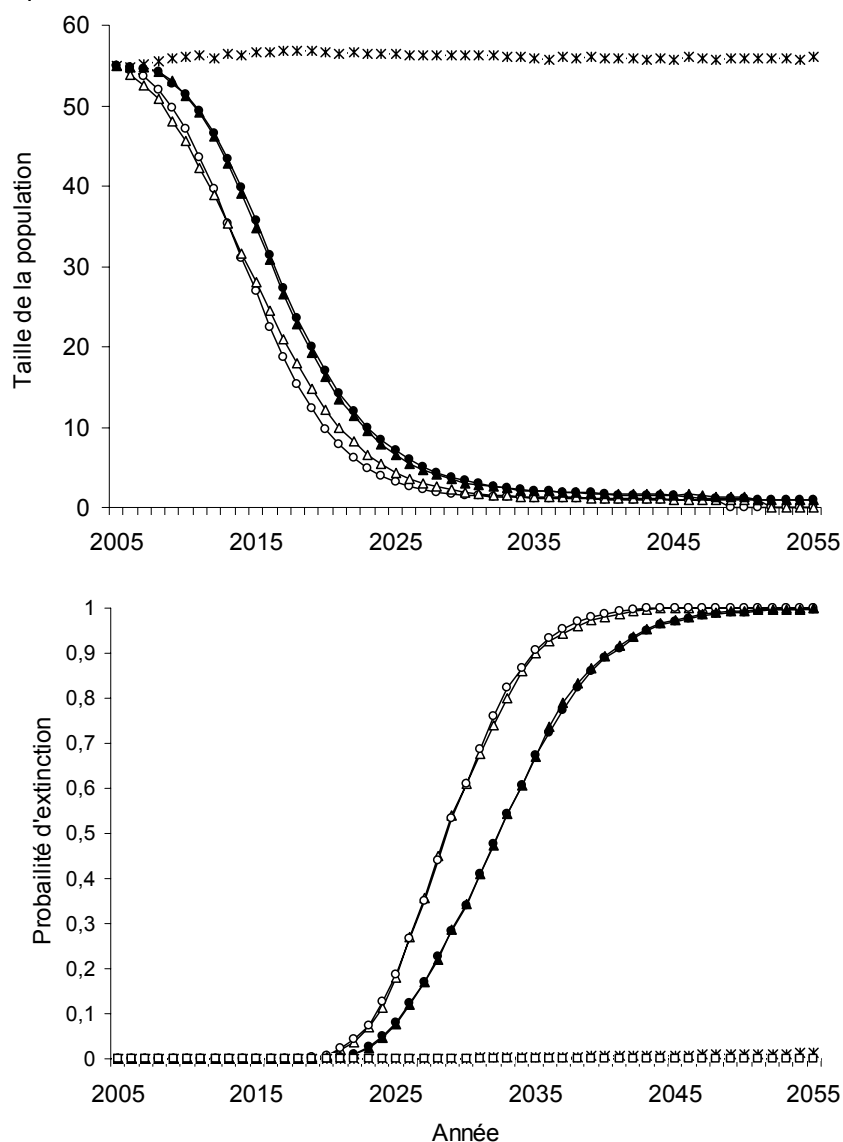
● **Scénario E** : Les facteurs influençant la démographie de la population sont maintenus au niveau actuel (i.e. $S_0 = 0,32$; $S_I = 0,82$; S_2 à $S_{I2} = 0,82$; $S_v = 0,27$; $P = 1,6$).

¹ $S_0 = S_A \cdot S_{année}$; $S_A = (1 - 1/(1 + \exp(10,11 - 0,29 \cdot xt)))$; $S_{année} = 0,491$; S_0 ne peut être inférieur à 0,1 en partant de l'hypothèse qu'il reste toujours quelques petites zones sans dérangement touristique comme l'île Keller

Tableau V-1 : Récapitulatif des paramétrages des différents scénarios

Facteurs affectant la survie 1 ^{ère} année		Facteurs affectant production de jeunes (P)		
Dérangement		Piétinement Habitat		
	Tendance à l'augmentation	Taux de création des pelouses rases	Taux d'érosion des pelouses rases	Taux d'enfrichement
Scénario A	Oui	Oui	Oui et fort	Non
Scénario B	Oui	Oui	Oui et faible	Non
Scénario C	Oui	Oui	Oui et fort	Oui
Scénario D	Oui	Oui	Oui et faible	Oui
Scénario E	Non ($S_0 = 0,32$)		Non ($P = 1,6$)	

Figure V-1 : Taille de population moyenne pour les trajectoires non éteintes (haut) et probabilités d'extinction cumulées (bas) en fonction des scénarios. Scénario A (●), B (○), C (▲), D (△), E (*). [Itérations = 2500 ; $N_0=55$; la structure d'âge à l'initialisation correspond à la structure d'âge stable matricielle].



On constate que lorsque l'impact du dérangement sur la survie des jeunes oiseaux est intégré dans les scénarios (A, B, C, D), ceux-ci se caractérisent par une extinction à court terme.

Pour rappel, des incertitudes demeuraient sur l'évolution des habitats favorables aux Craves, que ce soit sous l'impact de la fréquentation touristique ou de l'enfrichement. A titre d'exemple, les simulations dans le chapitre IV (4.2.2) relatives à l'impact du piétinement laissaient apparaître deux tendances de dynamiques opposées : L'une, caractérisée par un taux d'érosion fort des pelouses rases naturelles, conduisait à une stabilisation de la population à un niveau particulièrement faible et donc soumis à de fortes probabilités d'extinction. L'autre, prévoyant un taux d'érosion faible, voyait la population augmenter avec une probabilité d'extinction faible. De même, des incertitudes demeuraient à propos du taux de disparition de ces habitats liés à l'enfrichement (faible ou nul, cf. chapitre II).

Or ici, ces incertitudes n'apparaissent que très secondaires comparées à l'impact du dérangement. Quel que soit le scénario envisagé (érosion faible ou forte), la population est en effet vouée à l'extinction dès lors que le dérangement augmente.

Par conséquent, la diminution de la survie des jeunes oiseaux suite à l'accroissement du dérangement touristique apparaît comme la principale pression sur la dynamique de la population.

Le seul scénario assurant la viabilité de l'espèce à moyen terme est le *statu quo*, c'est-à-dire l'absence d'accroissement du dérangement et de piétinement, qui voit la population se maintenir à un effectif proche de l'effectif observé actuel (55 individus).

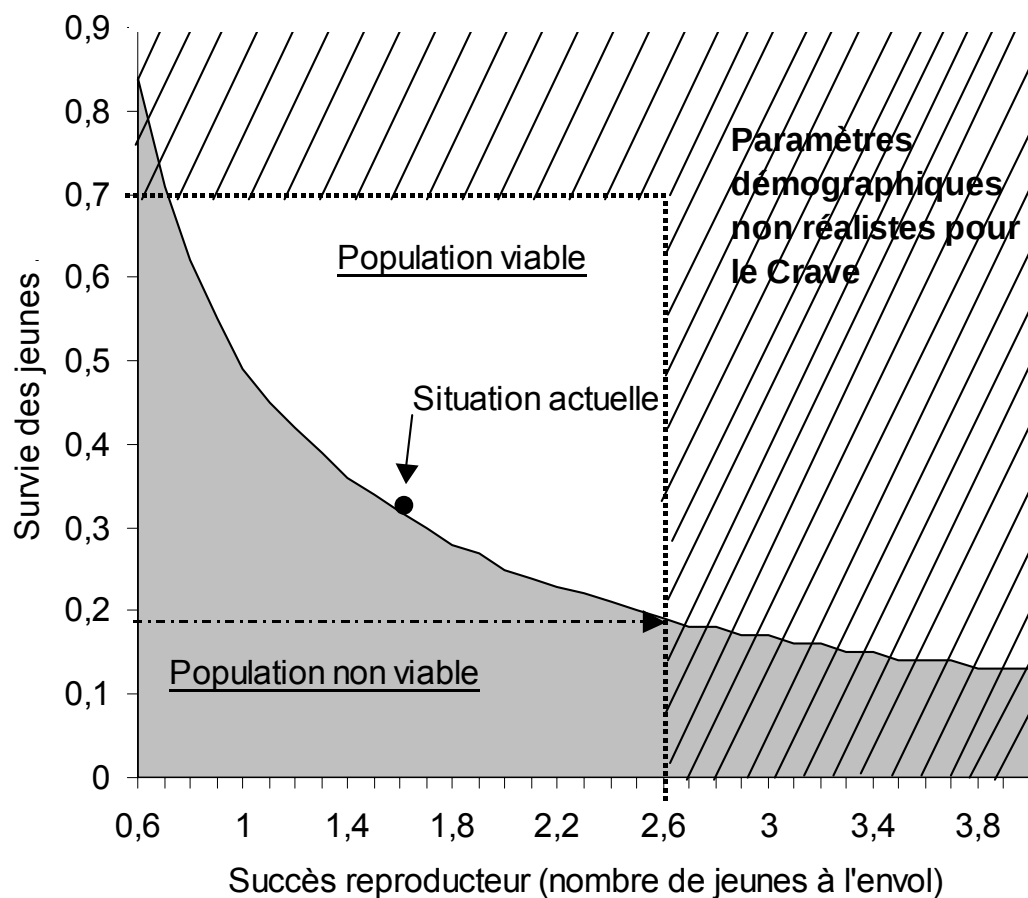
5.1.2. Domaine de viabilité de la population.

Après avoir identifié la principale pression sur la viabilité de la population, il apparaît nécessaire de savoir dans quelle mesure cette pression pourrait être compensée par l'amélioration de la productivité (nombre de jeunes à l'envol).

En utilisant le Modèle Individu Centré développé précédemment, nous avons fait varier la fécondité (de 0 à 4 jeunes par couple) et la survie de 1^{ère} année (de 0 à 1) dans le but de délimiter le domaine de viabilité de la population. La population a été considérée comme "potentiellement viable" à court terme lorsqu'elle présentait un taux d'accroissement supérieur ou égal à 0,995 (simulations sur 20 ans, calcul du taux de l'accroissement sur les cinq dernières années de simulation).

Ainsi, lorsque la survie 1^{ère} année est inférieure à 0,19, la production de jeunes nécessaire pour maintenir la population "potentiellement viable" atteint les 2,6 jeunes/couple (fig. V-2) ce qui correspond à la valeur maximale réaliste pour cette espèce [Article n°4]. En termes de gestion, cela implique que lorsque la survie 1^{ère} année sera inférieure à 0,19, il ne sera plus possible, en termes démographique, de compenser la "surmortalité" par une augmentation de la production, via par exemple l'aménagement de surfaces favorables à proximité des nids. Selon la relation établie au chapitre 3.2.2, une survie 1^{ère} année de 0,19 correspondrait à une fréquentation de 40000 touristes en août. Si l'accroissement de la fréquentation touristique continue au rythme actuel, ce nombre pourrait être atteint à l'horizon 2017. A court ou moyen terme, des mesures de gestion doivent donc être prises pour limiter le dérangement.

Figure V-2 : Impact conjoint de la survie juvénile et du succès reproducteur sur la viabilité de la population. [Itérations = 2500 ; $N_0 = 55$; la structure d'âge à l'initialisation correspond à la structure d'âge stable matricielle].



5.1.3. Résilience de la population.

A moyen terme, si l'objectif du gestionnaire est de conserver la population de Craves, il est évident que celui-ci sera conduit à adopter une stratégie de gestion tenant compte de l'évolution probable des pressions, notamment celle de la fréquentation touristique. On peut dès lors s'interroger sur le niveau de population à maintenir. Comme nous l'avons vu précédemment, plusieurs scénarios prédisent des populations **stables** à des abondances différentes (de 45 à 85 individus). Dans ces cas, les **probabilités d'extinction** sont toutes inférieures à 10 % à 50 ans.

mais ces différents scénarios impliquent des efforts de gestion très variés notamment en termes de coût économique, si l'on considère entre autres la réduction du flux touristique. A ces critères de décision (stabilité de la population, coûts économiques...) mériterait d'être ajoutée la **résilience** de la population, c'est-à-dire sa capacité à revenir à son état initial après perturbation. Plusieurs perturbations se sont en effet traduites dans le passé par la disparition brutale de plusieurs individus, comme par exemple :

- la survenue d'événements climatiques particuliers (comme ce fut le cas lors de l'hiver 1987-88 où plusieurs jours d'enneigement consécutifs avait conduit à la disparition de plusieurs individus. Ainsi, au printemps 1988 la population comptait quatre couples reproducteurs en moins, Guermeur 1988).
- l'apparition d'un prédateur occasionnel (cas du Faucon pèlerin (*Falco peregrinus*) en migration ou en hivernage *comm. pers.* M. Vaslin).
- des destructions "involontaires" lors de partie de chasse (Y. Guermeur *comm. pers.*).

On peut dès lors se demander quelle est la taille minimale de population qui garantit son maintien à long terme face à de telles perturbations.

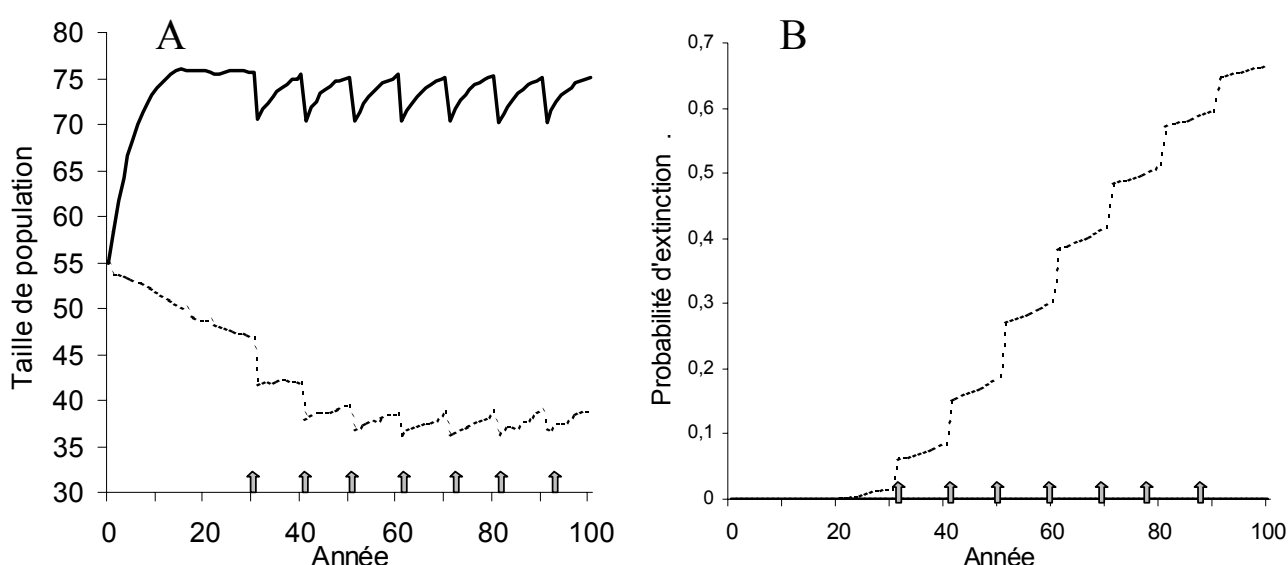
Pour tester les capacités de résilience de la population, une perturbation récurrente prenant la forme d'une disparition brutale de cinq individus tous les 10 ans a été intégrée au Modèle Individu Centré. Dans la réalité, cette perturbation correspond à des épisodes d'enneigement d'une durée de plus de trois jours, qui surviennent justement avec une fréquence d'environ 10 ans selon les données Météo France (Données météorologiques de la station de l'île d'Ouessant).

Deux scénarios ont été testés. Tous deux simulent le devenir d'une population soumise à des événements stochastiques récurrents (tous les 10 ans), dont le premier ne se produit que lorsque la population a atteint l'âge de 30 ans, c'est-à-dire un certain niveau d'équilibre.

- **Scénario A** : Il modélise le devenir d'une population présentant un taux de fécondité fixe à 1,6 jeunes par couple et une survie juvénile affectée par le nombre de touristes, ce dernier variant inter-annuellement selon une loi normale avec comme moyenne 32150 et un écart type de 5350. Il s'agit d'un scénario où la fréquentation touristique se situe au niveau actuel (cf. chapitre 3.2 fig. III-9).

- **Scénario B** : Il se différencie du scénario A par le fait que le nombre de touristes varie inter-annuellement selon une loi normale dont la moyenne est cette fois-ci de 16500. Dans ce cas, la fréquentation touristique est à un niveau où le dérangement engendré n'aurait pratiquement pas d'effet sur la survie des oiseaux de 1^{ère} année (cf. chapitre 3.3 ; fig. III-11).

Figure V-3 : Taille moyenne des populations non éteintes (A) et probabilités d'extinction cumulée (B) face à des événements stochastiques ($\uparrow$) : scénario A (ligne pointillée), scénario B (ligne continue). [Itérations = 2500 ; $N_0=55$; la structure d'âge à l'initialisation correspond à la structure d'âge stable matricielle].



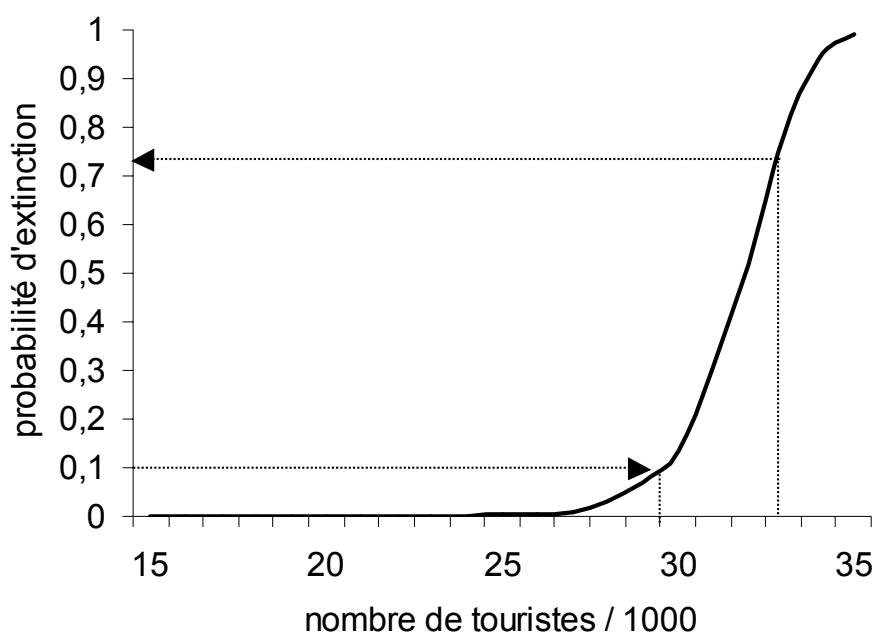
Ainsi, d'après ce modèle, lorsque le nombre de touristes est au niveau actuel (32500, scénario A), le taux d'accroissement de la population n'est plus suffisant pour faire face aux événements catastrophiques : La population décline inexorablement (fig. V-3) et la probabilité d'extinction cumulée après 35 ans, soit trois événements catastrophiques, atteint 30%.

Lorsque le nombre de touristes n'est par contre que de 16500 (scénario B), la population retrouve son niveau initial avant le déclenchement de l'événement catastrophique suivant : La population est alors globalement stable (fig. V-3) et sa probabilité d'extinction cumulée après 35 ans d'événements catastrophiques se révèle inférieure à 0,1 %.

Malgré une apparente stabilité de la population dans un contexte de non évolution des pressions (Scénario E, fig. V-1 : pas d'augmentation de la fréquentation touristique, ni de dynamique d'enrichissement dans le futur), il apparaît donc que la fréquentation touristique actuelle (32500 touristes en août) influe directement sur la capacité de résilience de cette population de Craves et puisse avoir un coût important en termes de probabilité d'extinction. L'apparition de catastrophes à intervalles réguliers est assez peu réaliste et n'a été modélisée que pour clarifier la réaction de la population après une disparition brutale d'individus. De plus, les scénarios testés sont assez contrastés. On peut donc se demander ce qui se passe pour des fréquentations comprises entre 16500 et 32500 touristes en août.

Pour estimer l'évolution des probabilités d'extinction en fonction du nombre de touristes en août, 26 séries de simulations ont été réalisées : de 15000 à 40000 touristes selon une incrémentation de 1000 touristes. Pour chacune de ces 26 séries de simulations 2500 itérations ont été réalisées. Les simulations se déroulent sur un pas de temps de 80 années. Les événements catastrophiques n'interviennent qu'à partir de la 30^{ème} année, de façon stochastique selon une Loi normale de moyenne 10 et non plus à intervalles fixes de 10 ans, comme précédemment. Chaque perturbation correspond à la disparition brutale d'individus selon une loi de poisson de moyenne 5. La valeur retenue est alors la probabilité d'extinction cumulée sur une période de 50 ans de perturbation (fig.V-4). Les valeurs des autres modalités sont conservées (fécondité fixe à 1,6 ; relation entre survie juvénile et nombre de touristes; fluctuation touristique autour d'une moyenne donnée).

Figure V-4 : Probabilité d'extinction cumulée en fonction du nombre de touristes en août et de l'apparition d'événements catastrophiques et stochastiques. [$N_0 = 55$; la structure d'âge à l'initialisation correspond à la structure d'âge stable matricielle].



Ainsi, au delà d'une fréquentation annuelle de 27000 touristes, la probabilité d'extinction cumulée sur 50 ans (soit en moyenne seulement 5 perturbations) augmente considérablement (Fig V-4):

1 % pour 27000 touristes
10 % pour 29000 touristes
+70 % pour 32500 touristes
et extinction quasi sûre au delà de 35000 touristes

La résilience d'une population face à des perturbations environnementales (stochasticité environnementale) dépend de sa capacité de charge (qui fait écho ici à la limitation des sites de reproductions) et de son taux de croissance intrinsèque (Lande 2002 , Lande 1993). La prise en compte conjointe de ces trois aspects (perturbation, limitation des sites et taux de croissance) met ici en évidence leur synergie et l'impact potentiellement très délétère de la réduction des taux vitaux (survie de 1^{ère} année) par les dérangements touristiques. Si la population de Craves peut donc apparaître relativement stable et viable pour une fréquentation touristique de 32500 visiteurs au mois d'août (chapitre III), la prise en compte de ses capacités de résilience révèle sa grande fragilité à un tel niveau.



5.2. Les Systèmes Multi-Agents, un outil pour la biologie de la conservation ?
Apports et potentialités du SMA développé dans la Réserve de Biosphère de la Mer d'Iroise
pour la problématique de conservation de la population de Crave d'Ouessant

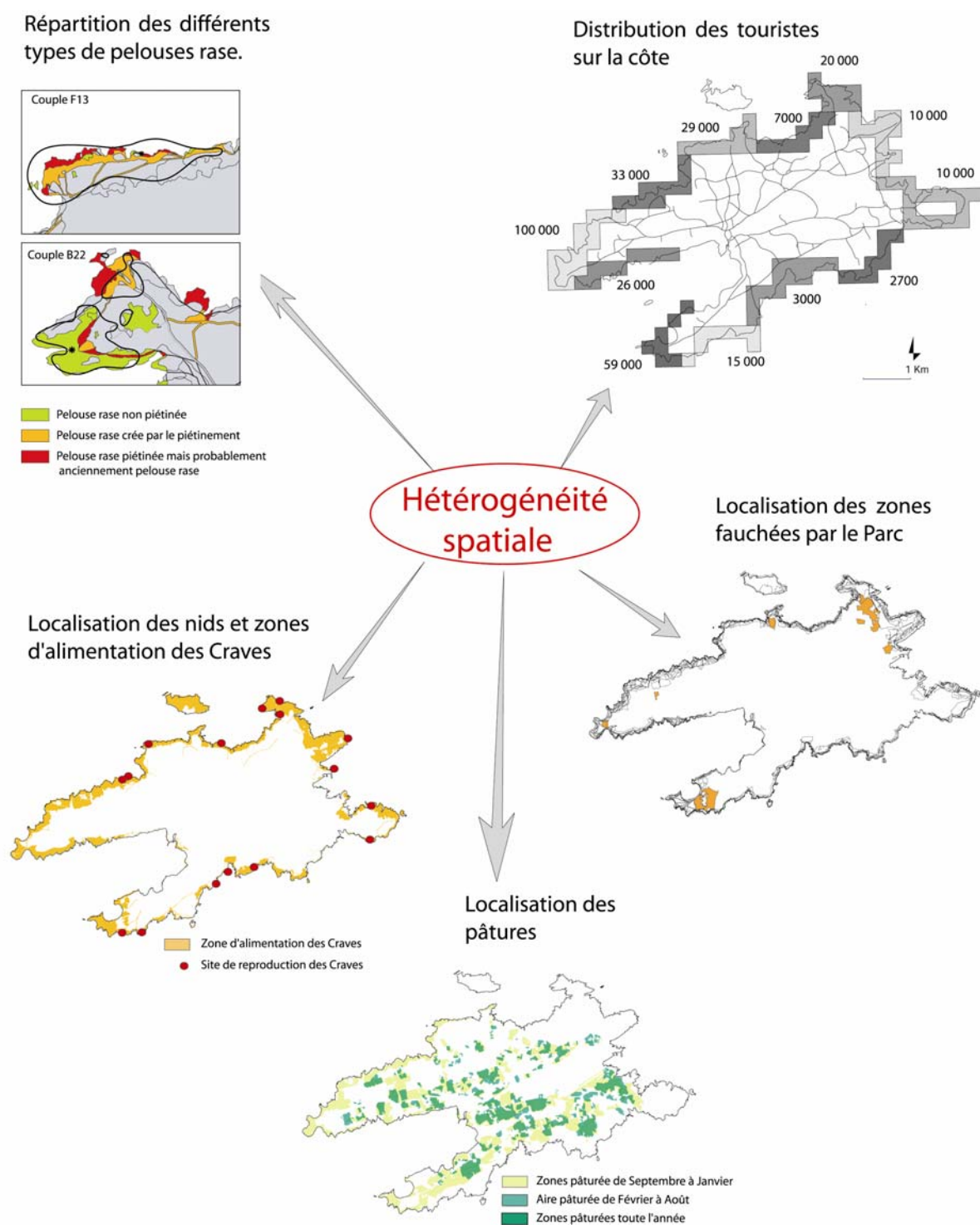
5.2.1 Limite des modèles non spatialisés et potentialité des Systèmes Multi-Agents

La Modélisation Individu Centrée (MIC) non spatialisée, développée dans les parties précédentes présente certaines lacunes comme la **non intégration de l'hétérogénéité spatiale** (fig. V-4). Or, du fait de la variabilité spatiale particulièrement élevée de la fréquentation touristique (allant par exemple de 2700 à 100000 touristes par an selon les zones ; fig. V-5), l'impact sur la végétation dans un scénario d'accroissement de cette fréquentation ne sera évidemment pas homogène : certaines zones seront plus touchées que d'autres.

Les différents habitats ne sont en outre pas distribués uniformément et ne réagissent pas de la même façon à la fréquentation (taux d'érosion différents par exemple). La tendance moyenne d'évolution des habitats estimée dans le chapitre III est donc peut-être sensiblement éloignée de ce qui pourrait se produire : Si les habitats fragiles se trouvaient dans les zones les plus fréquentées, l'érosion pourrait être beaucoup plus forte que prévue et la dynamique de la population de Craves considérablement plus affectée.

De plus, le modèle MIC relie directement les variations de surfaces d'habitats à celles du succès reproducteur sans prendre en considération la localisation spatiale des habitats et les potentialités d'exploitation par les couples reproducteurs. En effet, plus une parcelle d'habitat favorable est éloignée du site de reproduction, plus sa probabilité d'être utilisée diminue (fig. I-6) au point de ne plus être utilisée du tout (fig. I-7). Ainsi les phénomènes qui se produisent dans des zones distantes des sites de reproduction pourraient n'avoir aucun effet sur le succès reproducteur.

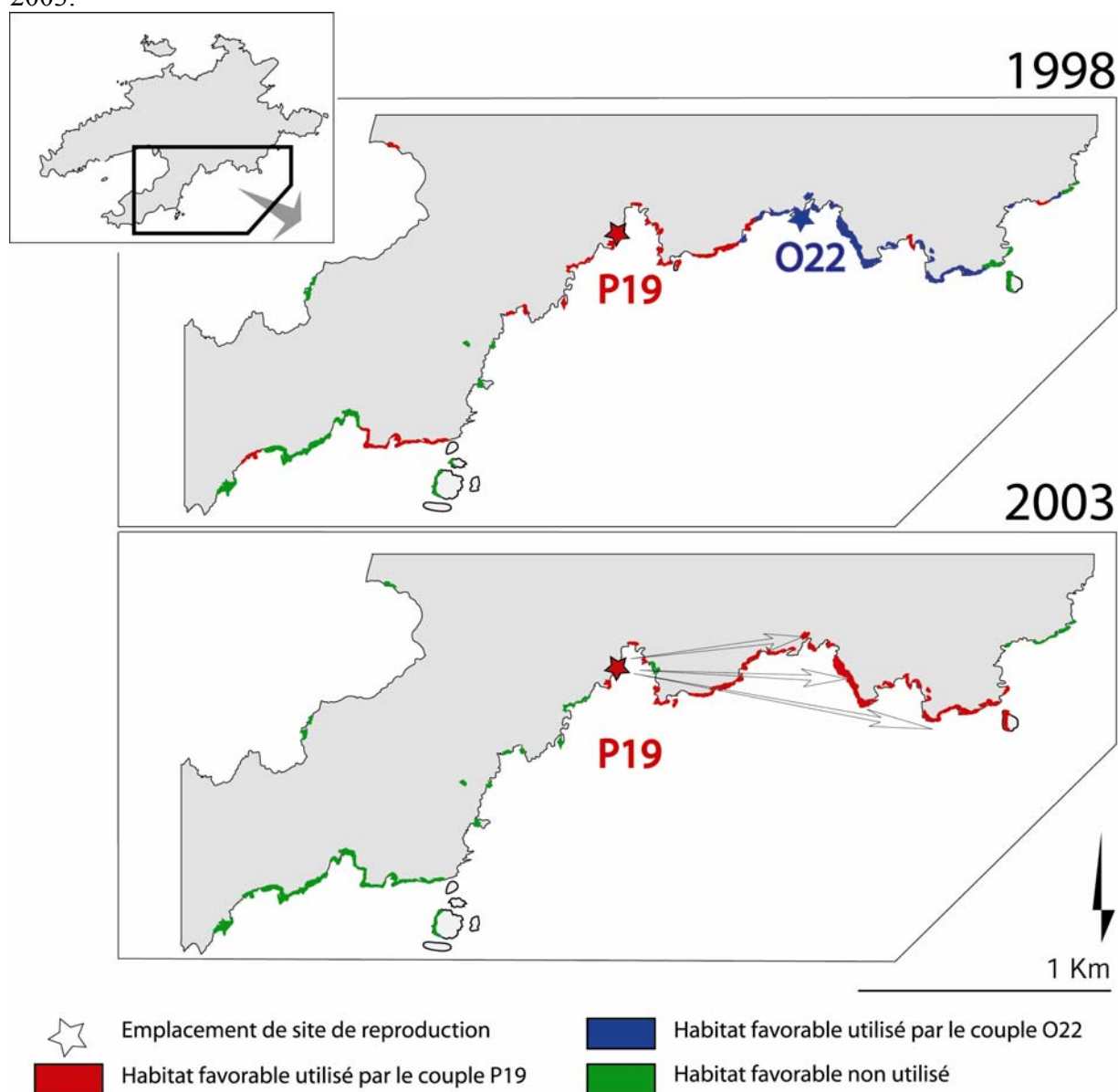
Figure V-5 : Exemples d'hétérogénéité spatiale au niveau des pressions (fréquentation touristique, dynamique d'enfrichement et de pâturage), de l'état des ressources (pelouses rases, site de reproduction...) et des premières réponses apportées par le gestionnaire (fauche).



Lorsque des surfaces d'habitats favorables évoluent, le modèle MIC affecte le succès reproducteur proportionnellement à leurs variations. Un taux de croissance moyen est alors attribué à l'ensemble des femelles reproductrices.

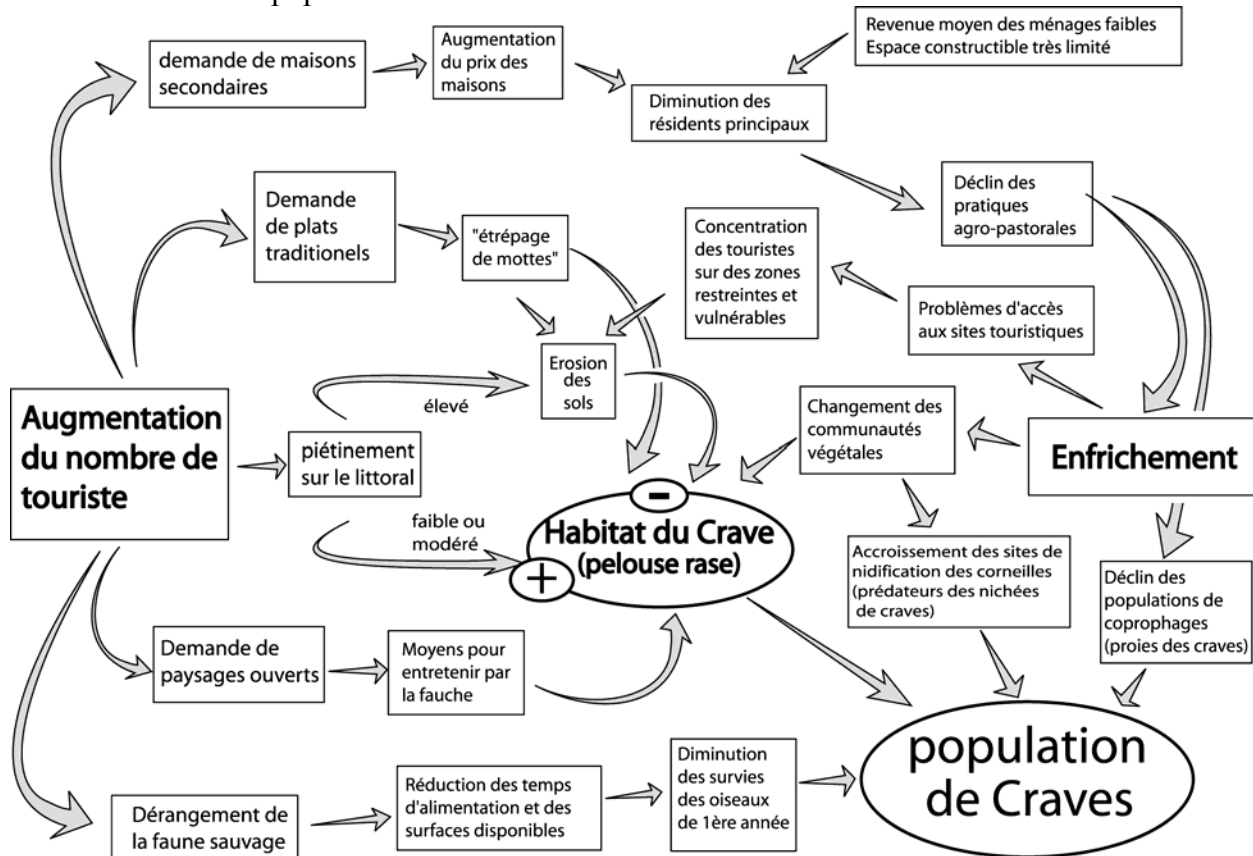
Une approche plus réaliste serait de considérer la capacité des Craves à évaluer l'évolution de la disponibilité des ressources et à adapter la configuration de leur territoire. En effet, dans le chapitre 1.2.2., il a été démontré que pour un site de reproduction donné, le succès reproducteur était corrélé aux variations inter-annuelles de la qualité du territoire. Dans les faits, lorsqu'un site de reproduction n'est pas utilisé une année donnée, le couple voisin s'approprie bien souvent les surfaces disponibles (fig. V-5) et s'approprie notamment les parcelles d'habitats favorables proches en délaissant éventuellement celles trop éloignées qui ne lui sont plus nécessaires. Il reconfigure alors son territoire et le succès reproducteur des "survivants" peut se trouver amélioré. A titre d'exemple, lors de la disparition du couple O22 (fig V-5), les Craves utilisant le site P19 se sont mis à exploiter 18 % de surface en plus, notamment majoritairement dans le « territoire » laissé vacant, et ont "abandonné" certains secteurs éloignés.

Figure V-5 : Exemple de l'évolution de l'espace utilisé par le couple du site P19 entre 1998 et 2003.



Enfin, les dynamiques sociales et leurs relations avec les dynamiques naturelles ont jusqu'à présent été faiblement explicitées : l'enfrichement de l'île a été résumé à un taux fixe. Or les différentes pressions identifiées sur Ouessant sont complexes et interdépendantes (fig. V-6)

Figure V-6 : Exemple de la complexité des liens existant entre les dynamiques d'enfrichement, du tourisme et de la population de Crave



Pour aller au-delà, c'est-à-dire mieux comprendre et modéliser la complexité de la situation, pour pouvoir proposer des mesures de gestion plus concrètes et mieux comprises par les acteurs locaux, il est nécessaire d'intégrer la dimension spatiale des ressources, les règles d'utilisation de l'espace (pour les Craves, la configuration des territoires, pour les éleveurs, les droits d'accès à leurs terrains...) et les liens entre dynamique naturelle et dynamiques sociales et ce à différents niveaux d'intégration et pas de temps.

Dans ce contexte, les Systèmes Multi-Agents (SMA) peuvent apparaître comme un moyen

- de réflexion,
- d'acquisition de connaissances,
- de prospective,
- d'aide à la décision pour les gestionnaires (Commune, Parc, Réserve MAB)
- et de communication entre gestionnaires et population locale.

En effet, un SMA est constitué d'un ensemble de processus informatiques se déroulant en même temps dans un espace donné où plusieurs agents "vivent", communiquent entre eux et se partagent des ressources. Les **agents communicants et localisés** peuvent être aussi bien des individus (par exemple des résidents secondaires ou des Craves...), des groupes sociaux (éleveurs de moutons) ou même des institutions (Parc Naturel Régional, Commune...). L'attrait

des SMA réside notamment dans leur capacité à formaliser la coordination entre des agents communicants. La modélisation intègre les processus qui déterminent l'interaction entre agents et ressources. Dans le modèle développé ci-après, les Craves se font une **représentation de la ressource disponible (habitat avorable)**, représentée par les habitats favorables à proximité d'un site de reproduction. De plus, ils peuvent **adapter leur comportement à la dynamique de la ressource** et ainsi choisir des zones d'habitats nouvellement créés ou disponibles et donc modifier ainsi la configuration de leur territoire.

Enfin les SMA peuvent prendre en compte plusieurs modèles de pensée sur la gestion collective de ressources renouvelables partagées (Etienne & Le Page 2002, Etienne & Le Page 2003) : une prairie peut être perçue par un éleveur comme une pâture potentielle, par le gestionnaire comme un site à préserver de l'enfrichement, ou par le touriste comme un morceau de nature sauvage libre d'accès.

La construction d'un SMA avec pour ambition d'intégrer un nombre aussi important d'acteurs (éleveurs, gestionnaires, visiteurs...) et de processus (dynamique socio-économique, dynamique des populations, dynamique d'évolution de la végétation et de l'élevage...) nécessite l'intervention de différentes disciplines. Cette approche pluridisciplinaire a pu se faire dans le cadre d'un projet Man And Biosphere - Institut Français de la Biodiversité : "Organisation de l'accès aux ressources et biodiversité, application aux Réserves de Biosphère française". Ce programme a été mené parallèlement dans quatre Réserves de Biosphère françaises qui sont confrontées à la fermeture progressive des milieux ouverts, milieux autrefois entretenus par le pastoralisme, et ses conséquences paysagères, écologiques et sociales (Gourmelon et al., 2006).

5.2.2 Construction du SMA de la Réserve de Biosphère d'Iroise et intégration de la dynamique de population de Craves

Dans la Réserve de Biosphère d'Iroise, l'objectif a été de comprendre les processus en jeu pour fournir une base scientifique solide nécessaire à la mise en place d'outils d'accompagnement pour faciliter l'émergence d'une gestion intégrée des ressources. Plus précisément, "l'objectif est d'élaborer un outil de communication entre la population locale et les gestionnaires, un outil d'aide à la décision destiné à la commune et au PNRA, mais aussi un outil d'aide à la recherche" (Rouan, 2003). Les efforts ont été portés sur la question de l'impact du développement touristique sur la frange côtière de l'île ainsi que sur le phénomène de l'enfrichement suite à la diminution de la pression de pâturage (Gourmelon et al., 2006).

5.2.2.1 La co-construction du SMA d'Ouessant

Pour que cet outil ait des chances d'être accepté, c'est-à-dire non contesté par exemple par la population locale ou d'autres experts lors de son utilisation, une des principales solutions est d'éviter l'effet "boîte noire" : Il est nécessaire que **les concepteur, les utilisateur et les intérêts généraux** soient associés à la construction. Ainsi l'ensemble des processus est explicite et les interactions, les états de transition et les règles incorporées sont comprises et validées par tous.

- **les concepteurs** correspondent aux différentes disciplines scientifiques concernées. Le groupe était composé de deux écologues, deux géographes, une ethnologue, un économiste et un informaticien modélisateur.
- **L'utilisateur** est ici la Réserve de Biosphère représentée par une personne le directeur du Centre d'Etude du Milieu d'Ouessant (structure partenaire du PNRA), qui est également président du conseil scientifique de la Réserve de Biosphère et Directeur du

personnel du PNRA sur l'île. Cette imbrication résulte en partie du fait que le PNRA est l'organisme gestionnaire de la Réserve de Biosphère¹.

- **Les intérêts généraux** sont l'ensemble des communautés de pratiques concernées directement ou indirectement par la question de l'enfrichement et de l'impact du développement touristique.

Pour des raisons pratiques d'organisation et d'efficacité, il est difficilement possible de faire participer un grand nombre de représentants des communautés de pratiques de l'île. C'est pourquoi le programme MAB-IFB a envisagé le processus de co-construction en trois étapes :

- Constitution d'une équipe pluridisciplinaire pour l'élaboration d'un modèle conceptuel, c'est-à-dire une représentation simplifiée du système société-nature. Puis développement d'un prototype informatique.
- Restitution auprès des acteurs locaux et intégration d'informations complémentaires : En effet, l'intégration des savoirs locaux prend toute son importance lors des connexions des dynamiques sociales et naturelles. L'objectif est que le modèle *ait du sens* pour ces acteurs et lors des étapes suivantes (jeu de rôles, communication, médiation, prise de décisions...) ² ne remettent pas en cause l'ensemble du processus.
- Mise en œuvre d'un Jeu de Rôle à partir du modèle SMA de manière à ce que les acteurs locaux puissent *jouer* avec leur système³.

Lors de la première étape du processus de co-construction du SMA, l'équipe interdisciplinaire (scientifiques et gestionnaires) s'est réunie lors de sessions (6 sessions de 2 jours étalées sur 2 ans) pour élaborer le modèle conceptuel. Entre ses réunions, plusieurs études complémentaires ont été menées, pour palier aux lacunes soulevées lors des sessions précédentes (pratiques d'élevage, dynamique de l'enfrichement, impact de la vaine pâture sur la dynamique de la végétation, pratique d'*étrépage*⁴, perception des résidents secondaires). L'objectif a été de décrire :

- **Les acteurs** (*diagramme de classes*) directs ou indirects : il s'agit d'identifier les interactions entre acteurs et de définir les entités de gestion des acteurs directs (sur quelles entités d'espaces, sur lesquelles se concentrent leurs actions).
- **Les ressources** (*diagramme d'état et de transition* ; fig. V-7) et leurs différents états ainsi que les dynamiques qui expliquent les transitions entre ces états. C'est par exemple le cas de la dynamique d'évolution de la végétation en fonction des différentes pressions (pâturage, piétinement, étrépage).
- **Les acteurs et leur ressources** (*diagramme d'interaction* ; fig. V-8)
- **Les entités** et notamment leurs comportements (*méthodes*) et leurs critères de décision (*attributs*) (fig. V-9).
- **L'ordre d'exécution des événements** de chaque agent (Tableau V-2)

¹ Il est à noter qu'ici les gestionnaires sont particulièrement sous représentés dans ce groupe de travail par rapport aux scientifiques contrairement à d'autres réserves ayant participé au projet MAB-IFB. Ainsi à titre d'exemple, dans la Réserve de Biosphère des Vosges du Nord, ce sont les gestionnaires qui étaient majoritaires.

² Cette étape n'a pu être réalisée à Ouessant.

³ Cette étape ne sera pas abordée ici puisqu'elle n'est pas terminée et que le Crabe à bec rouge seul élément de biodiversité représenté dans le modèle n'a pas été inclus dans le jeu de rôle.

⁴ La pratique traditionnelle de l'*étrépage* consiste à prélever des mottes de pelouses et landes littorales pour s'en servir comme combustible une fois séchées, de la même façon que la tourbe.

Figure V-7 : Diagramme d'état et de transition de la végétation (Rouan 2003)

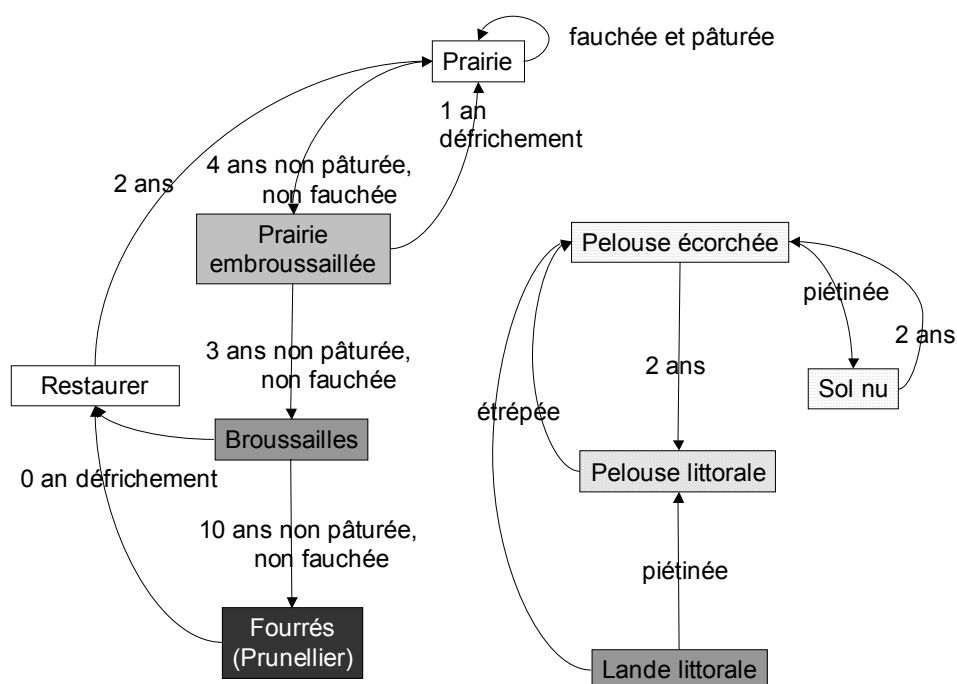


Figure V-8 : Diagramme d'interaction (Rouan 2004)

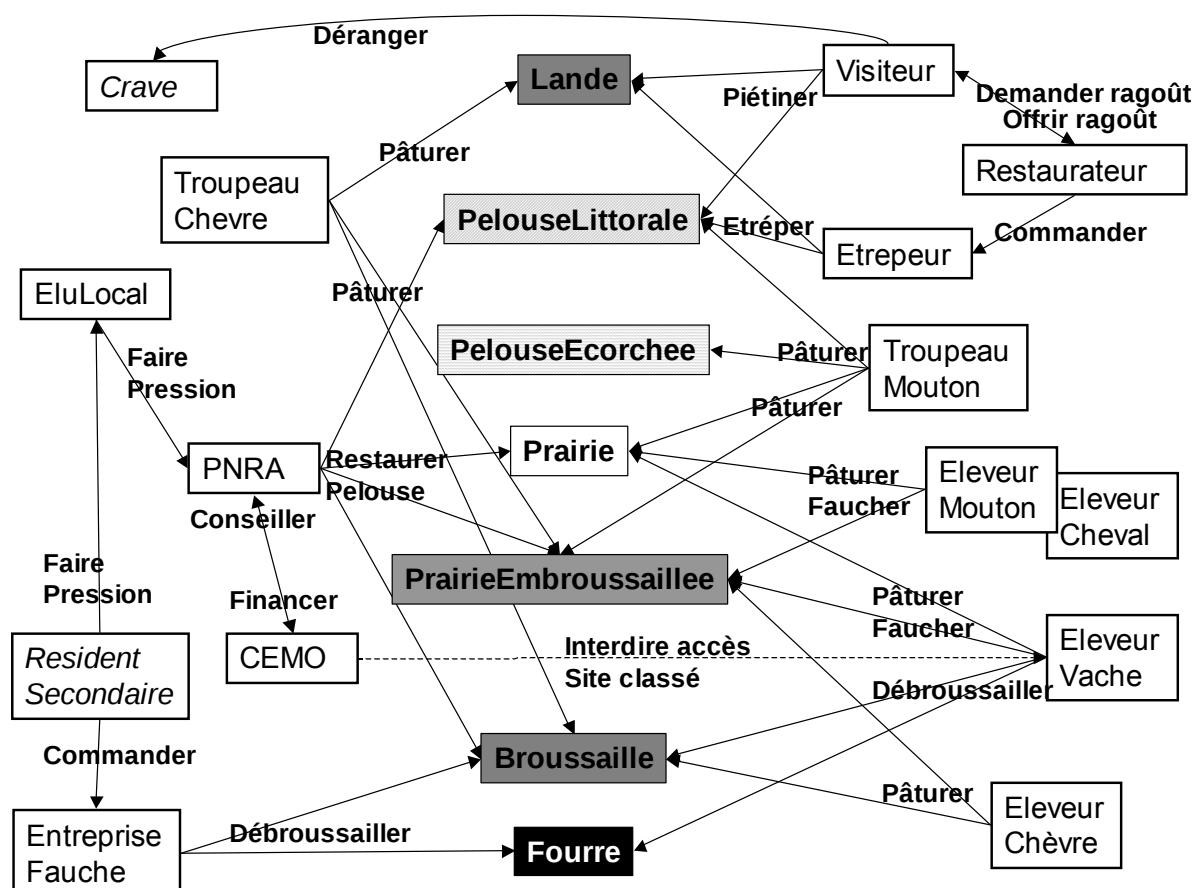


Figure V-9 : Exemple d'attributs et méthodes en format Unified Modelling Language correspondant aux critères de décision et comportement des entités (Rouan 2003)

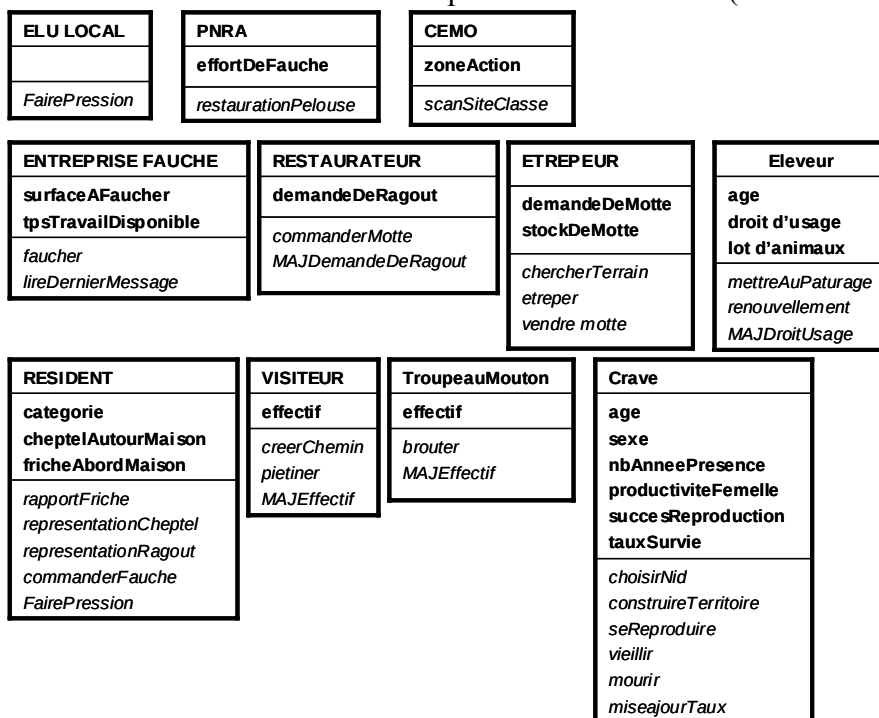


Tableau V-2 : Séquence globale du modèle (Rouan 2004)

<u>1^{er} pas de temps : de février à mai</u> végétation pousse PNRA nettoieSiteCrave (mars)¹ Crave choisitNid (février) Crave construitTerritoire (mars) Crave seReproduit (avril-mai) eleveurVache pâture eleveurMouton pâture eleveurCheval pâture eleveurChèvre pâture Ragouteur commandeMotte PNRA nettoieSitesClassés (mai) PNRA debroussaille abordsmaisons (avril-mai) Visiteur pietine (mai) Visiteur demandeRagout (mai)	<u>2^{ème} pas de temps : de juin à septembre</u> Habitant commandeFauche (juin) végétation pousse PNRA nettoieSitesClassés (juin-juillet) Restaurateur commandeMotte Etrépeur évalueStock Etrépeur etrêpe Visiteur pietine Juvenile seNourrit (juin-juillet-aout) eleveurVache pâture Visiteur demandeRagout Eleveur commandeFauche entrepriseFauche fauche eleveurCheval patureEnclos eleveurMoutons pature eleveurChèvre pature
<u>3^{ème} pas de temps : d'octobre à janvier</u> végétation pousse eleveurVache pâture troupeauMouton pature eleveurCheval pature eleveurVache fauche troupeauChevre pature eleveurchevre pature	<u>Mise à jour de fin d'année</u> Crave vieillit Habitant vieillit Résident arrive

¹ *dans la mesure où certaines périodes sensibles correspondent à des périodes de temps inférieures à 4 mois, il a été précisé entre parenthèses les mois pendant lesquels l'action pouvait éventuellement poser problème

Un point crucial qui reste alors à définir est celui des échelles spatiale (taille des cellules) et temporelle (durée du pas de temps). Si la suppression ou l'ajout d'agents ou de ressources reste faisable dans le processus de modélisation, les changements d'échelles sont quasiment impossibles par la suite.

En ce qui concerne **l'échelle spatiale**, la taille de référence choisie est de 200 m², soit un pixel de 14,1 mètres de côté. Cette échelle permettait en effet de prendre en considération les parcelles d'habitats du Crave qui en comparaison à l'échelle d'action des processus tels que l'enfrichement, ou l'élevage nécessitaient des plus petites cellules. Avec cette échelle spatiale, 76000 cellules sont nécessaires pour modéliser l'ensemble de l'île. Par contre, cette échelle ne permettait pas de représenter directement les chemins sur lesquels circulent les touristes à l'origine des dérangements. L'échelle idéale aurait été 1000 fois inférieure et aurait nécessité de modéliser 76 millions de cellules, ce qui n'est pas possible techniquement avec la plateforme CORMAS (Common-pool Resource and Multi-Agent System) développée par le CIRAD (Bousquet et al. 1998) et utilisée ici.

En ce qui concerne **l'échelle temporelle** de référence, il a été décidé de retenir un pas de temps de 4 mois (février à mai, juin à septembre et d'octobre à janvier), le plus parcimonieux qui permet de prendre en considération les différentes problématiques :

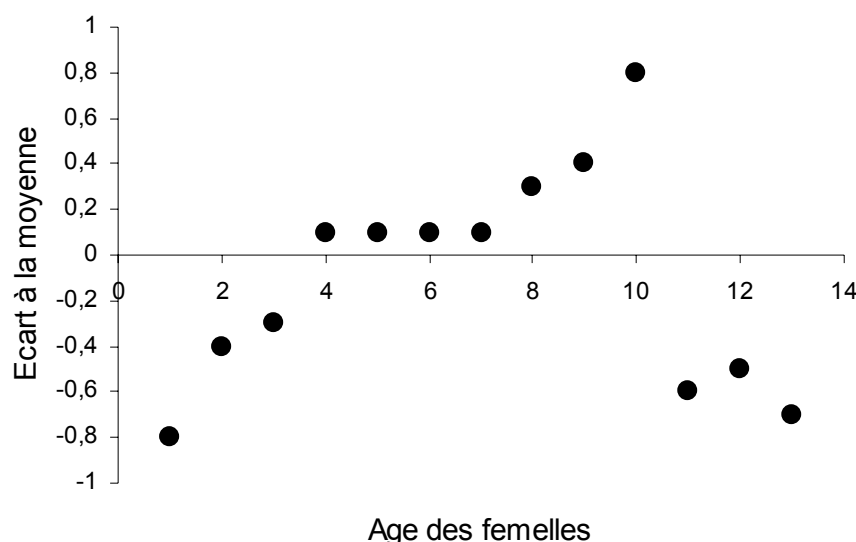
- L'élevage des moutons qui comprend deux grandes périodes : la vaine pâture du mois septembre au premier mercredi de février et l'attache le reste de l'année.
- Le cycle biologique du Crave qui comprend une période de reproduction de mars à début juin.
- La période touristique qui se déroule essentiellement de la mi-juin à la mi-septembre, une période où a lieu la mortalité des jeunes oiseaux.

5.2.2.2 Intégration de la dynamique de population de Craves dans le SMA.

Un des objectifs de cette partie de l'étude était entre autres d'évaluer les apports des SMA par rapport aux modèles plus classiques, comme par exemple celui développé dans les chapitres précédents (Modèle MIC).

La première étape a donc consisté à construire une population en utilisant le cycle de vie (fig. II-3) et le paramétrage (tableau II-1) déjà utilisés dans le modèle MIC. Le modèle a été complexifié en intégrant les valeurs empiriques de productivités trouvées par Reid et al. (2003b) en prenant en compte le lien avec (fig. V-10).

Figure V-10 : Relation entre les variations de productivité et l'âge des femelles (Reid et al. 2003b)



Pour cela, 4 méthodes (cf. Annexe II) ont été construites :

- La méthode "**CraveChoisitNid**", affecte définitivement aux individus en âge de se reproduire un nid en fonction des nids disponibles. En effet, les oiseaux encore vivants en début d'année (t_n) et qui se sont reproduits l'année précédente (t_{n-1}) sont considérés fidèles à leur site de reproduction¹. Enfin, les individus, lorsqu'ils ont le choix sélectionnent le nid qui possède l'environnement le plus favorable en termes de superficie de pelouses rases à proximité².
- La méthode "**CraveseReproduit**" contrôle la production de jeunes lors du premier pas de temps (février à mai) en fonction des caractéristiques de la femelle. Le succès reproducteur est fonction de la fécondité moyenne (F_m), pondéré par la productivité liée à l'âge de la femelle.
- La méthode "**CraveMeurt**" se réalise lors de la mise à jour de fin d'année ; elle fait disparaître les individus de manière aléatoire en tenant compte du taux de survie associé à leur âge.
- La méthode « **CraveVieillit** » se déroule également lors de la mise à jour de fin d'année ; elle actualise l'âge des survivants et les paramètres liés à l'âge qui leur est associés comme la fécondité des femelles.

Une fois ce prototype construit, nous l'avons confronté aux précédents modèles (modèle matriciel et modèle MIC, cf. chapitre 2.2.2), sachant que la relation entre succès reproducteur et âge des femelles (fig. V-9) a été incluse dans les trois modèles.

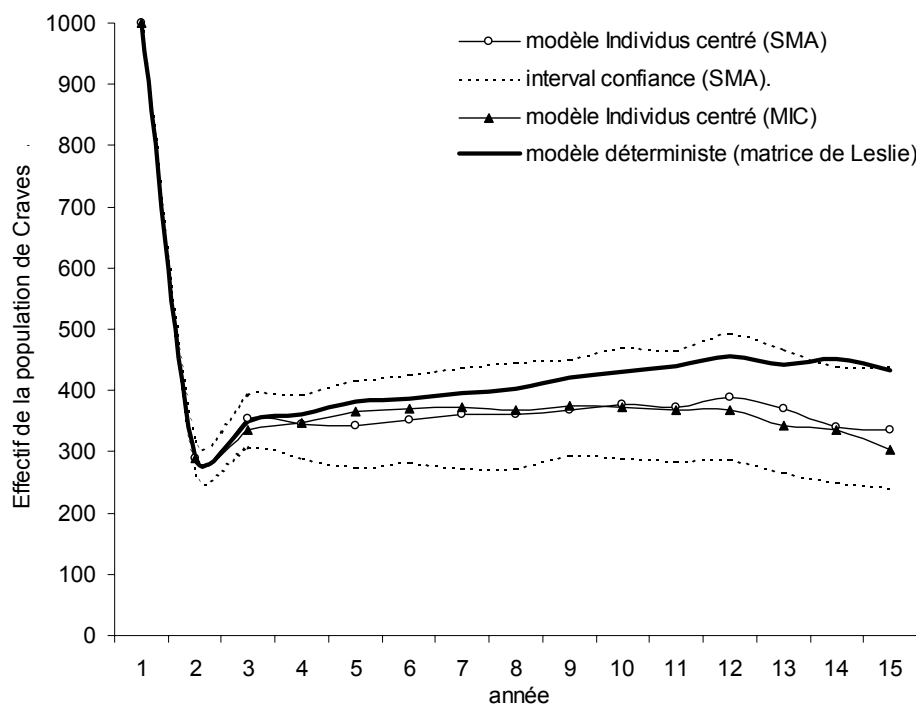
Pour pouvoir comparer ces modèles, nous avons dû simplifier les plus complexes (MIC et SMA) afin qu'ils soient tous basés sur les mêmes hypothèses. La limitation de la population par le nombre de sites et la prise en compte de l'effet sexe ont donc été supprimées de ces deux modèles. Ainsi nous avons simulé l'évolution des populations qui à l'initialisation étaient constituées de 1000 individus d'âge 0, avec pour les modèles MIC et SMA l'absence de contrainte d'avoir deux individus de sexe opposé pour constituer un couple reproducteur, et un nombre non limitant de sites de reproduction (500 sites). 2500 simulations ont été réalisées pour le modèle MIC et 500 sur les 15 premières années simulations pour le modèle SMA en raison notamment des temps de simulation particulièrement longs pour ce modèle.

Sur un plan théorique, on s'attend à ce que les modèles MIC et SMA, qui incluent une stochasticité démographique, donne une taille de population moyenne légèrement inférieure au modèle matriciel, déterministe (Lande 2002). Cette prédiction est effectivement observée (fig. V-10) et les trajectoires du prototype du SMA et du MIC sont très proches.

¹ cf article n°3

² cette règle intuitive ne repose pas sur des observations.

Figure V-11 : Trajectoires des populations selon le modèle utilisé (matriciel, MIC et SMA)¹.



Dans une deuxième étape la dynamique de population du prototype a été reliée aux ressources.

Pour cela 2 méthodes (cf. Annexe II) ont été construites :

- La méthode **"CraveConstruitTerritoire"** permet d'affecter un territoire à un couple de Craves, occupant un site de reproduction, en fonction de la distribution réelle des habitats sur Ouessant (caractéristique propre aux *Agents Localisés* de pouvoir percevoir leur environnement) et en fonction de l'espace occupé par les couples voisins (caractéristique propre aux *Agents Localisés Communiquants* de pouvoir percevoir d'autres agents et communiquer avec eux). Cette première méthode définit les choix d'acquisition d'une cellule par un oiseau reproducteur et est basée sur deux règles. La première règle annonce qu'une cellule d'habitat favorable est choisie en fonction de la distance au nid selon la relation établie au chapitre I.2.1.3 (fig. I-6 ; plus une cellule d'habitat est éloignée du nid moins elle a de chance d'être choisie). La seconde règle est que lorsqu'une parcelle est convoitée par deux couples avec la même probabilité, c'est l'ancienneté qui prime. Ainsi le couple qui a un nombre d'années d'occupation du nid plus élevé domine². Lorsqu'un couple n'arrive pas à constituer un territoire suffisamment grand (contenant une surface suffisante d'habitats favorables -7000m²), il ne se reproduit pas³

- La méthode **"CraveseReproduit"** est complétée, la production de jeunes étant affectée par la surface d'habitats favorables présents dans le territoire et localisés à proximité du nid (rayon de 300 mètres, cf. chapitre I.2.2), le nombre de jeunes produits par couple est cependant limité à 4 poussins [Article n°3].

¹ "L'intervalle de confiance" correspond dans la fig. V-10 aux 95% des trajectoires les plus proches de la trajectoire moyenne.

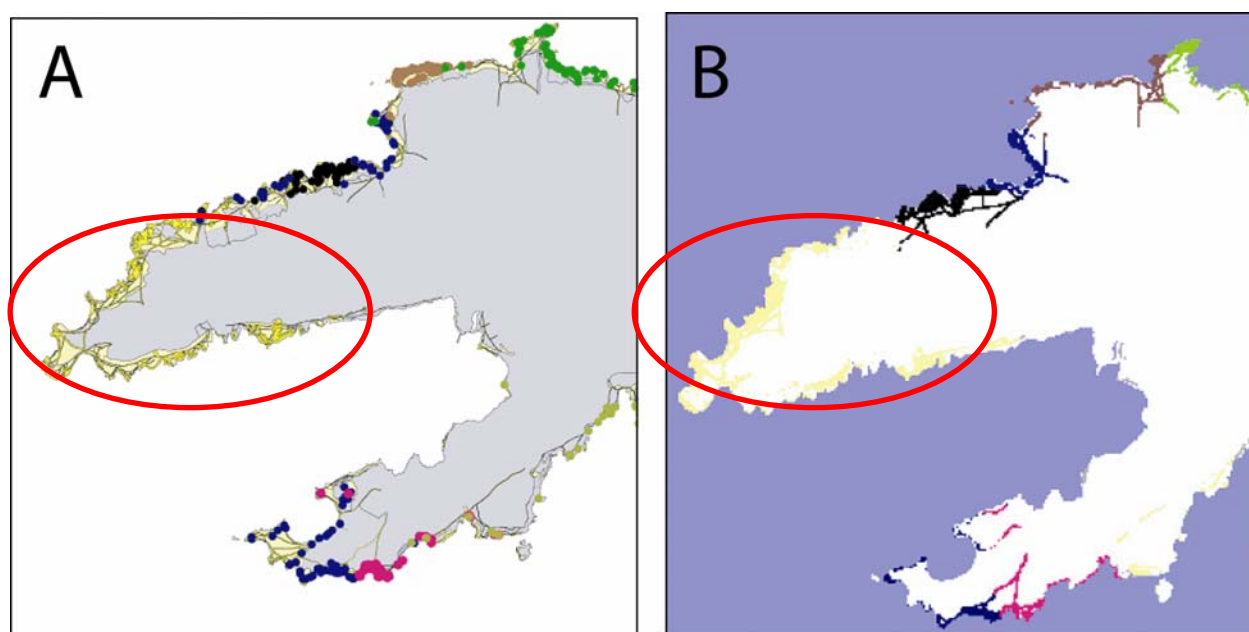
² Cette règle de décision repose essentiellement sur un a priori mais n'a pas été contredite par les données fragmentaires disponibles en termes d'histoire de vie sur Ouessant.

³ Cette règle provient de l'étude des territoires : La taille minimale des territoires des craves ayant réussi leur reproduction est de 7000 m² d'habitats favorables.

Un des objectifs poursuivis était de « coller » au mieux à la réalité spatiale et notamment de réussir à reproduire le patron général des secteurs utilisés et non utilisés par les couples (comme par exemple le secteur de la pointe Nord-Ouest, zone encerclé dans la figure V-12, voir également la figure fig. I-7 du chapitre I.2.). La modélisation de la construction des territoires via le SMA a donc été confrontée aux observations réalisées lors de l'étude des territoires alimentaires (chapitre 1.2).

Il apparaît qu'effectivement l'utilisation spatiale prédite est relativement proche de celle observée (fig. V-12).

Figure V-12 : Zones utilisées par les couples reproducteurs (les différentes couleurs représentent différents couples, les ellipses rouges représentent un espace contenant des habitats favorables mais non utilisés par les couples reproducteurs). A: données de 1999, B : exemple de résultat d'une simulation. Les secteurs d'habitats favorables non utilisés par les couples reproducteurs sont représentés en jaune



5.2.3. Premières analyses exploratoires du SMA de la Réserve de Biosphère de la mer d'Iroise.

5.2.3.1. Evaluation de l'évolution des pelouses rases à l'aide du SMA.

Dans le chapitre IV, le taux d'érosion annuel des pelouses à sol mince (<10 cm) avait été estimé à 6,6% or appliquée à l'échelle de l'ensemble des surfaces de pelouses rases de l'île susceptibles d'être piétinées cette estimation prédisait que les surfaces de sol mis à nu seraient apparues seulement au cours des 7 dernières années, résultat qui apparaît surestimé et peu plausible. Une estimation plausible se situerait plutôt autour de 2% (cf. chapitre 4.1.2.2). Avec un taux d'érosion de 2%, on peut estimer grossièrement que les surfaces actuelles de sol mis à nu seraient apparues au cours de 20 dernières années, ce qui est assez réaliste avec l'évolution du tourisme sur Ouessant.

En terme de bilan net sur les pelouses rases (c'est-à-dire superficies créées par les voies de cheminement – les superficies érodées), le résultat diverge fortement selon le taux d'érosion considéré (6,6% ou 2%) dans le premier cas l'érosion et donc la disparition de pelouses rases apparaît plus élevée que la création de pelouse liées à la création de chemin ; le bilan apparaît négatif. En revanche avec un taux de 2% le bilan serait positif.

Cependant, ce type d'extrapolation d'une mesure faite à l'échelle d'une placette de 1m² à l'ensemble de l'île ne tient absolument pas compte :

- de l'hétérogénéité spatiale (répartition des différents types de pelouses, des voies d'accès)
- des relations existant entre surface de pelouses piétinées et fréquentation touristique des zones [Article n°8],

Dans l'objectif d'évaluer l'importance de ces aspects, nous avons donc modélisé un processus d'érosion et de création de chemins au sein du SMA et à l'échelle des cellules de l'automate cellulaire (14 x 14 mètres) :

- **La création de pelouses rases** se fait au travers de la création de chemins (cf. méthode "**créerChemin**" en Annexe IV) et intègre le taux annuel de création de chemins estimé au chapitre 4.1.2.1. Compte-tenu de la relation entre surface de chemin et fréquentation de la zone [Article n°8], les zones les plus fréquentées sont celles à qui seront attribuées le plus de chemins créés.
- **La disparition de pelouses rases** se fait au travers d'un processus d'érosion. La principale différence avec l'approche développée au chapitre IV réside dans le fait que l'érosion des pelouses rases se réalise à l'échelle de chaque cellule de l'automate cellulaire (cf. méthode "**éroder**" en Annexe IV). Chaque cellule possède une valeur de recouvrement à l'initialisation et est affecté d'un taux d'érosion au cours du déroulement de la simulation. Ce taux d'érosion dépend de la profondeur du sol (taux d'érosion annuel de 6,6% pour les pelouses sur sol mince et de 0,6% sur sol profond, cf. chapitre 4.1.2.2), de la fréquentation de la zone [Article n°8] et de la présence à proximité d'une voie de cheminement. L'attribut couvert végétal des cellules n'est plus considéré comme « pelouses rases » lorsque le taux de recouvrement du couvert végétal est inférieur à 40% (fig. V-13). Ce seuil a été retenu pour répondre à la problématique du Crave. En effet, en dessous de cette valeur les pelouses ne sont généralement plus utilisées par les Craves.

Initialisation du modèle : Le modèle génère un taux de recouvrement à l'initialisation pour chaque cellule (ici 2903 soit 580600 m²), distribué selon une loi normale modifiée autour d'une moyenne issue des relevés de terrain (tableau V-3).

Tableau V- 3 : Taux de recouvrement des pelouses

Type de pelouse rase	Recouvrement moyen %	Nombre de relevés
Pelouse rase naturelle non piétinée	89,5	48
Pelouse rase piétinée sur sol mince (<10cm)	79,7	70
Pelouse rase piétinée sur sol profond (>10cm)	96,9	39

Un seul scénario a donc été envisagé dans cette modélisation SMA, avec pour objectif d'évaluer le bilan net en terme de superficie de pelouses rases (création – érosion). Ce scénario a été comparé avec les deux évaluations non spatialisées réalisées au chapitre 4.2.2 qui modélisaient une situation avec un taux d'érosion de 6,6% et une autre avec 2% sur les pelouses rases de sols minces. Dans l'ensemble des modélisations (SMA et extrapolation non spatialisée) le taux d'érosion des pelouses rases sur sols profonds et le taux de création de chemins sont identiques.

Figure V-13. Spatialisation des processus d'évolution des pelouses :

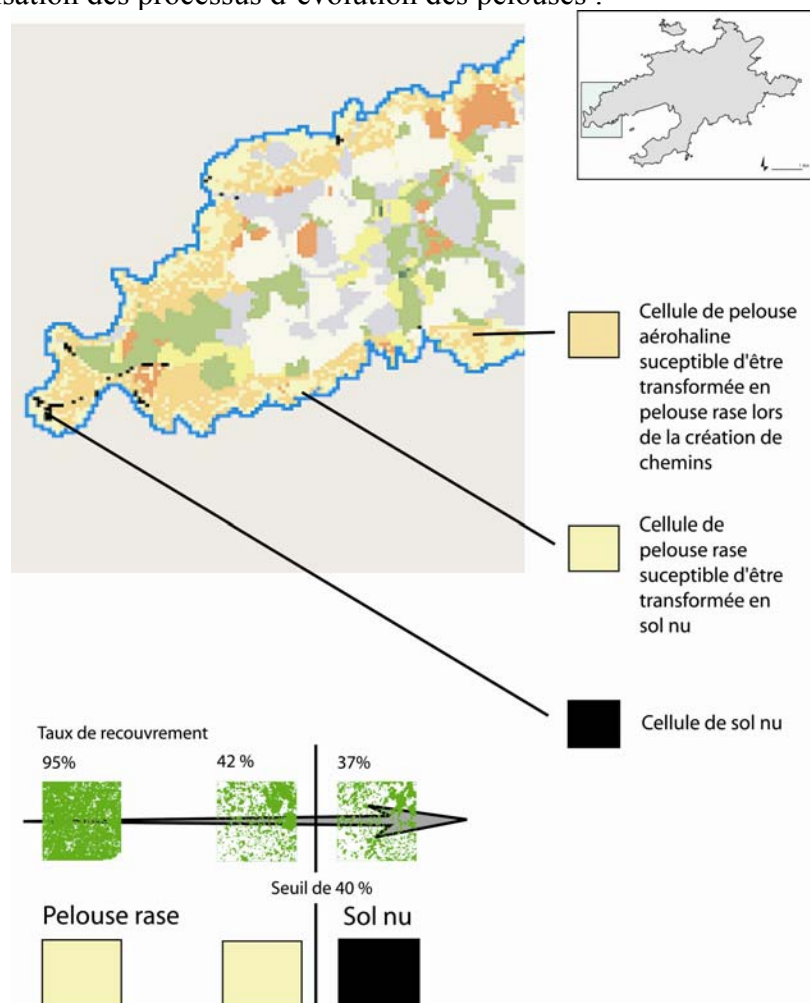
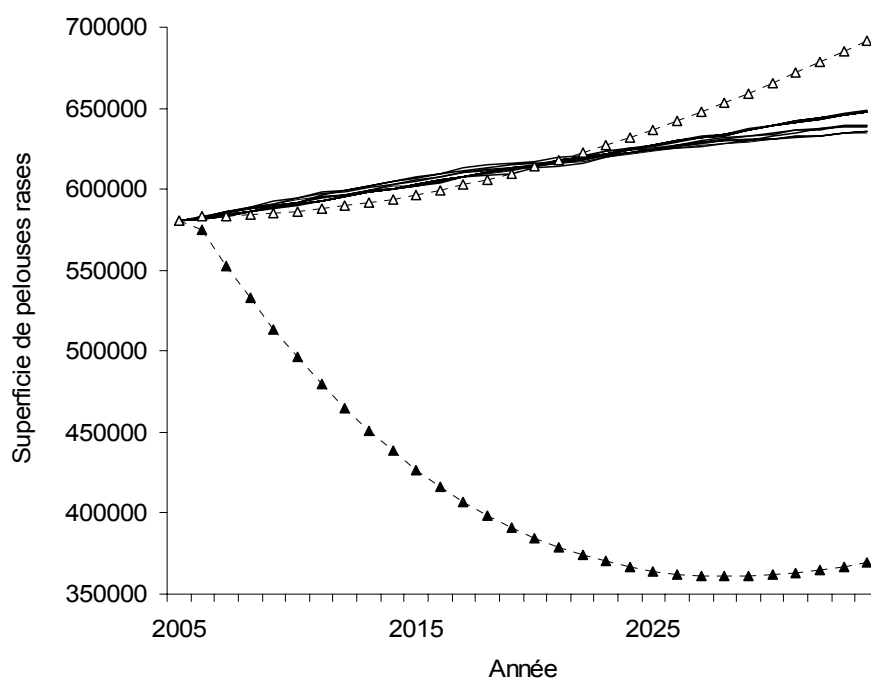


Figure V-14 : Evolution des surfaces de pelouses rases à l'aide du SMA (tracé fin) [Itérations = 13] et selon les extrapolations non spatialisées avec un taux d'érosion de 6,6% (▲) ou 2% (Δ).



Malgré le faible nombre d'itérations, seulement 13, on observe une forte convergence des prédictions issues du SMA (fig. V-14). Cette observation est sans doute liée au fait que l'incertitude qui existe à l'échelle d'une cellule n'affecte pas le résultat à l'échelle de l'île car ce sont 2903 cellules qui à chaque pas de temps sont modélisées, les résultats globaux de chaque itération sont donc moyennés sur un grand nombre de cellules, d'où une faible variance entre itérations.

L'autre résultat assez surprenant indique que la modélisation issue du SMA, avec un taux d'érosion des pelouses sur sols minces de 6,6%, est particulièrement proche de l'estimation issue d'une extrapolation à l'échelle de l'île avec un taux d'érosion de 2% (fig. V-14 Δ). Or cette estimation d'un taux d'érosion globale de 2% à l'échelle de l'île semblait donner une estimation réaliste.

Malheureusement, avec si peu d'itérations la variance des trajectoires des populations de Craves est trop importante pour autoriser une comparaison de cette modélisation SMA (qui tient compte de l'hétérogénéité spatiale susceptible d'agir sur les processus de création et d'érosion des pelouses rases) à celle issue des modélisation du chapitre 4.2.2 qui ne prenaient pas en compte les aspects spatiaux. Cependant cette modélisation au sein du SMA a permis de clarifier le bilan net en terme de surface de pelouse rase à l'échelle de l'île. Il reste donc à savoir si cet effet légèrement positif à l'échelle globale serait profitable aux Craves. En effet, le solde pourrait être positif à l'échelle de l'île, mais pas à l'échelle des territoires ou inversement à l'échelle des territoires le solde pourrait être encore plus positif que la tendance générale. Cet aspect constitue donc une perspective de recherche à développer prochainement.

Le taux de création de cellules de sol nu modélisé par le SMA évolue au cours de la période passant de 5,3% la première année à 1,2% au bout de 30 ans. Cet indice peut également être utilisé pour visualiser à l'échelle de l'île l'impact du tourisme sur la bande littorale car, les pelouses rases avec un taux de recouvrement aussi faibles correspond également à ce que le visiteur considère comme une zone dégradée. La visualisation de l'évolution des zones déclarées « érodées » issues de cette modélisation pourrait également être utilisée par le gestionnaire pour communiquer sur les effets du piétinement sur la végétation littorale.

5.2.3.2. Evaluation des opérations de fauche menées par le Parc Naturel Régional d'Armorique.

Au delà d'un modèle qui correspondrait mieux à la réalité notamment par l'intégration de la dimension spatiale ou comportementale, l'un des principaux intérêts des SMA réside dans leur potentiel à désigner et représenter par exemple les zones qui seraient à gérer. Le gestionnaire au lieu de simplement savoir qu'il doit gérer n hectares pour améliorer tel paramètre démographique, pourrait par exemple visualiser concrètement les parcelles où il devrait intervenir. A Ouessant, le principal gestionnaire PNRA-Réserve MAB est le bénéficiaire de la « taxe Barnier » (taxe forfaitaire sur les billets de transport en période estivale) qui a pour vocation d'aider à la préservation du site traversé. Dans ce cadre, le PNRA s'est doté d'une équipe qui se consacre à l'entretien des paysages avec comme objectif de lutter contre l'enfrichement au travers de la fauche régulière des zones envahies par les fougères et les ronces. Lors du processus de co-construction, le PNRA a détaillé ses règles de décision quant aux zones choisies en vue d'une gestion (cf. séquence du PNRA Annexe III) :

- Ces zones doivent être impérativement situées en Sites Classés (contrainte légale liée à la taxe Barnier). Les zones considérées comme "sales", c'est-à-dire enfrichées constituent la cible de ce programme.
- L'élimination des fourrés à fougères, ronces et prunelliers contribue à réduire les risques d'incendies. Les zones situées à proximité des habitations sont alors prioritaires.

- Enfin cette gestion doit "augmenter la valeur patrimoniale du site". Le Crave a été désigné ici comme l'estimateur principal de la valeur patrimoniale : L'objectif est alors de restaurer des formations herbacées rases, habitat favorable au Crave.

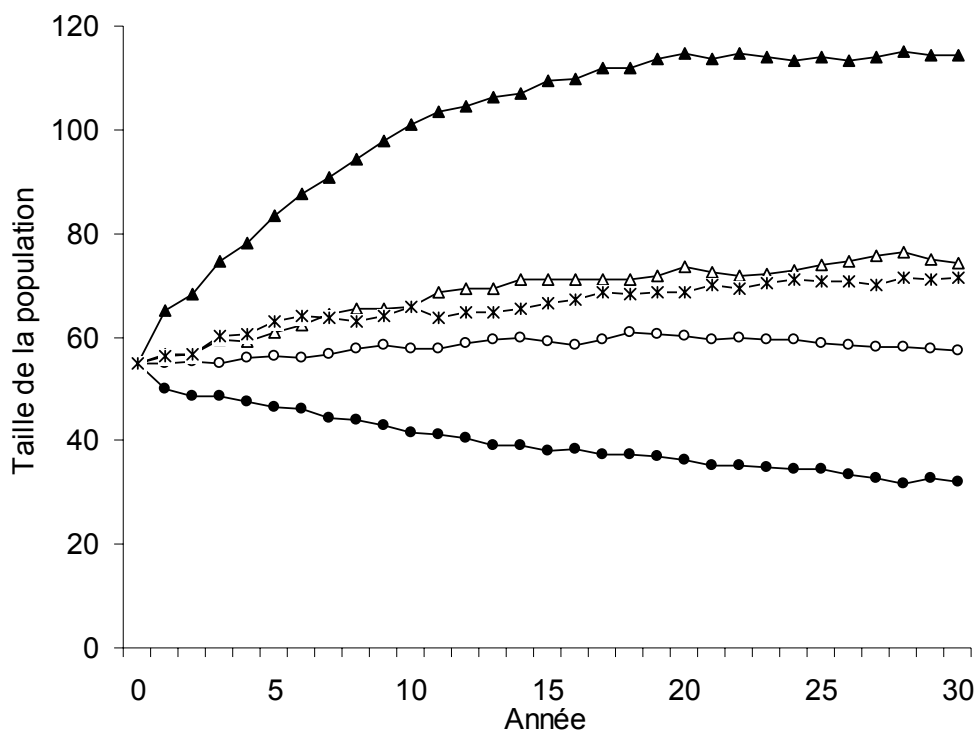
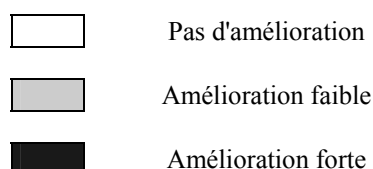
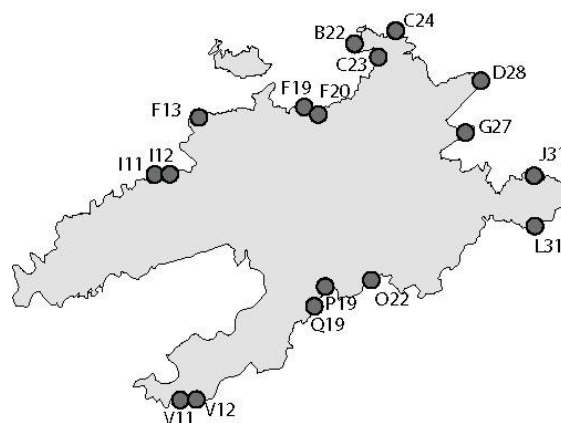
Ces opérations de fauches débutées dès 1998 commencent à porter leur fruit en termes paysager, les friches sont progressivement remplacées par des formations herbacées. Cependant, celles-ci ne sont pas encore très attractives pour les Craves, notamment en raison d'une hauteur de végétation rarement inférieure à 5 cm. Ainsi, en période de reproduction, le couple de Runiou (Pointe Sud-Ouest de l'île d'Ouessant) a consacré moins de 1 % de son temps d'alimentation aux grandes zones fauchées en 2000, puis 15 % en 2001, 2002 et 2003. De 1998 à 2003, période d'étude des couples reproducteurs, c'est le seul couple à avoir utilisé les sites fauchés du PNRA.

Différents scénarios de gestion ont été envisagés avec pour objectif d'évaluer l'impact des mesures de gestions entreprises et de chercher s'il est possible d'optimiser cet effort de gestion. Dans un souci de clarté, la gestion du PNRA a été isolée des autres processus. Ainsi dans chacun des scénarios, la fréquentation touristique est considérée comme stable au niveau actuel et il n'y a pas d'évolution des habitats (ni enfrichement, ni érosion, ni création de chemins)

- **Scénario A** : Le PNRA ne gère aucun site.
- **Scénario B** : Le PNRA gère les sites actuels (cf *zone fauchée par le Parc* fig. V-5). Ces zones (34ha) sont considérées dès t_0 comme des espaces d'habitats favorables aux Craves.
- **Scénario C** : Le PNRA redistribue l'ensemble de son effort de gestion (34 ha) sur l'ensemble des nids. Les zones fauchées sont localisées à proximité du nid et par ordre de priorité sur des prairies sous pâturées, des landes, des friches à fougères, des fourrés à prunelliers
- **Scénario D** : Identique au scénario B, à l'exception de l'effort en termes de surface. Cette fois ci seuls 11ha (1/3 de l'effort précédent) sont consacrés à la problématique du Crave. Une surface de 0,7 ha est gérée à proximité de chacun des sites potentiels ($n=17$).
- **Scénario E** : La proximité des 5 nids parmi les plus médiocres en fonction de qualité (surfaces de pelouses rases à proximité du nid) est géré. 2,2 ha d'habitat favorables sont ainsi créés à proximité de ces 5 sites soit un effort total de gestion identique au scénario D.

Figure V-15 : Localisation de l'effort de gestion et taille moyenne des populations pour les trajectoires non éteintes en fonction des différents scénarios : Scénarios A (●), B (○), C (▲), D (△), E (*); [Itérations = 100 ; $N_0=55$; la structure d'âge à l'initialisation correspond à la structure d'âge stable matricielle].

Nid	Superficie (m ²) de pelouse rase dans un rayon de 300m autour du nid.	Scénario				
		A	B	C	D	E
		●	○	▲	△	*
F13	37987					
I11	37583					
I12	27188					
V11	24891					
C23	23115					
V12	22990					
B22	19468					
L31	11365					
D28	11086					
G27	9390					
F20	7915					
C24	7688					
F19	7602					
O22	7392					
P19	5704					
J31	3966					
Q19	2678					



Le scénario sans intervention du gestionnaire (Scénario A) prédit une population qui diminuerait lentement pour atteindre une quasi stabilité autour d'un peu plus d'une trentaine d'individus. Ce scénario avait déjà été modélisé à l'aide du modèle MIC (chapitre II.3, fig. III-8, Scénario B) et on retrouve le même patron à la différence près que le seuil où la population se stabilise est de 45 individus alors qu'avec le modèle MIC l'effectif était de 56 individus. Cette différence provient sans doute de la nouvelle source de variabilité incorporée dans le SMA : la différence de qualité entre territoires¹.

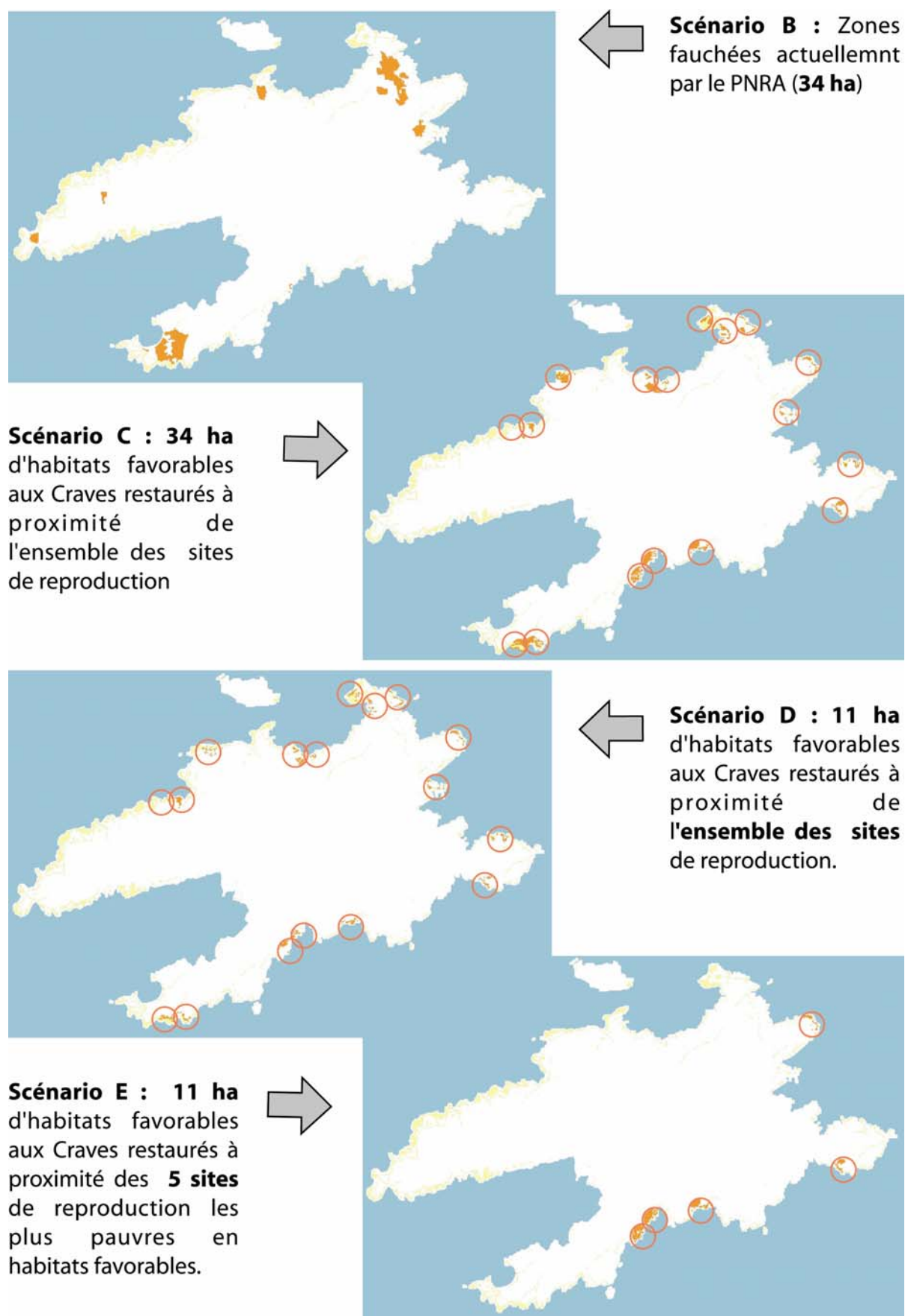
Les mesures de gestion entreprises actuellement (**Scénario B**) auraient pour conséquence de stabiliser la population à son niveau actuel (fig. V-15).

Assez logiquement, **le Scénario C** qui prévoit de redistribuer l'ensemble de l'effort de gestion sur le Crave apparaît être le scénario le plus avantageux pour la population et se traduirait par une augmentation de la population initiale d'un facteur 2 (fig. V-15).. Cependant, cela impliquerait une fragmentation considérable des espaces gérés (fig. V-16). Ce type de mesure ne se traduirait donc pas forcément par le maintien de grands espaces visuellement « propres » (impact paysager plutôt négatif) et limiterait assez peu les risques d'incendie.

Les scénarios D et E, qui n'envisagent de consacrer qu'un tiers de l'effort actuel à cette problématique, semblent plus réalistes. Selon ces scénarios, la population s'accroît sensiblement et se stabilise autour d'un effectif compris entre 70 et 75 individus (fig. V-15). En termes de fragmentation des espaces gérés, le Scénario E qui prévoit de se focaliser sur 5 nids est par contre beaucoup plus avantageux que le D (fig. V-16). Les espaces gérés sont dans ce cas plus grands et l'impact en termes paysager serait plus visible.

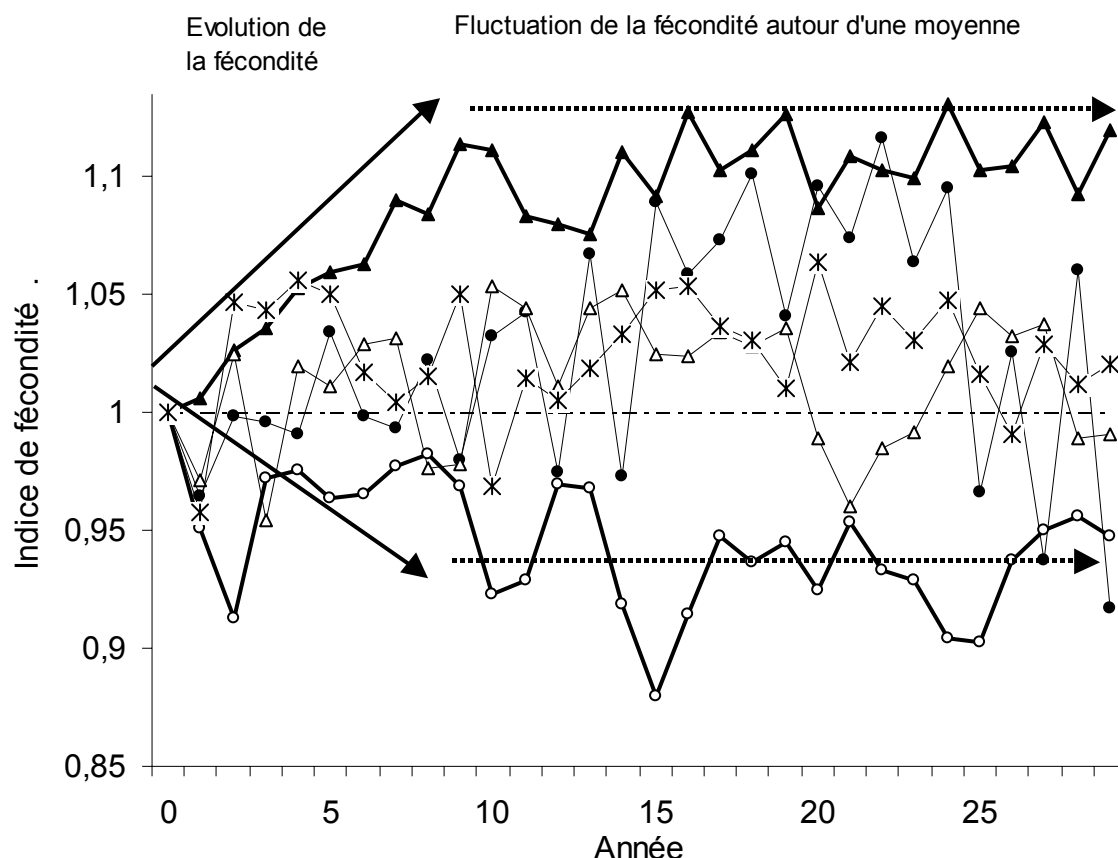
¹ La variabilité en termes de disponibilités de superficie d'habitats favorables à proximité du nid est considérable de 2678 m² à 37987 m² moyenne : 15765 m² ± 2752 SE.

Figure V-16 : Localisation des zones gérées en fonction des différents scénarios.



Dans chacun de ces scénarios, la définition des zones gérées pour être favorables aux Craves est réalisée à l'initialisation du modèle. La dynamique d'enfrichement de la végétation ou d'impact des touristes n'étant pas modélisée dans ces scénarios, la localisation et les superficies d'habitats favorables ne varient pas au cours de la simulation. On s'attend donc à ce que le succès reproducteur puisse être différent d'un scénario à l'autre, mais qu'il ne varie pas au cours du temps dans un même scénario. Or, lorsqu'on observe le succès reproducteur, on s'aperçoit que selon les scénarios il varie sensiblement (fig. V-17).

Figure V-17 : Variation temporelle de la fécondité moyenne en fonction des différents scénarios: Scénario A (●), B (○), C (▲), D (△), E (*). [Itérations = 2500 ; $N_0=55$; la structure d'âge à l'initialisation correspond à la structure d'âge stable matricielle].



L'ampleur des fluctuations ne permet pas de différencier les scénarios A, D et E. Cependant le scénario C, qui correspond à une ré-allocation complète de l'effort de gestion à proximité des nids, se distingue sensiblement du scénario B qui représente la gestion telle qu'elle est développée actuellement¹. Dans le cas du scénario C, la fécondité augmente de près de 10 % tandis que dans le scénario B, elle diminue de près de 7 %. Cette évolution est générée par la conjonction de la limitation du nombre de sites de reproduction et de la relation entre l'âge des femelles et leur productivité. En effet, La limitation du nombre de sites produit une augmentation du nombre d'individus non-reproducteurs (respectivement 60 et 72 % pour le scénario B et C). Ceci induit des différences dans la structure stable n classes d'âge ($\approx$ au delà de 10 ans, fig. V-17) et la structure en âge des individus qui accèdent à la reproduction. Dans le scénario C, le nombre de sites de reproduction est en permanence quasi saturé (en moyenne 93 % des sites occupés).

¹ L'indice de fécondité (fécondité à t_0 / fécondité à t_{n+1}) a été calculé sur les 10 dernières années : $0,93 \pm 0,08$ SE pour le scénario B et $1,11 \pm 0,10$ SE pour le scénario C

Les non-reproducteurs sont donc plus âgés lorsqu'ils accèdent au statut de reproducteurs. Or, dans le modèle, la productivité des femelles s'accroît avec l'âge au moins jusqu'à 10 ans (fig. V-10), ce qui explique probablement l'accroissement supérieur à 1 dans le scénario C. Par contre, dans le B, seuls 63 % des sites sont utilisés. Une majorité des oiseaux en âge de se reproduire accède donc à la reproduction dès qu'ils ont atteint leur maturité sexuelle. Leur âge d'accession à la reproduction est ainsi plus faible et leur productivité aussi. Dans une perspective de développement de ce prototype, un accès aux variables des effectifs dans chaque classe d'âge serait à concevoir.

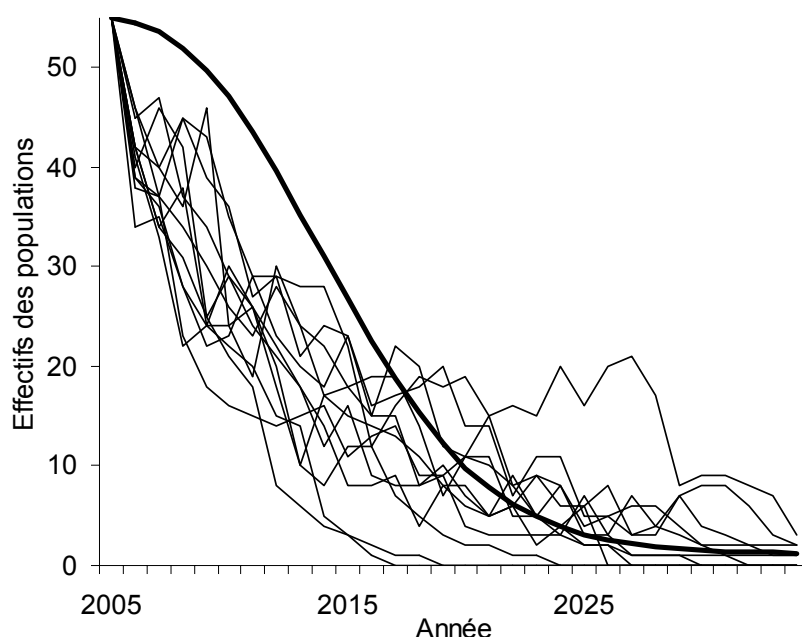
5.2.3.3. Dynamique de population de Crave dans un contexte de changement des usages

Un des intérêts d'avoir développé un Modèle Individu Centré au sein d'un Système Multi-Agents, résidait dans la possibilité d'intégrer l'hétérogénéité spatiale (cf. fig. V-5), mais également les interactions entre agents. Nous avons donc simulé l'ensemble des dynamiques sur l'hypothèse d'un suivi des tendances actuelles :

- diminution de la population résidente
- diminution du cheptel ovin, les éleveurs abandonnent l'élevage entre 70 et 80 ans
- augmentation du nombre de résidents secondaires
- augmentation du nombre de touristes
- abandon de l'élevage bovin (départ en retraite à 67 ans, âge actuel 60 ans)

Nous avons ensuite comparé ces simulations à celles issues du modèle MIC qui intégrait de manière simpliste dynamique d'enrichissement et impact du tourisme (cf. chapitre V.1.1 ; fig. V-1 ; scénario C)

Figure V-18 : Effectifs des populations de Craves pour 13 simulations issues de la modélisation SMA [Itérations = 13 ; $N_0=55$; la structure d'âge à l'initialisation correspond à la structure d'âge stable matricielle] (tracé fin —). Taille moyenne des populations pour les trajectoires non éteintes issue de la modélisation MIC [Itération = 2500 ; $N_0=55$; la structure d'âge à l'initialisation correspond à la structure d'âge stable matricielle] (tracé épais —).



Quel que soit le modèle utilisé et son degré de complexité, il n'y a pas de surprise : Dès que l'impact du tourisme est intégré dans le modèle, la population semble condamnée à l'extinction à brève échéance.

Conclusions du chapitre V

L'analyse du domaine de viabilité (chapitre V.1.2) a permis de faire un bilan de l'impact du tourisme, celui-ci apparaît très légèrement négatif en l'état actuel. En effet, l'impact négatif du dérangement, qui tend à diminuer la survie juvénile (de 0,5 ou 0,4 à 0,32), semble à peine compensé par l'augmentation de la fécondité (1,25 à 1,6) liée à la création d'habitats ras par le piétinement.

Par contre, la modélisation de l'ensemble des dynamiques a permis de hiérarchiser les pressions. Ainsi, l'accroissement du dérangement touristique et ses conséquences en termes de survie des jeunes oiseaux apparaît comme la principale menace à court terme pour le maintien de cette population. L'importance de cette pression est telle que même les quelques zones d'incertitudes liées par exemple à l'impact net du piétinement à moyen terme sur les milieux littoraux, apparaissent secondaires. Le scénario du « statut quo », c'est-à-dire une stabilisation des dynamiques touristiques et d'enfrichement au niveau actuel, assure la viabilité de l'espèce à moyen terme à un effectif proche de l'effectif observé actuellement (55 individus). Cependant une population de Crave à ce niveau se révèle relativement vulnérable face à des événements de type catastrophique (ex : disparition brutale d'individus suite à plusieurs jours d'enneigement).

Compte tenu des menaces à court ou moyen terme, des opérations de gestion conservatoire semblent indispensables pour le maintien de cette espèce sur Ouessant. Le Parc Naturel Régional d'Armorique a d'ailleurs déjà mis en place un programme de restauration d'espaces ouverts, dont l'un des objectifs est justement de contribuer au maintien de cette population. La conception d'un modèle démographique spatialement explicite, développé au sein d'un Système Multi Agents a permis d'évaluer l'impact que pourraient avoir ces mesures de gestion et surtout de réfléchir à d'autres alternatives. Cette modélisation a ainsi révélé qu'en prenant en compte certaines spécificités du Crave (relation entre succès reproducteur et qualité de l'environnement proche du nid), il était possible d'avoir un impact positif aussi important que celui qui est actuellement développé, mais avec un effort de gestion trois fois moindre. Cependant deux hypothèses fortes sont sous jacentes :

- **Les zones gérées deviennent entièrement favorables au Crave.** Cet objectif ne pourra sans doute pas être atteint uniquement à l'aide de la fauche mais nécessitera d'y associer un pâturage adapté.
- **L'accroissement de la fréquentation touristique est considéré comme nul.**

Le domaine de viabilité (chapitre V.1.2) indique que si la survie moyenne des oiseaux de 1^{ère} année venait à être inférieure à 0,2, il ne serait pas réaliste d'espérer compenser cette diminution par une augmentation de la productivité. Les mesures de gestion doivent donc intégrer l'aspect « dérangement » occasionné par la fréquentation touristique. L'outil SMA semble de ce point de vue adapté pour évaluer l'impact conjoint des opérations de gestion, aussi bien en termes de productivité (création d'habitats favorables) qu'en termes de survie des jeunes oiseaux (création de zones d'alimentation sans dérangement).

Des scénarios pourraient alors prendre en compte l'impact :

- de la gestion en fonction de la fréquentation touristique de la zone (actuellement les espaces gérés sont dans des secteurs fortement fréquentés (fig. V-5 et [Article n° 8])
- de la mise en place ou non d'enclos avec du bétail sur ces espaces gérés.

Ces aspects sont en court de développement, toutes les voies de cheminement et la variabilité de la fréquentation spatiale ont été intégrées dans le SMA.



CONCLUSION DISCUSSION



© Cédric CAÏN

Photos : Cédric Caïn

Après avoir résumé les principales connaissances acquises lors de cette étude, une réflexion sur les données et les choix des modèles est abordée. Dans une dernière partie est discutée la relation entre le gestionnaire et le biologiste de la conservation.

Chapitre I : Les ressources et leurs impacts sur la dynamique de population.

- Le principal critère de sélection de l'habitat alimentaire du Crave est la hauteur de végétation.
- En période de reproduction un deuxième critère de sélection est la distance au nid. Plus les parcelles d'habitats sont éloignées du nid moins elles sont utilisées. Le succès reproducteur apparaît influencé par les superficies d'habitats ras à proximité du nid.
- Le succès reproducteur est également influencé par les biomasses de proies en mai.

Chapitre II : Impact de l'enfrichement sur la dynamique de population.

- La diminution de la pression de pâturage entre 1952 à 1992 a très probablement contribué à faire diminuer la population de Crave au cours de cette période.
- Compte-tenu des incertitudes concernant l'évolution de l'enfrichement sur les habitats favorables aux Craves, les résultats des projections à 50 ans varient d'une stabilité de la population au niveau actuel à une diminution par 2 des effectifs.

Chapitre III : Limitation de l'accès aux ressources occasionnée par la fréquentation touristique estivale et son impact sur la dynamique de population.

- Le réseau de chemins littoraux est si dense que compte tenu des distances de fuite des oiseaux, 97 % des surfaces d'habitats favorables au Crave sont perturbés.
- La fréquentation touristique estivale du littoral est si importante et concentrée qu'elle réduit considérablement les temps d'alimentation (40 à 50 %).
- La concentration plus forte des touristes sur certaines zones contraint les Craves à utiliser des habitats sub-optimaux. Ce dérangement intervient à une période critique de leur vie (émancipation des jeunes et faiblesse des biomasses de proies disponibles en été).
- La survie des oiseaux de 1^{ère} année est apparue fortement corrélée au nombre de touristes fréquentant l'île en août. Les répercussions en terme de viabilité de la population sont considérables car si l'accroissement de la fréquentation se poursuit au rythme actuel, la population de Craves risque de s'éteindre dans les 30 prochaines années.

Chapitre IV : Impact de la fréquentation touristique sur les habitats du crave et sa dynamique de population

- Les surfaces de pelouses rases créées suite au piétinement au sein des territoires des Craves sont considérables et contribueraient à augmenter le succès reproducteur de ces derniers.
- Actuellement, cet effet positif est supérieur à l'effet négatif induit par le sur-piétinement qui engendre localement une profonde altération du couvert végétal.
- Cependant, une grande incertitude règne sur le devenir des pelouses rases sur Ouessant. En fonction des valeurs envisagées du taux de création de zones rases ou érodées, le devenir de la population de Crave varie d'une forte diminution à une augmentation.

Chapitre V : Hiérarchisation des pressions affectant la dynamique de population et interaction entre ces facteurs

- La modélisation simultanée de l'ensemble des dynamiques (enfrichement, dérangement, piétinement) permet de hiérarchiser ces facteurs et de relativiser certaines incertitudes. Compte tenu de l'importance de l'impact négatif du dérangement en terme démographique, c'est l'évolution de cette pression qui influencerait de manière prépondérante la dynamique de la population. Ainsi dans une perspective de poursuite de l'accroissement du nombre de touristes au rythme actuel, la population serait inexorablement vouée à l'extinction dans les 30 ou 40 prochaines années.
- La modélisation spatialement explicite développée au sein d'un Système Multi-Agent est apparue comme un outil particulièrement intéressant pour construire et évaluer des scénarios de gestion concrets.

Quelles données ?

Problèmes associés à la longueur des séries temporelles

L'évaluation de la viabilité des petites populations se heurte souvent à l'obstacle de la quantité et de la qualité des données nécessaires pour explorer l'ensemble des facteurs susceptibles d'être responsables du déclin (Brook et al. 2000, Coulson et al. 2001). Or la quantité de données nécessaires peut varier énormément d'une espèce à l'autre. Ainsi, dans le cas des espèces longévives, des événements de fort recrutement peuvent se produire parfois seulement une fois tous les 20 ou 30 ans (cas de la tortue radiée *Geochelone radiata*). Une série temporelle peut alors contenir un événement de ce type ou non, ce qui peut influencer considérablement les résultats des analyses de viabilité des populations (Coulson et al. 2001).

Ainsi, à Ouessant, le succès reproducteur ($F = 1,57$) a été établi sur une série temporelle de 10 ans (1996-2005, soit pratiquement deux générations), or les deux valeurs extrêmes sont justement 1996 et 2005 avec respectivement 0,69 et 2,46 jeunes/couples. Si 2005 n'avait pas été intégré, le succès reproducteur aurait été de 1,45 et parallèlement si c'était 1996 qui n'avait pas été intégré, il serait été de 1,64. Or cet écart est suffisant pour passer d'une population en très légère décroissance à une population en très légère augmentation. Nous n'avons pas cherché à tester la significativité de deux scénarios dont les trajectoires moyennes étaient proches et seule une discussion sur des scénarios très divergents nous semble envisageable avec ce type de données.

Problèmes associés aux données manquantes

Bien souvent pour les espèces rares et menacées, on ne dispose pas de tous les paramètres nécessaires à la modélisation de leur dynamique de population. La solution consiste alors à avoir recours à de la modélisation à partir de données collectées sur d'autres populations mieux suivies, car en général plus importantes ou sur des espèces voisines. mais cette façon de procéder peut induire d'importants biais. Si la population est plus grande ou si l'espèce voisine est plus commune, c'est peut être justement le cas parce que certains paramètres (survie, fécondité...) sont différents.

Lors de cette étude nous avons ainsi eu recours pour les données qui nous faisaient défaut, aux résultats des travaux menés sur la population de Crave d'Islay par l'équipe de Jane Reid, Eric & Sue Bignal, Davis McCracken et Pat Monaghan. Les paramètres "récupérés" ont été la survie adulte et la fécondité relative des femelles en fonction de leur âge, estimation basée sur plus de 20 ans de suivis. Ces deux paramètres ne pouvaient en effet pas être estimés sur Ouessant compte tenu de la faiblesse de nos échantillons. Or la survie adulte est un paramètre capital qui détermine en grande partie la démographie, puisqu'une variation donnée de la survie adulte aura beaucoup plus de répercussion sur la dynamique de population qu'une variation de même ampleur de la survie juvénile. Toutefois, la théorie prédie que les traits auxquels le taux de croissance est le plus sensible, ont en fait une faible variance due à la pression de sélection (Stearns & Kawecki 1994). Ainsi chez de nombreux taxons longévifs, il est de plus en plus démontré que les survies adultes varient assez peu et que les variations des dynamiques de populations observées sont finalement le plus souvent à mettre sur le compte de variations de survie juvénile (Gaillard et al. 1998, Hatter & Janz 1994; Tombre *et al.* 1998). La revue réalisée sur 49 espèces d'oiseaux par Saether & Bakke (2000) a montré une relation négative entre la sensibilité des paramètres démographiques (survie adulte et fécondité) et leur variabilité effectivement observée. Une des conséquences de cette relation est que la contribution des survies adultes aux variations effectives des population décroît avec la longévité des espèces. L'étude à long terme menée sur la population de Craves d'Islay (Reid et al. 2004) a ainsi montré que les survies juvéniles présentaient des variations inter-annuelles (0,20 à 0,74 ; Coefficient de Variation de 0,36) plus importantes que celles des survies adultes (de 0,63 à 0,95 ; Coefficient de variation de 0,11). Considérant ces résultats, il semble plus judicieux d'avoir estimé des survies

juvéniles sur Ouessant et utilisé les survies adultes d'autres populations, ces dernières étant soumis à une plus faible variabilité.

Quel modèle ?

Pourquoi ne pas intégrer génétique et fonctionnement méta-populationnel ?

En choisissant une modélisation uniquement basée sur la variabilité environnementale et démographique de la population d'Ouessant, cette étude a négligé deux aspects pour le moins importants dans le cadre de l'étude des petites populations : le fonctionnement méta-populationnel et les aspects génétiques.

Le fait que les aspects génétiques n'aient pas été considérés a contribué à restreindre la période de représentation des simulations. D'autres raisons comme l'ampleur des incertitudes sur les dynamiques anthropiques ont également justifié ce choix. Les simulations ont ainsi porté sur 30 à 50 ans. D'ailleurs, dans plusieurs scénarios, les phénomènes d'extinction apparaissaient entre 20 et 25 ans ce qui représente probablement seulement 4 à 5 générations. On peut poser l'hypothèse que la variation génétique est négligeable et il semble raisonnable de ne pas inclure d'aspect génétique dans nos modèles lorsque la période reste aussi courte.

D'un point de vue démographique, le choix de ne pas considérer un fonctionnement méta-populationnel a été fait en considérant que les observations de dispersion étaient des phénomènes particulièrement rares chez le Crabe. Que ce soit en Bretagne ou dans des contextes similaires comme sur les deux îles proches de Islay et Colonsay, la dispersion d'individus reproducteurs ou non est exceptionnelle (Bignal et al. 1997, Reid et al. 2003a). Les individus reproducteurs sont en outre particulièrement fidèles à leur site de reproduction. De plus, jusqu'à tout récemment, assez peu de données (succès reproducteur, survie juvénile...etc) étaient disponibles pour les autres populations bretonnes.

Il serait par contre intéressant dans le cadre d'un développement d'une stratégie de conservation de l'espèce à l'échelle par exemple du possible futur Parc National ou à l'échelle de la Bretagne, de proposer une modélisation démo-génétique intégrant la structuration spatiale des populations à plus large échelle géographique.

Jusqu'où pousser la complexification du modèle ?

De l'évaluation de l'impact de l'enfrichement à la réflexion de l'impact potentiel de la gestion entreprise par le PNRA, le modèle utilisé s'est complexifié : modèle matriciel, modèle individu centré puis finalement modélisation spatialement explicite au sein d'un Système Multi-Agent.

On peut alors s'interroger :

Pourquoi ne pas complexifier d'avantage, pour être plus réaliste ?

Pourquoi ne pas utiliser le modèle le plus complexe, dès le départ et pour toutes les analyses ?

En effet, le modèle développé au sein du SMA apparaît plus réaliste notamment à cause de son interface spatialisée et la possibilité de prendre en compte les interactions entre agents.

En gardant à l'esprit l'exhortation de Hilborn & Mangel (1997) "*Don't fall in love with your model* », nous avons tenté d'utiliser à chaque fois le modèle qui nous semblait le plus simple par rapport à la qualité des données disponibles et la question posée.

Le modèle matriciel, qui n'intègre pas la stochasticité, a par exemple été utile pour la production d'une structure de population à l'état initial. En effet, nous n'avons pas d'information sur ce type de données : 8 cohortes ont fait l'objet de marquage, avec à chaque fois peu d'individus marqués, ce qui est peu si l'on considère que l'espèce peut atteindre régulièrement l'âge de 13 ans. La structure d'âge stable prédite par le modèle matriciel a ainsi été

retenue. Cependant compte tenu de la faiblesse des effectifs et de la très forte présomption d'une limitation de la population par les sites de reproduction, le modèle matriciel est apparu inadapté.

Le modèle individu centré, qui intègre de la stochasticité, semble plus réliste, car il intègre l'aspect stochastique important compte tenu de la taille de la population et permet d'intégrer l'hypothèse d'une limitation du nombre de sites. Les simulations réalisées sur la situation actuelle (chapitre II.1.2) ou sur la situation passée (chapitre II.1.2) sont relativement cohérentes avec les observations. Il a donc été utilisé pour la grande majorité des simulations effectuées dans cette étude. Mais, il est apparu relativement inadapté pour évaluer l'impact des mesures de gestion du fait de l'importance de la localisation des zones d'alimentation par rapport au nid (cf. chapitre 1.2.)

Le modèle individu centré spatialement explicite développé au sein du SMA est devenu nécessaire pour aborder les choix relatifs à la répartition spatiale de l'effort de gestion. Cependant à ce stade du programme de recherche, nous n'avons pas utilisé le SMA avec l'ensemble de ces dynamiques. Nous avons préféré identifier clairement à chaque nouvelle étape de complexification les nouvelles sources de variabilité incorporées.

Si la plupart des sorties des modélisations ont été présentées sous forme d'évolution de taille moyenne de population ou de probabilité d'extinction, les conclusions ne doivent pas se focaliser sur la valeur prédictive de l'effectif de la population ou le pourcentage de chance de s'éteindre dans 50 ans. Les modélisations ont été conduites dans l'objectif de cristalliser la réflexion autour des processus impliqués et de permettre de hiérarchiser et d'identifier les paramètres « clé ». Ce qui nous a permis d'identifier quels sont les paramètres qui nécessitent d'être suivis dans le temps. Ainsi par ordre de priorité, il apparaît nécessaire de poursuivre le monitoring :

- 1) des taux de survie des oiseaux (poursuite du programme de marquage individuel et de contrôle),
- 2) de l'impact du piétinement et tout particulièrement de celui relatif aux taux d'érosion (programme de placettes permanentes à développer)
- 3) de l'impact de l'évolution des pratiques d'élevage et de l'enfrichement des pelouses rases. Sur ces aspects de dynamique des pelouses rases, il serait également intéressant de quantifier l'impact des populations de lapins de garenne (*Oryctolagus cuniculus*)

La modélisation nous a amené à considérer des processus et des interactions entre processus qui n'avaient pas été envisagés au départ du projet, telles les interactions entre couples reproducteurs. De nouvelles questions sont ainsi apparues : quelles sont les règles de décision qui régissent l'utilisation de l'espace par un couple reproducteur ? De même quelles sont les échelles de temps et d'espace qui doivent être considérées particulièrement dans le cas où plusieurs disciplines interagissent ?

Sur ces aspects, la co-construction développée lors de la conception du SMA a été particulièrement intéressante car ce type de modélisation permet la mise en place d'un langage commun entre disciplines et la définition d'échelles de temps et d'espace qui soient compatibles avec l'ensemble des processus naturels ou anthropiques considérés. Comme ces questions sont abordées dans les premières phases de conception du SMA, « les coûts de transaction » sont alors réduits... Si chaque discipline avait modélisé ses processus de son côté avant la mise en commun, la résolution des incompatibilités dans un modèle final aurait été considérable [Article n°11].

Le processus de développement du SMA a également permis de mettre en évidence de nombreuses lacunes sur les connaissances du fonctionnement du système par rapport aux questions posées. Au cours des 3 ans du projet IFB, certaines lacunes ont pu être résolues par des

études complémentaires, d'autres non, ce malgré l'effort développé. Ce fût par exemple le cas de l'impact de la vaine pâture sur la dynamique d'enfrichement.

L'utilisation du SMA a également mis en évidence des limitations des problèmes de nature technique. Tout d'abord les temps de simulation sont particulièrement longs. En effet, ces systèmes calculent l'état de l'ensemble des automates cellulaires (160000 cellules dont 76000 actives pour le SMA développé dans la Réserve de Biosphère d'Iroise) et l'état de chaque agent, à chaque pas de temps (3 pas de temps/année)...Il faut ainsi, parfois 1 à 2 heure(s) pour réaliser une simulation. Il n'est donc pas envisageable d'effectuer 1000 voir 2500 itérations pour chacun des scénarios, comme cela a été fait avec le modèle Individus centré (MIC) non spatialisé,...le temps consacré à la simulation dépasserait alors la durée d'une thèse.

Or plus, il est important de lancer des simulations pour vérifier le bon fonctionnement de la programmation ou s'apercevoir qu'une sonde (sortie d'un paramètre dans un fichier pour chaque pas de temps et à chaque itération) aurait été nécessaire, comme par exemple l'âge d'accession à la reproduction pour permettre d'interpréter plus facilement certains résultats comme celui de l'évolution de l'indice de fécondité (chapitre 4.2.3.4).

De même, alors qu'un des points forts de ce type de système réside dans son interface spatialisée, la plateforme CORMAS ne permet actuellement pas de réaliser des cartes de probabilités. Pourtant, lorsque de la stochasticité est susceptible d'intervenir sur l'état d'une cellule. Chaque simulation (avec les mêmes paramètres) peut donner des résultats différents pour la même cellule. Ainsi à chaque nouvelle itération on peut s'attendre à obtenir des sorties spatiales différentes. Evidement l'état d'une cellule est régi par des processus (dynamique de végétation, utilisation par un Crave, piétinement par des touristes...) qui ont une certaine probabilité de se produire. Ainsi, au lieu d'avoir n sorties spatiales différentes, ce qui est difficilement interprétable, une carte des probabilités des états de la cellule après x années calculée sur n itérations serait utile.

Il s'agit donc d'un outil à développer comme les SIG le furent au début des années 1980. Il y a fort à parier que les capacités de calcul et de mémoire ne se poseront plus d'ici quelques années compte tenu de l'évolution constante du matériel informatique. On peut également espérer que la philosophie de cette plateforme gratuite et de la communauté d'intérêt associée feront évoluer ce logiciel notamment sur les aspect évoqués précédemment. La modélisation d'une population individus centrés dont la dynamique est couplée avec l'évolution de l'espace, n'avait jusqu'alors jamais été réalisée sur CORMAS, la mise à disposition de ce module facilitera sans doute la modélisation de populations d'espèces exploitées ou patrimoniales dans les problématiques de gestion des ressources naturelles et renouvelables pour lesquelles les SMA sont de plus en plus utilisés.

Quelle gestion ?

Pourquoi mettre en place des mesures de gestion conservatoires ?

La disparition de la population de Craves sur Ouessant n'entraînerait probablement pas de modifications fonctionnelle majeures pour les habitats des falaises, le Crave n'étant pas une espèce clé de voûte ni ingénieure. C'est évidemment sa disparition en tant qu'espèce rare et emblématique qui motive la mise en œuvre d'opérations de gestion.

Le gestionnaire d'espaces protégés apparaît comme le dépositaire d'un patrimoine naturel, et sa légitimité est justement en partie liée à la présence de ce patrimoine naturel. Si une ou plusieurs espèce(s) emblématique(s) disparaissait(-ent), le gestionnaire serait très certainement considéré comme en partie responsable. A titre d'exemple, c'est en quelque sorte ce qui est arrivé au Parc National des Pyrénées qui a perdu en 1991 son label de Parc Européen, faute d'avoir réussi à limiter la dégradation de l'habitat de l'Ours brun (*Ursos actos*) en partie due aux pressions de la foresterie. C'est également ce qui a failli arriver à la plus petite Réserve Naturelle de France, celle de Saint Nicolas des Glénans, créée uniquement pour protéger le

Narcisse des glénans, (*Narcissus triandrus capax*). Cette espèce endémique avait failli disparaître suite à un embroussaillage consécutif à la mise en enclos de la Réserve. Des opérations de gestion furent alors développées avec succès pour enrayer cette dynamique d'enfrichement.

Dans le cas d'Ouessant, la viabilité du Crave apparaît menacée si certaines pressions continuent de s'accroître au rythme actuel. La responsabilité du gestionnaire vis à vis de cette espèce n'en est pas moindre, le PNRA hébergeant de plus près de la moitié de la population bretonne, une population particulièrement isolée. La population de Craves d'Ouessant a en outre par le passé probablement constitué une population source pour la recolonisation de secteurs côtiers continentaux proches, comme le Léon [Article n°1 & 2].

Des mesures de protection des habitats alimentaires de cette espèce assureraient en outre une protection à de nombreuses autres espèces patrimoniales [Article n°8 & 9].

Enfin un autre aspect de cette étude met en avant le fait que le crave, du fait de sa sensibilité aux principales dynamiques en cours sur l'île, puisse constituer en quelque sorte une espèce indicatrice de certaines interactions Société-Nature, en cours à Ouessant [Article n°9 & 10]. L'intérêt d'une approche ciblée sur une espèce emblématique présente à cette échelle locale un outil pour le gestionnaire pour communiquer sur la problématique de conservation de la biodiversité. Cette approche dépasse largement le cadre d'Ouessant puisqu'en Bretagne, partout où le Crave se reproduit, ces phénomènes d'enfrichement et d'augmentation de la fréquentation touristique existent.

Jusqu'où l'effort est-il raisonnable ?

Le biologiste de la conservation, doit aussi apporter des éléments pertinents et objectifs pour répondre à la question "*Est-ce que cela en vaut la peine ?*" notamment au travers des analyses de viabilité des populations.

Est-ce bien raisonnable d'avoir voulu soutenir une population de Grand Tétras dans les Cévennes au travers de relâchés d'oiseaux, près de 600 individus en 20 ans, pour ne recenser que finalement 5 mâles chanteurs en 2000 (Barbaud 2005) ? Dans ce cas, une modélisation des aspects démo-génétiques a permis d'exclure les problèmes génétiques et mis en évidence que les principaux facteurs étaient d'ordres environnementaux (prédation, dynamique de végétation...). De même, un des volets du plan national de restauration de l'Outarde canepetière (*Tetrax tetrax*) prévoyait le renforcement de la population du Centre Ouest (population de 850 individus, qui a subi une diminution de l'ordre de 92 % en 20 ans et dont le déclin n'est pas enrayeré par le relâché de 100 individus / an (Inchausti & Bretagnolle 2003).

Et que faire lorsque les pressions viennent de l'extérieur de l'espace protégé et que le gestionnaire n'a que peu de moyens pour agir sur celles-ci ? Ainsi, en Bretagne, de nombreuses populations de Sternes se reproduisant sur de petits îlots côtiers placés en Réserve sont menacées par une augmentation de la prédation. Or les dynamiques de ces prédateurs sont en grande partie extérieures à ces espaces (cas de l'augmentation des prédateurs suite à l'arrivée d'espèces allochtones comme le Vison d'Amérique (*Mustela vison*) ou de dynamique de recolonisation d'espèces autochtones comme le faucon pèlerin (*Falco peregrinus*). Comment ne pas rejoindre Barbaud (2005) et Genot (1998) enfin lorsqu'ils considèrent qu'une espèce, qui a besoin pour survivre d'une assistance humaine permanente, ne peut plus être considérée comme une espèce sauvage ? Cela pose clairement le problème de la durabilité des méthodes de gestion : Jusqu'où les gestionnaires, mais aussi les acteurs locaux, peuvent-ils et doivent-ils s'investir dans la gestion ? Peuvent-elles avoir une autre utilité qui sera gage de leur pérennité ?

Dans le cas du Crave à bec rouge, le pastoralisme semble avoir été une raison majeure pour expliquer sa présence sur certains secteurs. Sur nombre d'entre eux, la disparition de cette

pratique a ainsi très vraisemblablement conduit ces populations à l'extinction. Dans le cas de l'île d'Ouessant, il semble que les surfaces de pelouses maintenues rases par les conditions naturelles actuelles suffisent à maintenir une population viable démographiquement (cf fig. V-2 : fécondité (F) estimée sur les quantités de pelouses rases naturelles $F = 1,25$; et survie des oiseaux de 1ère année (S_0) dans l'éventualité d'un dérangement touristique nul $S_0 = 0,4$ à $0,5$). Le crave peut donc se maintenir sans l'homme, sur Ouessant.

Or le « problème » est que l'homme y est bien présent depuis déjà plusieurs millénaires ! Certaines pratiques pastorales (pâturages intensifs côtiers) qui favorisaient l'espèce jusqu'au milieu du XX^{ème} siècle ont, malheureusement pour l'espèce, régressé et pratiquement disparu. Dans le même temps, de nouvelles activités liées à l'éco-tourisme sont apparues et ont généré des impacts positifs (création de pelouses rases liées au piétinement) qui contrebalancent actuellement à peine les impacts négatifs de cette activité (dérangement). Cependant les effets négatifs du dérangement ne seront probablement pas compensés dans le futur par les aspects positifs. Cet équilibre a pourtant des chances d'être déplacé dans le futur, avec une dominance des impacts négatif.

Une réponse sociétale pour palier à l'impact de "l'ouverture au public" d'espaces protégés a consisté à mettre en place un fond, alimenté par la taxe Barnier, destiné à financer les opérations de gestion compensatoires. Le biologiste de la conservation peut contribuer à la réflexion globale à développer sur l'utilisation optimale de ce financement.

Relation entre scientifique et gestionnaire sur cette question de biologie de la conservation

Actuellement sur Ouessant, la gestion développée poursuit un triple objectif :

- 1) créer des espaces ouverts dans un souci de restauration de la "valeur paysagère" des sites.
- 2) limiter les risques d'incendie
- 3) augmenter la valeur patrimoniale des sites gérés avec comme indicateur le Crave.

Les sites ouverts au public auront probablement un intérêt très limité en tant que zone de quiétude pour les Craves. Du point de vue de la préservation de cette espèce, ces mesures de gestion visent essentiellement à mettre à disposition de nouvelles surfaces d'habitats favorables dans l'espoir que cela puisse par exemple contribuer à améliorer leur succès reproducteur. Les résultats de cette étude permettent d'avancer que cela ne sera probablement **pas suffisant et pas durable** dans un contexte d'augmentation de la fréquentation touristique.

Pas suffisant, et ce malgré la relation entre fréquentation touristique et financement des mesures de gestion. En effet comme nous l'avons vu au chapitre V, il existe une balance entre fécondité et survie juvénile qui ne peut pas s'équilibrer lorsqu'un paramètre est supérieur au seuil réaliste pour cette espèce (fig. V-2). Or si les dynamiques du tourisme continuent d'augmenter et donc son impact en terme de dérangement, la survie juvénile sera si faible qu'elle ne pourra être compensée par une amélioration du succès reproducteur via la création de zones de végétation rases. De plus, la pression de fauche ne permet pas de maintenir une végétation rase tout au long de l'année, seules de petites superficies fauchées et ce sur des périodes relativement courtes de quelques semaines sont actuellement utilisées par les Craves.

Pas durable car si la fauche du Parc conduit effectivement à la création de milieux ouverts, l'absence de pression de pâturage expose ces espaces à un retour à la friche dès que les opérations de fauche s'achèveront.

Dans un partenariat entre scientifique et gestionnaire, le rôle du biologiste de la conservation ne doit pas se limiter à ce constat, la proposition de mesures de gestion alternatives est à mon sens de son ressort. Nous avons ainsi proposé de réallouer différemment une part de l'effort de gestion pour optimiser les résultats en terme de succès reproducteur. Nous pensons

également qu'en développant certains aspects du SMA, il serait possible de prendre en compte les aspects du dérangement. Cet outil pourrait aider à désigner les chemins qui contribuent le plus au dérangement par leur situation (proximité de zones d'alimentation) et leur fréquentation et qui mériteraient donc d'être déviés. Le SMA pourrait également être utilisé pour délimiter les sites optimaux compte tenu des bénéfices qu'ils produiraient sur le succès reproducteur et sur la survie des jeunes oiseaux (création de zones de quiétude). Enfin un projet de sensibilisation des touristes avant leur arrivée sur Ouessant pourrait constituer une approche complémentaire.

Cependant, il y a de grandes chances que les mesures de gestion alternatives ou complémentaires proposées par le biologiste de la conservation ne soient pas applicables en l'état du fait de la non connaissance de certains critères de décision propres au gestionnaire. Il est également possible que le gestionnaire ne se les approprie pas. Ainsi, si les deux parties sont convaincues que les mesures de gestion doivent être améliorées, l'élaboration de ce qu'on pourrait appeler des propositions de gestion de deuxième génération doit se faire conjointement, sur le même principe que lors du processus de co-construction du SMA par exemple. De plus dans l'éventualité d'appliquer sur ces zones fauchées par le PNRA une pression de pâturage, deux solutions peuvent être envisagées :

- La création d'un troupeau gérée entièrement par le Parc pour entretenir les zones fauchées et rendre attractive ces zones pour les Craves : maintenir un surpâturage temporaire au printemps sur des zones susceptibles d'être utilisées par les couples de Craves reproducteurs.
- L'installation par les « éleveurs » de moutons ou l'éleveur de vaches de leurs animaux sur les zones gérées par le Parc avec un cahier des charges pour que ces pâtures puissent être attractives pour les Craves. Or dans cette éventualité, il apparaît important de reconsidérer le contexte de l'élevage sur Ouessant. Sachant que le nombre « d'éleveurs » de moutons décline régulièrement, que le pâturage s'est recentré sur l'intérieur de l'île et que de nouvelles pratiques consistent à éviter la vaine pâture en gardant ses moutons en enclos, il est peu probable que spontanément des moutons « viennent » ou soient mis à l'attache sur ces sites. Il faudrait rendre alors ces pâtures **attractives pour les éleveurs** soit à l'aide de subventions (versement d'une part d la taxe Barnier ?), mais peut être aussi au travers d'une sensibilisation : que ces personnes perçoivent leur action dans une perspective de conservation du patrimoine naturel de l'île (paysage, faune, flore...). Aujourd'hui très peu de ouessantins sont véritablement conscients de « la valeur » de leur patrimoine naturel : très peu sont conscients que certaines stations de plantes rares ou de populations d'oiseaux et de mammifères marins, sont d'importance nationale. Enfin si tous les ouessantins savent que Ouessant fait partie du Parc Naturel Régional d'Armorique du fait des structures, des emplois et des nombreuses activités que celui-ci génère, assez peu savent par exemple que l'île est au cœur d'une Réserve de Biosphère (cf. enquête Levrel 2006). Cette réflexion de la gestion globale du paysage ouessantin est donc à mener avec les acteurs locaux.

De ce point de vue, la conception du SMA de la Réserve de Biosphère avec ce qu'il comporte d'apports de connaissances constitue une base de réflexion. Il permet de mettre en rapport les contraintes liées à la viabilité de la populations de Craves, la gestion de l'élevage et la gestion du tourisme. Cependant, ce travail a été principalement réalisé par les scientifiques avec une implication relativement faible du gestionnaire. Cette modélisation aura sans doute du mal à sortir de la sphère scientifique. L'implication du gestionnaire au processus de co-construction ayant été particulièrement faible, l'appropriation a posteriori arrivera-t-elle à se faire ? On peut évidemment s'interroger sur la place laissée par les scientifiques aux gestionnaires ? Quel degré d'implication le gestionnaire avait-il estimé suffisant ? Dans ce type de projet, le scientifique n'est-il pas tenté de penser que son travail consiste uniquement à consacrer toute son énergie à l'élaboration du modèle (conceptualisation, apport de connaissances...etc) et que de toute façon le gestionnaire prendra le relais par la suite ?

Au cours des 3 années du projet IFB "Organisation de l'accès aux ressources et biodiversité, application aux Réserves de Biosphère française", 4 Réserves de Biosphère ont développé un SMA pour aborder cette thématique de la fermeture des milieux. A l'inverse d'Ouessant, certains projets ont été soutenus presque exclusivement par des gestionnaires et les scientifiques ont été quasiment absents. Le SMA d'Ouessant est par contre l'un des seuls à pouvoir actuellement fournir des simulations sur des scénarios d'évolution des pressions ou des choix de gestion. Les retours d'expériences de ces 4 projets, en juin 2007, permettront probablement de mieux comprendre comment créer de nouvelles relations scientifique-gestionnaire. D'ores et déjà, il apparaît nécessaire avant de lancer de telles opérations, où est affichée la volonté d'une action commune gestionnaire-scientifique, de prendre le temps d'évaluer comment les deux parties auront à s'impliquer dans un tel projet. Que ce type de travail s'apparente plus à une partie de handball qu'à d'un relais 4x400.

La réalisation d'un jeu de rôle issu du SMA sera peut être un nouveau départ, dans lequel il est possible que le gestionnaire trouve plus facilement sa place. Espérons également que la restitution de ce travail de thèse réalisé autour d'une espèce emblématique du PNRA et de la Réserve de Biosphère pourra contribuer modestement à faire le lien entre gestionnaires et scientifiques dans cet espace, pour une meilleure sauvegarde de la biodiversité.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andelman, S.J. & Fagan, W.F. 2000. Umbrellas and flagships: efficient conservation surrogates or expensive mistakes. *Proceeding of the National Academic of Science U.S.A* 97: 5954-5959.
- Ashton, R.E. 1991. Fundamentals of Ecotourism. A workbook for on profit and travel programs in Ecotourism Management Workshop. Washington University and the Ecotourism Society, Washington DC USA.
- Barbault, R. 1994. Des baleines, des bactéries et des hommes, Paris, Odile Jacob, 327p.
- Barbault, R. 2005. Un éléphant dans un jeu de quilles, l'homme dans la biodiversité. Seuil, 266p.
- Barber, D. R., Martin, T.E., Melchioris, M.A., Thill, R.E. & Wigley, T.B. 2001. Nestling success of birds in different silvicultural treatments in southeastern U.S. pine forest. *Conservation Biology*. 15: 196-207
- Beale, C.M. & Monaghan, P., 2004. Human disturbance: people as predation-free predators. *Journal of Applied Ecology* 41, 335-343.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science*. 293: 2413-2418.
- Belanger, L. and Bedard, J., 1989. Responses of staging greater snow geese to human disturbance. *Journal of wildlife Management* 53, 713-719.
- Berger, J. 1997. Population constraints associated with the use of black rhinos as an umbrella species for desert herbivores. *Conservation Biology* 11: 69-78.
- Berrow, S.D., Mackie, K.L., O'Sullivan, O., Shepherd, K.B., Mellon, C. & Coveney, J.A. 1993. The second international Chough survey in Ireland, 1992. *Irish Birds* 5: 1-10.
- Bignal E., McCracken D., Stillman, R., Ovenden G. 1996. Feeding behavior of nesting choughs in the Scottish Hebrides. *J. Field Ornithol.*, 67(1) : 25-43.
- Bignal, E., & McCracken, D. 1996. Low-intensity farming systems in the conservation of the countryside. *Journal of Applied Ecology* 33: 413-424.
- Bignal, E., Bignal, S. & McCracken, D. 1997. The social life of the Chough. *British Wildlife*, 8: 373-383.
- Blanco, G., Fargallo, J.A. & Cuevas, J.A. 1993. Consumption rates of olives by choughs in central Spain : variations and importance. *J. Field Ornithol* 65(4): 482-489.
- Blanco, G., Tella, J.L. & Torre, I. 1998. Traditional farming and key foraging habitats for chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* conservation in a Spanish pseudo steppe landscape. *Journal of Applied Ecology* 35: 232-239.

- Boo, E. 1990. Ecotourism: The Potentials and Pitfalls, Vol.2 Country Case Studies. World Wildlife Fund, Washington, DC.
- Brigand, L. & Boulestreau, G. 1995. Guide d'Ouessant. 79p Les Editions Buissonnières Crozon , France, 79p
- Brook, B.W., et al. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404: 385-387.
- Buckley, R.C. 2000. Tourism in the most fragile environments. *Tourism Recreation Resource* 25, 31-40.
- Buckley, R.C. 2003. Ecological indicators of tourist impacts in parks. *Journal of Ecotourism* 2:54-66.
- Buhot, C. 2005. Analyse du marché foncier et immobilier des îles du Ponant. Thèse Université de Bretagne Occidentale.
- Bullock, I.D., Drewett, D.R. & Mickleburgh, S.P. 1983. The chough in Britain and Ireland. *British Birds* 76: 377-401.
- Burfield, I. & Bommel, F.V. 2004 Bird in Europe: population estimate, trends and conservation status. BirdLife International Serie n°12 Cambridge Royaume Unis.
- Cabeza, M. & Moilanen, M. 2001. Design of reserve networks and the persistence of biodiversity. *Trend in Ecology & Evolution* 16: 242-248.
- Cabeza, M. 2003. Habitat loss and connectivity of reserve networks in probability approaches to reserve design. *Ecology Letters* 6 : 665-672.
- Cam, E. & Monnat, J.Y. 2000. Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *Journal of Animal Ecology*. 69: 380-394.
- Camm, J.D., Polaski, S., Solow, A. & Csuti, B. 1996. a note on optimal algorithms for reserve site selection. *Biological Conservation* 78 : 353-355.
- Carney, K.M. & Sydeman, W.J. 1999. A review of human disturbance effects s on nestling colonial waterbirds. *Waterbirds*, 22:68-79.
- Carter, I., Brown, A., Lock, L. Wotton S. & Croft S. 2003. The restoration of the red billed chough in Cornwall. *British Birds*, 1 : 23-29.
- Caswell, H. 2000 Prospective and retrospective perturbation analyses : their roles in Conservation Biology. *Ecology* 81, 619-627
- Ceballos-Lascurain, H., 1991. Tourism, Ecotourism, and protected area. in Kusler J.A (ed.) Ecotourism and Resource Conservation vol.1 Omnipress, Madison. USA
- Church, R.L., Stoms, D.M. & Davis, F.W. 1996. Reserve selection as maximal covering location problem. *Biological Conservation* 76 : 105-112.

- Clarke, W. E. 1899. Ile d'Ouessant as an Ornithological station with notes on migratory and other birds observed there. *Ornis* 9, 309-322.
- Connor, E.F. & McCoy, D.D. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist*. 113: 791-833.
- Constantine, R. Brunton, D.H. & Dennis, T. 2004. Dolphin-watching tour boat change bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) behaviour. *Biological Conservation*, 117, 299-307.
- Cook, A.S., Grant, M.C., McKay, C.R. & Peacock, M.A. 2001. Status, distribution and breeding success of the Red-billed Chough in Scotland in 1998. *Scottish Birds* 22: 82-91.
- Coulson, T., Mace, G. M., Hudson, E. & Possingham, H. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 219-221.
- Cowdy, S. 1973. Ants as a major food source of the chough. *Bird Study* 20: 117-120.
- Cramp, S. & Perrins, C.M. 1994. The birds of the Western Palearctic, Vol.8. Oxford University Press. Royaume Unis.
- Creel, S., Fox, J.E., Hardy, A., Sands, J., Garrot, B. & Peterson. R.O. 2002. Snowmobile activity and glucocorticoid stress responses in wolves and elk. *Conservation Biology* 16: 809-814.
- Cross, A.V., Green, M.G. & McKay, C.R., 1993. Chough nest-ledge provision in Central Wales. Royal Society for the Protection of Birds Report Royaume Unis. 40p.
- Csuti, B., Polaski, S., Williams, P.H, Pressey, R., Camm, J.D., Kershaw, M. 1997. A comparison of reserve selection algorithms using data on terrestrial vertebrates in Oregon. *Biological Conservation* 80 : 83-97.
- Cullen, J.P. 1989. The history and present status of the chough in the Isle of Man. 19-22pp *In*: Bignal E., Curtis D. Chough and Land use in Europe. Proceeding of an International Workshop on the Conservation of the Chough, *Pyrrhocorax pyrrhocorax* in the EC. 11-14 November 1988.
- Daget, P. & Poissonet, J. 1971. Une méthode d'analyse phytosociologique des prairies. *Annales agronomiques* 22: 5-41.
- Daget, P. and Poissonet, J. 1991. Prairie permanente et pâturage - Méthodes d'étude. Montpellier, Institut de Botanique. France 331p.
- Davis, S.K. 2005. Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. *The Condor*. 107: 605-616.
- Dendaletche, C. 1991. Alpine Chough and Choughs : biological integrators of agro-pastoralism ecosystems in the Pyrenees. *In*: Birds and Pastoral Agriculture in Europe (eds Curtis D.J, Bignal E. and Curtis M.A) pp. 68-70.
- Deguisse, I.E. & Kerr, J. 2005. Protected areas and prospects for endangered species conservation in Canada. *Conservation Biology* 20: 48-55.

Delgado, A. & Moreira, F. 2000. Bird assemblages of an Iberian cereal steppe. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 78: 65-76.

DeSanctis, A., De Marinis, F., Limongelli, L., Pellegrini, M. & Spinetti, M. 1997. The status and breeding biology of the chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax* Linnaeus) in the Central Apennines-Abruzzo-Italy. *Avocetta* 21: 157-164.

Dixon, P. & Sherman, J. 1991. Economics of protected areas. *Ambio*. 20: 68-74.

Driscoll, M.J.L., Donovan, T., Mickey, R., Howard, A. & Fleming, K.K. 2005. Determinants of wood thrush nest success: a multi-scale, model selection approach. *Journal of Wildlife Management*. 69:699-709.

Doliguez, B., Danchin, E. & Clobert, J. 2002. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* 297 : 1168-1170.

Dubois, P.J., Le Marechal, P., Oliosio, G. & Yezou, P. 2000. Inventaire des oiseaux de France. Nathan Paris France pp 333.

Duchateau, S. 2003. Premiers éléments sur une population de Craves à bec rouge *Pyrrhocorax pyrrhocorax* en haute vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques). *Le casseur d'os, revue du GOPA* 3 : 37-45.

Duchesne, M., Cote, S.D. & Barette, C. 2000. Responses of woodland caribou to winter ecotourism in the Charlevoix Biosphere Reserve, Canada. *Biological Conservation*. 96, 311-317.

Dyck, M.G. & Baydack, R.K. 2004. Vigilance behaviour of polar bears (*Ursus maritimus*) in the context of wildlife-viewing activities at Churchill, Manitoba, Canada. *Biological Conservation* 116, 343-350.

Epler Wood, M. 1996. The Evolution of Ecotourism as a Sustainable Development Tool. The Sixth International Symposium on Society and Natural Resource Management, Pennsylvania State University USA.

Etienne, M. & Le Page, C. 2002. Modelling contrasted management behaviours of stakeholders facing a pine encroachment process : an agent-based simulation approach. *International Environmental Modelling and Software Society* 11 :208-213

Etienne M. & Le Page C. 2003. Step-by-step approach to building land management scenarios based on multiple viewpoint on multi-agent system simulation. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*. 6. [<http://jasss.soc.surrey.ac.uk/6/2/2.html>]

Forslund, P. & Pärt, T. 1995. Age and reproduction in birds - hypothesis and tests. *Trends in Ecology and Evolution* 10 : 374-378.

Francoual, T. 1993. *Le mouton comme élément de développement durable à Ouessant ?* Rapport École Nationale Supérieure d'Agronomie de Toulouse, France 44p.

Frechet, G. 2001. Le crabe à bec rouge *Pyrrhocorax pyrrhocorax* sur les Causses méridionaux. *Feuille de Liaison du GRIVE*. 61 : 14-17.

Gaillard, J.M, Festa-Bianchet M. & Yoccoz, N.G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 58-63.

Gallet, S., Rozé, F. 2002. Long-term effects of trampling on Atlantic Heathland in Brittany (France): resilience and tolerance in relation to season and meteorological conditions. *Biological Conservation* 103: 267-275.

Garcia-Dory, M.A. 1989. Datos sobre la ecología del género *Pyrrhocorax* (*P. pyrrhocorax* y *P. graculus*) en el parque Nacional de la Montaña de Covadonga, Asturias. *Alytes* 1 : 411-448.

Genot, J.C. 1998. Ecologiquement correct ou protection contre nature ? Aix en Provence, Edisud, 155p.

Giran, J.P. 2003. Les Parcs Nationaux Une référence pour la France Une chance pour ses territoires Rapport Ministériel. France

Goodwin, H.J., Kent, I.J., Parker, K.T. & Walpole, M.J. 1997. Tourism, Conservation and Sustainable Development Vol. I. Comparative Report. Final report to the DFID. London. Royaume Unis.

Gourmelon, F., Bioret, F., Brigand, L., Hily, C., Jean, F., Le Berre, I. & Le Demez, M. 1995. Atlas de la réserve de biosphère de la mer d'Iroise. Cahier scientifique du Parc Naturel Régional d'Armorique, tome 2;

Gourmelon, F., Bioret, F. & Le Berre, I. 2001. Land-use changes and implications for management of a small protected island off the coast of Bretagne. *Journal of Coastal Conservation* 7: 41-48

Grumbine, R.E. 1990. Viable population, reserve size, and federal lands management: A critique. *Conservation Biology* 4: 127-134.

Guermeur, Y. & Monnat, J. Y., 1980. Histoire et géographie des oiseaux nicheurs de Bretagne. S.E.P.N.B-C.O.B. Brest, France 240pp.

Guermeur, Y. 1984-1996. Bulletin du centre ornithologique. Parc Naturel Régional d'Armorique, Ouessant France,

Guerrero, P., & Munoz, E. 2002. Ecotourism to the galapagos island, a world heritage site. Society for Conservation Biology 16th Annual Meeting. Durrell Institute Of Conservation and Ecology University of Kent at Canterbury & British Ecological Society.

Hatter, I.W. & Janz, D.W. 1994. Apparent demographic changes in black-tailed deer associated with wolf control on northern Vancouver Island. *Canadian Journal of Zoology* 72, 1556-1572.

Harriot, V., 2002. Marine tourism on the great Barrier Reef. [<http://www.greatbarrierreef.org>]

- He, F. & Legendre, P. 1996. On species-area relations. *American Naturalist* 148: 719-737.
- Hilborn, R. & Mangel, M. 1997. The ecological detective, confronting models with data. Princeton University Press New Jersey Royaume Unis, 315p.
- Inchausti, P. & Bretagnolle, V. 2003. Risque d'extinction et projet de renforcement des populations a grande echelle spatiale : simulation de stratégies de conservation chez l'Outarde canepetière. Journée Francophones de Conservation de la Biodiversité Villeurbanne 22-25 avril 2003 [<http://jfc.univ-lyon1.fr>]
- IUCN, 1994. IUCN Red List Categories, IUCN Species survival commissions, The world Conservation Union.
- IUCN, DFID & European Commission 2002. Tourism and Biodiversity. Biodiversity in Development Biodiversity Brief 9. [<http://wcpa.iucn.org>].
- Julien, M.H., 1952. Avifaune de l'île d'Ouessant. *Alauda* 20 ,157-170.
- Kelly, C., Pickering, C.P. & Buckley, R.C. 2002. Impacts of tourism on threatened plant taxa and communities in Australia. *Environnemental Management and restoration* 4, 37-44
- Kerbiriou, C. & Le Viol, I. 2002. Le crabe à bec rouge en Bretagne. Deuxième partie : Localisation et évolution des populations en Bretagne. *Ar Vran*, 13: 103-130.
- King, J.M. & Heinen, J.T. 2004. An assessment of the behaviors of overwintering manatees as influenced by interactions with tourists at two sites in central Florida. *Biological Conservation*, 117, 227-234.
- Kirkpatrick, J.B. 1983. An iterative method for establishing priorities for the selection of nature reserves : an example from Tasmania. *Biological Conservation* 25 : 127-134.
- Laiolo, P. & Rolando A., 1999. The diet of the chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) and the alpine chough (*Pyrrhocorax graculus*) in the alps : seasonality, resource partitioning and population density. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 54: 133-147.
- Laiolo, P. & Rolando, A. 2001. A comparative analysis of the breeding biology of the red-billed Chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* and the Alpine Chough *P. graculus* coexisting in the Alps. *Ibis* 143: 33-40.
- Laiolo, P., Dondero, F., Ciliento, E. & Rolando, A. 2004. Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. *Journal of Applied Ecology*. 41: 294-304.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist* 142, 911-927.
- Lande, R. 2002. Incorporating stochasticity in population viability analysis. In: Beissinger SR, McCullough DR, eds. Population viability analysis. Chicago: The University of Chicago Press, USA pp. 18-40.

- Lawler, J.J., White, D., Eos, J.C. & Master, L.L. 2002. Rare species and the use of indicator group for conservation planning. *Conservation Biology* 17 : 875-882.
- Legendre, S. & Clobert, J. 1995. ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics* 22: 817 - 834
- Lemauiel, S. & Rozé, F. 2003. Response of three plant communities to trampling in a sand dune system in Brittany (France). *Environmental Management* 31: 227-235.
- Levrel, H., 2006. Biodiversité et développement durable : quels indicateurs ? Thèse de l'EHESS
- Liddle, M.J., Greig-Smith, P. 1975. A survey of tracks and paths in a sand dune ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 12: 909-930.
- Madders, M., Leckie F.M., Watson J, & McKay C.R. 1998. Distribution and foraging habitat preferences of Choughs on the Oa peninsula, Islay. *Scottish Birds*. 19: 280-289.
- Marion J.L., Cole, D.N., 1996. Spatial and temporal variation in soil and vegetation impacts on campsites. *Ecological Applications* 6: 520-530.
- Margules, C.R. & Pressey, R.L. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243-253.
- Matthews et al. 2000. Pilot Analysis of Forest Ecosystems: Forest Ecosystems (Washington, DC: World Resources Institute (WRI), 16p.
- Matvejev, S.D. 1955. Le crabe à bec rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax docilis* GM.) en Yougoslavie. *Acta Musei Macedonici Scientiarum Naturalium* 4: 10-32.
- MacArthur, R. A., Geist, V., and Johnston. R. H., 1982. Cardiac and behavioural responses of mountain sheep to human disturbance. *Journal of Wildlife management* 46:351-358.
- Margules, C.R., Pressey, R.L. & Williams, P.H. 2002. representing biodiversity : area and procedures for identifying priority areas for conservation. *J. Biosci.* 4 : 309-326.
- McCanch, N. 2000. The relationship between Red-Billed Chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* (L) breeding populations and grazing pressure on the Calf of Man. *Bird Study* 47: 295-303.
- McCracken, D.I., Foster, G.M., Bignal, E.M. & Bignal, S. 1992. An assesment of chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* diet using multivariate analysis technique. *Avocetta* 16: 19-29.
- McCracken, D.I., Foster, G.M. 1993. Surface-active invertebrate communities and the availability of potential food for the Chough, *Pyrrhocorax pyrrhocorax* L., on pastures in north-west Islay *Pedobiologia* 37: 141-158.
- McKay, C.R. 1993. Ecology of the Red-Billed Chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) Thèse Université de Glasgow. Royaume Unis
- Meinertzen, R. 1948. The birds of Ushant, brittany. *Ibis* 90, 553-567.

- Meyer, R.M., 1990. Observations on two Red-Billed Choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax* in Cornwall: Habitat use and food intake. *Birds Study* 37: 199-209.
- Meyer, R.M, Buckland, P.C. & Monaghan, P. 1994. The diet of the chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* as indicated by analysis of digested prey remains. *Avocetta* 18: 95-106.
- Michaud, R.C., Bedard, J. Mingelbier, M. and Gilbert, M.C., 1997. Les activités d'observation en mer des cétacés dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent 1985-1996 : Une étude de la répartition spatiale des activités et des facteurs favorisant la concentration des bateaux sur des sites d'observation. Final report. For Canadian Heritage, Parks Canada, Saguenay-St Lawrence Marine Park, Tadoussac, Canada.
- Millenium Ecosystem Assesment, 2005. Ecosystem and Human Well-Being: Synthesis, Island Press, 137p.
- Moilanen, A., Franco, A.M.A., Early, R.I., Fox, R., Wintle, B. & Thomas, C.D. 2005. Prioritizing multiple-use landscape for conservation : methods for large multi-species planning problems. *Proceeding of the .Royal Society* 272 : 1885-1891.
- Morgan, A. 1971. Chough digging for food in sand. *British Birds* 64: 422-423.
- Morris, R.D. & Hunter, R.A. 1976. Factor influencing desertion of colony sites by common terns (*Sterna hirundo*). *Canadian Field Naturalist*. 90: 137-143.
- Nelson, J.B., 1988. Age and breeding in seabirds. *Procceding of the International Ornithological Congress*, 19 : 1081-1097
- Newmark, W.D., 1985. Legal and biotic boundaries of western North American national parks: a problem of congruence. *Biological Conservation* 33: 197-208.
- Newton, I. 1994. The role of nest site in limiting the number of hole-nestling birds : a review. *Biological Conservation* 70 : 265-276
- Newton, I. 1998. *Population Limitation in Birds*. Academic Press, London UK.
- Nicolau-Guillaumet, P., 1974. Recherche sur l'avifaune terrestre des îles du Ponant. *L'Oiseau et R.F.O* 44, 93-137.
- Nicholls, A.O. & Margules, C.R. 1993. An upgraded reserve selection algorithm. *Biological Conservation* 64 : 165-169.
- Owen D. 1989. Factors affecting the status of the chough in England and Wales; 1780-1980. 72-80pp in Bignal E., Curtis D. Chough and Land use in Europe. Proceeding of an International Workshop on the Conservation of the Chough, *Pyrrhocorax pyrrhocorax* in the EC. 11-14 November 1988.
- Péron, F. 1997. Ouessant, l'île sentinelle, vie et tradition d'une île bretonne. Ar Men Le Chasse Marée Editions, Douarnenez, France.

- Piersma, T. & Bloksma, N. 1987. Large flock of choughs *Pyrrhonorax pyrrhonorax* harvesting caterpillars in pinewood on La Palma, Canary Islands. *Bird Study* 34: 127-128.
- Pollock, K. H., Bunck, C. M., Winterstein, S. R. & Chen, C. 1995. A capture-recapture survival analysis model for radio-tagged animals. *Journal of Applied Statistics* 22, 661-672.
- Possingham, H.P., Ball, I. & Andelman, S. 2000. mathematical methods for reserve system design. In Quantitative Methods for Conservation Biology (eds Ferson, S. & Burgman, M.) Spingler-Verlag, New York pp. 291-306.
- Possingham, H.P., Andelman, S.J., Burgman, M.A., Medellin, R.A, Master, L.L. & Keith, D.A. 2002. Limits to the use of threatened species lists. *Trend in Ecology & Evolution*. 17: 503-507.
- Pöysä, H. & Pöysä S. 2002. Nest-site limitation and density dependance of reproductive output in the common goldneye *Bucephala clangula* : implications for the management of cavity-nestling birds. *Journal of Applied Ecology*. 39 : 502-510
- Pressey, R.L., Humphreys C.J, Margules C.R., Vane-Wright R.I & Williams H. 1993. Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trend in Ecology & Evolution* 8:124-129.
- Pressey, R.L. Possingham, H.P. & Margules, C.R. 1996. Optimality in reserve selection algorithms : when does it matter and how much ? *Biological Conservation* 76 : 259-267.
- Pressey, R. & Taffs, K.H. 2001. scheduling conservation action in production landscapes : priority areas in western New South Wales defined by irreplaceability and vulnerability to vegetation loss. *Biological Conservation* 100 : 155-376.
- Ravayrol, A. 1995. Le crabe à bec rouge sur le Larzac méridional. GRIVE. Life Nature Grand Causses . Montpellier
- Reid, J.M, Bignal, E.M., Bignal, S., McCracken, D.I. & Monaghan, P., 2003a. Environmental variability, life-history co-variation and cohort effects in the red-billed chough. *Journal of Animal Ecology* 72: 36-46.
- Reid, J., Bignal, E., Bignal, S., Mccracken, D., Monaghan, P. 2003b. Environmental variability, life history covariation and cohort effects in the red billed chough *Pyrrhonorax pyrrhonorax*. *Journal of Animal Ecology* 72 : 36-46.
- Reid, J., Bignal, E., Bignal, S., Mccracken, D., Monaghan, P. 2004. Identifying the demographic determinants of population growth rate : a case study of the red-billed choughs *Pyrrhonorax pyrrhonorax*. *Journal of Animal Ecology* 73 : 777-788.
- Ricau, B. 1999 Crabe à bec rouge *Pyrrhonorax pyrrhonorax*. In Rocamora G. & Yeatman-Berthelot D. *Oiseaux menaces et à surveiller en France*. SEOF/LPO, Paris pp438-439.
- Riddington, R., Hassall, M., Lane, S.J., Turner, P.A. & Walters, R. (1996) The impact of disturbance on the behaviour and energy budgets of Brent Geese *Branta b. bernicla* *Birds Study*, 43, 269-279.

- Robertson, A., Jarvis, A.M., & Day, K.R. 1995. Habitat selection and foraging behavior of breeding choughs *Pyrrhonorax pyrrhonorax* L. in county Donegal. *Proceeding of the Royal Irish Academy*. 95:69-74.
- Roberts, P.J. 1983. Feeding habitats of the chough on Barsey Island (Gwynedd). *Bird Study* 30: 67-72.
- Roberts, P. 1985. The chough of Bardsey. *British Birds* 78 : 217-232.
- Rodewald, A.D. & Yahner, R.H., 2001. Avian nestling success in forested landscapes: influence of landscape composition, stand and nest-patch microhabitat, and biotic interactions. *Auk* 118: 1018-1028.
- Rodrigues, A.S.L. et al. 2004. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature* 428: 640-643.
- Rolando, A. Patterson, I., Laiolo, P. 1994. The foraging behaviour of the chough *Pyrrhonorax pyrrhonorax* in two contrasting habitats *Avocetta* 18: 41-51.
- Rolando, A. & Laiolo, P. 1995. A comparative analysis of the diet of the Chough *Pyrrhonorax pyrrhonorax* and the alpine chough *Pyrrhonorax graculus* coexisting in the Alps. *Ibis* 139: 388-395.
- Rolfe, R., 1966. Status of the Chough in Scotland. *Scottish Birds* 12: 238-246.
- Roovers, P., Verheyen, K., Hermy, M., Gulink, H. 2004. Experimental trampling and vegetation recovery in some forest and heathland communities. *Applied Vegetation Science*. 7: 111-118.
- Rouan, M., 2003. Compte-rendu de la réunion des 10 et 11 décembre 2003, Plouzané Projet IFB/ SMA, Groupe Ouessant 8p.
- Rouan, M., 2004. Compte-rendu de la réunion des 22 et 23 septembre 2004, Plouzané Projet IFB/ SMA, Groupe Ouessant 8p.
- Rubinoff, D. 2001. Evaluating the California Gnatcatcher as an umbrella species for conservation of southern California coastal sage scrub. *Conservation Biology* 15: 1374-1383.
- Saether, B.-E. & Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81, 642-653
- Saltz, D., Raanan, N., Manor, R., Motro, U. Mitrani, Y. 2002. Impact of human nuisance disturbance on vigilance and group size in two species of social ungulates. Society for Conservation Biology 16th Annual Meeting. Durrell Institute Of Conservation and Ecology University of Kent at Canterbury & British Ecological Society.
- Salwasser, H., Schonewald-Cox, C. & Baker, R. 1987. Wildlife population viability: a question of risk. *Transaction of the North American Wildlife and Natural Ressource Conference* 49: 421-439.

- Sanchez-Alonzo, C., Ruiz, X., Blanco, G. & Torre, I. 1996. An analysis of the diet of Red-billed Chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* nestling in NE Spain, using neck ligatures. *Ornis Fennica* 73: 179-185.
- Seber, G. A. F. 1982. The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters. New York: John Wiley and Sons.
- Soler, J.J. & Soler, M. 1993. Diet of the Red-Billed Chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* in south-east Spain. *Bird Study* 40: 216-222.
- Stearns, S. C. & Kawecki, T.J., 1994. Fitness Sensitivity and the Canalization of Life-History Traits. *Evolution* 48, 1438-1450.
- Taylor, A.R. and Knight, R.L. 2002. Wildlife responses to recreation and associated visitor perceptions at antelope island state park, Utah. Society for Conservation Biology 16th Annual Meeting. Durrell Institute Of Conservation and Ecology University of Kent at Canterbury & British Ecological Society.
- Thomas A. 1988. The chough in Brittany : numbers and distribution 23-24p in Bignal E., Curtis D. Chough and Land use in Europe. Proceeding of an International Workshop on the Conservation of the Chough, *Pyrrhocorax pyrrhocorax* in the EC. 11-14 November 1988.
- Tombre, I.M., Black, J.M., Loonen, M.J.J.E., Mehlum, F., Black, J.M. & Madsen, J. 1998. Critical components in the dynamics of a barnacle goose colony : A sensitivity analysis. *Skriptor - Norsk Polarinstitutt* 200, 81-89
- Tratalos, J.A. & Austin, T.J.; 2001. Impact of recreational SCUBA diving on coral communities of the Caribbean island of Grand Cayman. *Biological Conservation*. 102: 67-75.
- U.S. Congress, Office of Technology Assement, 1992. Science and Technolog Issue in Coastal Ecotourism-Background paper, OTA-BP-F-86. U.S. Government Printing Office Washington, DC:
- UK CEED, 2000. A review of the effects of recreational interaction within the UK European marine site. Countryside Council for Walles. UK Marine SACS project.Perth.
- Van der Maarel, E. 1971. Plant species diversity in relation to management. Pages 45-63 In Duffey E. and Watt A.S. ed. The scientific management of animal and plant communities for conservation. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Valone, T.J. & Templeton, J.J. 2002. Public information for the assement of quality : a widespread social phenomenon. *Phil. Trans. R. Soc. London* B357 : 1549-1557.
- Warnes, J.M. 1982. A study of the ecology of the Chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* L. on the isle of Islay, Argyll, 1980-1981. *M.Sc. Thesis, University of Stirling*.
- Warnes, J.M. & Stroud, D.A. 1989. Habitat use and food of choughs on the island of Islay, Scotland. In: Chough and land-use in Europe (eds E. Bignal and D. J. Curtis), pp. 46-51.

Whinam, J. & Chilcott, N.M. 2003. Impacts after four years of experimental trampling on alpine/sub-alpine environments in western Tasmania. *Journal of Environmental Management* 67: 339-351.

Whithead, S., Johnstone, I. & Wilson, J.D. 2005. Choughs *Pyrrhonorax pyrrhonorax* breeding in Wales select foraging habitat at different spatial scales. *Bird Study* 52:193-203.

Liste des figures

Figure 1 :	Evolution de la population résidente.	p.10
Figure 2 :	Evolution du nombre moutons.	p.11
Figure 3 :	Changement des secteurs affectés au pâturage, d'après Gourmelon et al., 1995.	p.11
Figure 4 :	Principales implications de l'enfrichement.	p.12
Figure 5 :	Evolution du nombre d'espèces d'oiseaux nicheurs d'Ouessant de 1898 à 20021 (excepté les espèces marines)	p.13
Figure 6 :	Evolution de la fréquentation touristique entre 1950-2005 (A) et sur une année (B).	p.14
Figure 7 :	Evolution de la capacité totale de transport de passagers.	p.15
Figure 8 :	Principales conséquences du développement touristique sur Ouessant.	p.16
Figure 9 :	Principaux statuts de protection.	p.18
Figure 10 :	Aires de reproduction du Crave en Europe d'après Cramp & Perrin 1994	p.23
Figure 11 :	Aires de reproduction actuelle et passée du Crave en Manche-Atlantique.	p.24
Figure 12 :	Evolution de la population de Craves à bec rouge de l'île d'Ouessant.	p.25
Figure I-1 :	Localisation des sites de reproduction utilisés sur la période 1995-2005 et emplacement des nichoirs.	p.34
Figure I-2 :	Secteurs suivis et habitat du Crave.	p.36
Figure I-3 :	Habitats utilisés en alimentation tout au long de l'année.	p.37
Figure I-4 :	Modélisation des territoires : cas du couple du Kernic.	p.39
Figure I-5 :	Sélection des habitats par les mâles reproducteurs (période 1998-2003). CHE : chemin, PE : pelouse écorchée, PNE : pelouse non écorchée, FAU zone fauchée, LR : lande rase, PEA : pelouse aérohaline, PAT : pâture, LM : lande moyenne	p.40
Figure I-6 :	Occurrence d'oiseaux en alimentation en fonction de la distance à leur nid.	p.41
Figure I-7 :	Utilisation de l'espace par les couples reproducteurs et par l'ensemble de la population.	p.42
Figure I-8 :	Variables de qualité de territoire testées.	p.44
Figure I-9 :	Variabilité observée entre les différents sites de reproduction.	p.45

Figure I-10 :	Exemple de répartition de 5 territoires de la côte Nord d'Ouessant.	p.46
Figure I-11 :	Exemple d'évolution de la configuration de 2 territoires.	p.47
Figure I-12 :	Variabilité intra-site de la production de jeunes en fonction des habitats favorables à proximité du nid.	p.48
Figure I-13 :	Biomasse moyenne annuelle des proies par milieu.	p.51
Figure I-14:	Habitats fréquentés par les Craves et zones pâturées (Source: Kerbiriou C., Roué E. et Rouan M. 2004).	p.53
Figure I-15 :	Abondance des Aphodius dans le régime alimentaire du Crave (fientes) dans les différents milieux.	p.54
Figure I-16 :	Relation entre la biomasse des proies en mai et le succès reproducteur	p.55
Figure I-17 :	Variation mensuelle des biomasses de proies en 1996 et 1997.	p.57
Figure I-18 :	Survie mensuelle des Craves au cours de leur première année, période 1998-2003, n = 73.	p.57
Figure II-1 :	Evolution de la pression de pâturage (poids vif en Kg) et de la population de Crave.	p.62
Figure II-2 :	Evolution de la répartition spatiale et des superficies des pâtures, friches et landes sur Ouessant en 1952, 1992 et 2002 (d'après Gourmelon et al. 1995 et données Kerbiriou C., Roué E. et Rouan M.).	p.64
Figure II-3 :	Cycle de vie modélisé. Fécondité : $F_i = P_i \times \alpha_i$ où P_i correspond au succès reproducteur moyen des femelles d'âge i et α_i au sexe ratio primaire ($\alpha_i = 0,5$) . Survie : S_i qui correspond à la probabilité de survie entre l'âge i et $i+1$	p.65
Figure II-4 :	Taille moyenne des populations non éteintes et probabilités d'extinction cumulées en fonction des scénarios. Scénarios A, B, C, D, E. [Itérations = 2500 ; $N_0 = 55$; Structure d'âge à l'initialisation = structure d'âge stable matricielle].	p.69
Figure III-1:	Répartition des Craves et des touristes à 9 h, 13 h et 19-20 h en été et en hiver.	p.78
Figure III-2:	Répartition des landes et des habitats favorables.	p.78
Figure III-3 :	Habitats utilisés en alimentation au cours d'une journée d'été.	p.79
Figure III-4:	Evolution mensuelle de la fréquence d'alimentation des Craves.	p.80
Figure III-5:	Variation du comportement alimentaire au cours des journées d'hiver et d'été et fréquentation touristique du littoral.	p.81

Figure III-6 :	Relation entre la probabilité d'alimentation des Craves et le nombre de touristes présents sur la zone.	p.82
Figure III-7 :	Relation entre la survie des jeunes Craves en août et le nombre de touristes. Survie du mois d'août $SA = (1 - 1/(1 + \exp(10,11 - 0,29 \cdot xt)))$, où xt est le nombre de touristes à l'année t divisé par 1000.	p.84
Figure III-8 :	Taille moyenne de population pour les trajectoires non éteintes et probabilités d'extinction cumulées en fonction des modèles. Scénarios A, B, C, D, E. [Itérations = 2500 ; $N_0 = 55$; Structure d'âge à l'initialisation = structure d'âge stable matricielle].	p.85
Figure III-9 :	Taille de population moyenne pour les trajectoires non éteintes en fonction des modèles. Scénarios A, B, C, D, E. [Itérations = 2500 ; $N_0 = 55$; Structure d'âge à l'initialisation = structure d'âge stable matricielle].	p.88
Figure IV-1 :	Répartition des profondeurs de sol en fonction du type de pelouses et de l'intensité de la fréquentation touristique	p.98
Figure IV-2 :	Bilan du statut des pelouses et de leur probable état par le passé	p.99
Figure IV-3 :	Exemple d'évolution du linéaire de chemin sur la pointe de Kadoran entre 1998 et 2004. Les zones en rouge correspondent aux zones de pelouses rases piétinées (relevé réalisé en 2000)	p.100
Figure IV-4 :	Représentation des scénarios à l'échelle d'un territoire.	p.102
Figure IV-5 :	Trajectoire des populations en fonction des modèles. Scénarios A, B, C, D, E. [Itérations = 2500 ; $N_0 = 55$; Structure d'âge à l'initialisation = structure d'âge stable matricielle].	p.103
Figure V-1 :	Taille de population moyenne pour les trajectoires non éteintes (haut) et probabilités d'extinction cumulées (bas) en fonction des modèles. Scénarios A, B, C, D, E. [Itérations = 2500 ; $N_0 = 55$; Structure d'âge à l'initialisation = structure d'âge stable matricielle].	p.109
Figure V-2 :	Impact conjoint de la survie juvénile et du succès reproducteur sur la viabilité de la population. [Itérations = 2500 ; $N_0 = 55$; Structure d'âge à l'initialisation = structure d'âge stable matricielle].	p.110
Figure V-3 :	Taille moyenne des populations non éteintes (A) et probabilités d'extinction cumulées (B) face à des événements stochastiques ($\square$) : Scénarios A, B, C. [Itérations = 2500 ; $N_0 = 55$; Structure d'âge à l'initialisation = structure d'âge stable matricielle].	p.111
Figure V-4 :	Probabilité d'extinction cumulée en fonction du nombre de touristes en août et de l'apparition d'événements catastrophiques et stochastiques. [$N_0 = 55$; Structure d'âge à l'initialisation = structure d'âge stable matricielle].	p.112

Figure V-5 :	Exemples d'hétérogénéité spatiale au niveau des pressions (fréquentation touristique, dynamique d'enfrichement et de pâturage), de l'état des ressources (pelouses rase, site de reproduction...) et des premières réponses apportées par le gestionnaire (fauche).	p.115
Figure V-6 :	Exemple de la complexité des liens existant entre les dynamiques d'enfrichement, du tourisme et de la population de Crave.	p.116
Figure V-7 :	Diagramme d'état et de transition de la végétation (Rouan 2003)	p.117
Figure V-8 :	Diagramme d'interaction (Rouan 2004)	p.120
Figure V-9 :	Exemple d'attributs et méthodes en format Unified Modelling Language correspondant aux critères de décision et comportement des entités (Rouan 2003)	p.121
Figure V-10 :	Relation entre les variations de productivité et l'âge des femelles (Reid et al. 2003b)	p.122
Figure V-11 :	Trajectoires des populations selon le modèle utilisé (matriciel, MIC et SMA).	p.124
Figure V-12 :	Zones utilisées par les couples reproducteurs (les différentes couleurs représentent différents couples, les ellipses rouges représentent un espace contenant des habitats favorables mais non utilisés par les couples reproducteurs. A: données de 1999, B : exemple de résultat d'une simulation. Les secteurs d'habitats favorables non utilisés par les couples reproducteurs sont représentés en jaune	p.125
Figure V-13.	Spatialisation des processus d'évolution des pelouses :	p.127
Figure V-14	Evolution des surfaces de pelouses rases à l'aide du SMA (tracé fin) [Itérations = 13] et selon les extrapolations non spatialisées avec un taux d'érosion de 6,6% (▲) ou 2% (Δ).	p.127
Figure V-15 :	Localisation de l'effort de gestion et taille moyenne des populations pour les trajectoires non éteintes en fonction des différents scénarios. Scénarios A, B, C, D, E ; [Itérations = 2500 ; N0 =55 ; Structure d'âge à l'initialisation = structure d'âge stable matricielle].	p.130
Figure V-16:	Localisation des zones gérées en fonction des différents scénarios.	p.132
Figure V-17 :	Variation temporelle de la fécondité moyenne en fonction des différents scénarios. Scénarios A, B, C, D, E . [Itérations = 2500 ; N0 =55 ; Structure d'âge à l'initialisation = structure d'âge stable matricielle].	p.133
Figure V-18 :	Effectifs des populations de Craves pour 13 simulations issues de la modélisation SMA [Itérations = 13 ; N0 =55 ; la structure d'âge à l'initialisation correspond à la structure d'âge stable matricielle]. Taille moyenne des populations pour les trajectoires non éteintes issues de la modélisation MIC [Itérations = 2500 ; N0 =55 ; Structure d'âge à l'initialisation = structure d'âge stable matricielle].	p.134

Liste des tableaux

Tableau 1 :	Richesse spécifique de différents stades d'enfrichement.	p.13
Tableau 2 :	Estimations de la population bretonne au cours des 50 dernières années (source :Guermeur & Monnat 1980, Kerbiriou & LeViol 2002, Thomas 1988, [Article n°2]). La valeur basse de l'estimation de la population correspond au nombre de couple reproducteur et l'estimation haute prend en compte en plus les couples dont la reproduction est probable	p.25
Tableau 3 :	Variation du succès reproducteur dans plusieurs régions d'Europe.	p.27
Tableau I-1 :	Typologie des habitats ouverts, présents sur Ouessant et susceptibles d'être fréquentés par le Crave.	p.37
Tableau I-2 :	Occurrence des principales proies dans les différents milieux (les proies ont été classées par ordre d'importance c'est à dire en fonction de leur abondance dans les fientes pondérée par leur biomasse).	p.52
Tableau II-1 :	Paramétrage du modèle.	p.66
Tableau II-2 :	Taux d'accroissement de la population à l'équilibre (λ calculé à partir du modèle matriciel), effectif de la population et probabilité d'extinction (calculés à partir du modèle individus centré) selon les différents scénarios.	p.67
Tableau III-1:	Paramétrage du modèle.	p.84
Tableau IV-1:	Nombre de pelouses échantillonnées en fonction de la fréquentation touristique.	p.97
Tableau IV-2 :	Critères utilisés pour classer les pelouses lors de la réalisation de la couche SIG relative à l'évaluation de l'impact du piétinement.	p.98
Tableau V-1 :	Récapitulatif des paramétrages des différents scénarios.	p.108
Tableau V-2 :	Séquence globale du modèle (état d'avancement au 29 septembre 2004, Rouan 2004).	p.121

Annexes

ANNEXE I : Evolution du couvert végétale sur les 12 placettes de 1m² dans le cadre de l'estimation des taux d'érosion (chapitre III) - les zones noires correspondent aux zones végétalisées

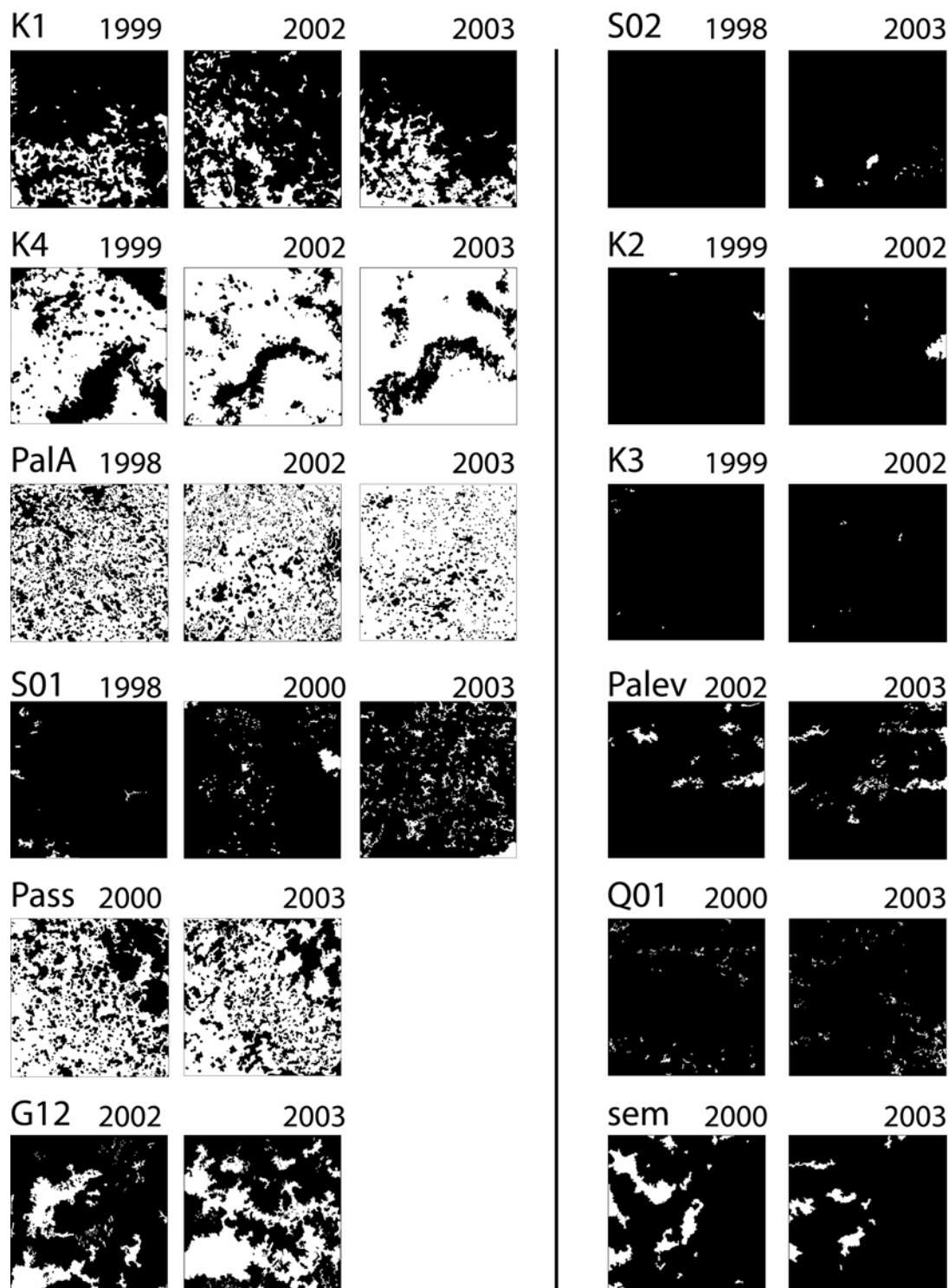
ANNEXE II : Programmation de la dynamique de population de Crave au sein du SMA.

ANNEXE III : Séquence du PNRA

ANNEXE IV : programmation des dynamiques d'érosion et de création de pelouses rases

ANNEXE V : Manuscripts et Posters

ANNEXE I : Evolution du couvert végétale sur les 12 placettes de 1m² dans le cadre de l'estimation des taux d'érosion (chapitre III) - les zones noires correspondent aux zones végétalisées



ANNEXE II : Programmation de la dynamique de population de Crave au sein du SMA.

Annexe II-1 : Déroulement des processus en fonction des période de l'année.

STEP1 : 1er pas de temps : de février à mai

STEP2 : 2nd pas de temps : de juin à septembre

1) on les fait mourir

```
(self theCraves) do: [:anAgent | anAgent mourir. anAgent succesReproduction: nil].  
self updateAgents.
```

2) on les fait updater leur année de présence sur le nid en temps que reproducteur

```
(self theCravesSurvivor) do: [:c | c updateNbAnneePresence].
```

3) on les fait choisir un nid

```
(self theCravesFemaleOrdonneReproLibre) do: [:anAgent | anAgent choisirnid].  
(self theCravesMaleOrdonneReproLibre) do: [:anAgent | anAgent choisirnid].  
self theNids do: [:n | n misaJourCompteur].  
*self theCellules do: [:c | c appartenanceNid: nil].  
x:= ((self theCellules at: 2) center x - (self theCellules at: 1) center x).  
self MAJTerritoireNid: x.  
self MAJTerritoireNid2emeSession: x.
```

4) on les fait se reproduire

```
(self theCravesFemaleOrdonneReproEnCouple) do:  
[:anAgent |  
repro := anAgent reproduction: x.  
repro notNil ifTrue: [newBorns addAll: repro]].
```

5) on les fait vieillir

```
(self theCraves) do: [:anAgent | anAgent vieillir].
```

STEP3 : 3ème pas de temps : d'octobre à décembre"

```
self initZoneCrave.
```

Annexe II-2 : Collections utilisées

theCravesSurvivor :

CraveSurvivor := self **theCraves** select: [:n | (n patch theOccupants at: #Nid) isEmpty not].

^CraveSurvivor

(patch theOccupants at: #Nid) isEmpty not

theCravesFemaleOrdonneReproLibre

theCravesMaleOrdonneReproLibre

theCravesFemaleOrdonneReproLibre

| CraveOrdonne |

CraveOrdonne := SortedCollection new.

CraveOrdonne:= self **theCraves** select: [:n | n sexe = 'female' and:[n age > 0 and:[(n patch theOccupants at: #Nid) isEmpty]]].

CraveOrdonne:= CraveOrdonne **asSortedCollection:** [:n1 :n2 | n1 age > n2 age].

"self halt."

^CraveOrdonne.

theNidsOrdonneLibreFemale

| NidOrdonne |

NidOrdonne := SortedCollection new.

NidOrdonne:= self theNids select: [:c | (c patch theOccupants at: #Crave) size = 1 and: [(c patch theOccupants at: #Crave) first sexe = 'male']].

NidOrdonne:= NidOrdonne asSortedCollection: [:n1 :n2 | n1 qualite > n2 qualite].

"self halt."

^NidOrdonne

patch theOccupants at: #Crave

theNidsOrdonneVide

| NidOrdonne |

NidOrdonne := SortedCollection new.

NidOrdonne:= self theNids select: [:c | (c patch theOccupants at: #Crave) isEmpty].

NidOrdonne:= NidOrdonne asSortedCollection: [:n1 :n2 | n1 qualite > n2 qualite].

"self halt."

^NidOrdonne

Annexe II-3 : Les méthodes utilisées

Mourir

```
| lucktemp |  
lucktemp := Cormas random.  
lucktemp > self tauxSurvie ifTrue: [self dead: true].
```

updateNbAnneePresence

```
self nbAnneePresence: self nbAnneePresence +1.
```

choisirnid

```
self sexe = 'female'  
    ifTrue:  
        [self patch spaceModel cormasModel theNidsOrdonneLibreFemale isEmpty  
         ifFalse:  
             [self nbAnneePresence: 1.  
              self moveTo: self patch spaceModel cormasModel theNidsOrdonneLibreFemale  
              first patch]  
             ifTrue:  
                 [self patch spaceModel cormasModel theNidsOrdonneVide isEmpty  
                  ifFalse:  
                      [self nbAnneePresence: 1.  
                       self moveTo: self patch spaceModel cormasModel theNidsOrdonneVide first  
                       patch]]]  
         ifFalse:  
             [self patch spaceModel cormasModel theNidsOrdonneLibreMale isEmpty  
              ifFalse:  
                  [self nbAnneePresence: 1.  
                   self moveTo: self patch spaceModel cormasModel theNidsOrdonneLibreMale  
                   first patch]  
              ifTrue:  
                  [self patch spaceModel cormasModel theNidsOrdonneVide isEmpty  
                   ifFalse:  
                       [self nbAnneePresence: 1.  
                        Self moveTo: self patch spaceModel cormasModel theNidsOrdonneVide first  
                        patch]]]
```

misajourCompteur

```
| compteur |  
    ((self *patch theOccupants at: #Crave) size = 2) ifTrue:[compteur:= (((self patch  
theOccupants at: #Crave) at: 1) nbAnneePresence) + (((self patch theOccupants at: #Crave) at: 2)  
nbAnneePresence))/2] ifFalse:[compteur:= 0].  
    self compteurDominance: compteur.
```

MAJTerritoireNid

```
MAJTerritoireNid: x  
    | collec temp theNidsReproducteurs rayon |
```

```

collec := OrderedCollection new.
rayon:= x*57. theNidsReproducteurs:= self theNids *reject: [:n | n occupation < 2].
theNidsReproducteurs do:
    [:n |
        temp := n perceivedTerritoireWithinRange: rayon.
        temp := temp reject: [:c | (c typeVeg ~=#pelousecorche) & (c nid = 0)].
        temp := temp reject: [:c | c appartenanceNid = -1].
        temp notNil
            ifTrue:
                [temp do: [:c | c appartenanceNid: -1].
                 collec addAll: temp]].
collec do: [:n | n MAJappartenanceNidDominance: collec with: x]

```

perceivedTerritoireWithinRange: aRayon

```

| collec collec2 |
collec := OrderedCollection new.
collec := self patch recursiveNeighbourhood: aRayon.
collec2 := collec select: [:c | (self patch distC: c) < aRayon].
^collec2

```

MAJappartenanceNidDominance: acollec with: x

```

| collec nidtmp valeurAttribution2 valeurAttribution1 disttmp distMiniLog limite |
distMiniLog:= x*71.
limite:= x*57.
valeurAttribution2:=-1000.
collec:= acollec select: [:c | c nid~=0 and: [(c theOccupants at: #Crave) size = 2 and:
[(self$ distC: c) < limite]]].

```

```

collec do: [:c | ((self $distC: c) > distMiniLog) ifTrue:[disttmp:= distMiniLog] ifFalse:[disttmp:=
self distC: c].
valeurAttribution1:= (((-148.5*((disttmp+1) ln)) + 645) * (((((c theOccupants at: #Nid)
first) compteurDominance)/10)+1)). (valeurAttribution1 > valeurAttribution2) ifTrue:
[valeurAttribution2:= valeurAttribution1. nidtmp:= c nid]].

```

```

self appartenanceNid: nidtmp.

```

MAJTerritoireNid2emeSession

```

| collec temp theNidsReproducteurs rayon theNids2emeSession |
collec := OrderedCollection new.
rayon:= x*131.
theNidsReproducteurs:= self theNids reject: [:n | n occupation < 2].
theNids2emeSession:= theNidsReproducteurs select: [:n | (n territoire size > 35) & (n
territoire size < 262)].

```

```

theNids2emeSession do:
    [:n $|
        temp := n perceivedTerritoireWithinRange: rayon.
        temp := temp reject: [:c | (c typeVeg ~=#pelousecorche) & (c nid = 0)].
        temp := temp reject: [:c | (c appartenanceNid ~= nil) & (c nid ~= n$ id)].
        temp notNil

```

```

        ifTrue:
            [temp do: [:c | c appartenanceNid: -1].
collec addAll: temp]].
        collec do: [:n | n MAJappartenanceNidDominance2emeSession: collec with: x]

MAJappartenanceNidDominance2emeSession: acollec with: x
| collec nidtmp valeurAttribution2 valeurAttribution1 disttmp distMiniLog limite |
distMiniLog := x * 71.
limite := x * 131.
collec := acollec select:
    [:c |
        c nid ~= 0 and:
        [(c theOccupants at: #Crave) size = 2 and:
        [(self distC: c) < limite and:
        [(c theOccupants at: #Nid) first territoire size > 35 & ((c theOccupants at:
#Nid) first territoire size < 262)]]]]].

```

```

collec do:
    [:c |
        (self distCell: c) > distMiniLog
        ifTrue: [disttmp := distMiniLog]
        ifFalse: [disttmp := self distCell: c].
        valeurAttribution1 := (-148.5 * (disttmp + 1) ln + 645) * ((c theOccupants at:
#Nid) first compteurDominance / 10 + 1).
        valeurAttribution1 > valeurAttribution2
        ifTrue:
            [valeurAttribution2 := valeurAttribution1.
            nidtmp := c nid]].
self appartenanceNid: nidtmp

```

reproduction: x

```

| newBorn aleatSigne signe aleatNombre nbPetit collecOfNewBorn rayon collec
TailleBufferRepro CorrectifQualiteTerritoire |
    rayon := x * 21.
    collec := (self$ patch theOccupants at: #Nid) first perceivedTerritoireWithinRange:
rayon.
    TailleBufferRepro := (collec select: [:c | c appartenanceNid = self patch nid]) size.
    CorrectifQualiteTerritoire := (TailleBufferRepro - 75) / 50.

```

TailleBufferRepro > 35

ifTrue:

```

    [self succesReproduction: #true.
    collecOfNewBorn := OrderedCollection new.
    aleatSigne := Cormas random.
    aleatSigne <= 0.5 ifTrue: [signe := -1] ifFalse: [signe := 1].
    aleatNombre := Cormas random * 4.
    nbPetit := self productiviteFemelle + (signe * aleatNombre).
    nbPetit := nbPetit + CorrectifQualiteTerritoire.

```

```

nbPetit > 4 ifTrue: [nbPetit := 4].
nbPetit < 0 ifTrue: [nbPetit := 0].
nbPetit := nbPetit abs.
    nbPetit asInteger timesRepeat:
    [newBorn := Crave new init.
    newBorn age: 0.
    newBorn productiviteFemelle: 0.
    newBorn paysage: self paysage.
    newBorn
        moveTo: (Cormas selectRandomlyFrom: newBorn
paysage first components).
        collecOfNewBorn add: newBorn].
    ^collecOfNewBorn]
ifFalse:
    [(self $patch spaceModel cormasModel theCellules
        select: [:c | c appartenanceNid = self patch nid])
        do: [:c | c appartenanceNid: nil].
        (((self patch theOccupants at:#Crave) select: [:a | a sexe='male'])first)
moveTo: (Cormas selectRandomlyFrom: self paysage first components).
        self moveTo: (Cormas selectRandomlyFrom: self paysage first
components).
        self succesReproduction: #false.

^nil]

```

vieillir

```

self age: self age + 1.
self misajourTaux3

```

self misajourTaux3

```

self age = 1 ifTrue: [self tauxSurvie: 0.83].
(self age >= 2 and: [self age <= 11]) ifTrue: [self tauxSurvie: 0.83].
self age >= 12 ifTrue: [self tauxSurvie: 0.83].

self age = 1 ifTrue: [self productiviteFemelle: 1.5].
(self age >= 2 and: [self age <= 3])
    ifTrue: [self productiviteFemelle: 1.5].
(self age >= 4 and: [self age <= 9])
    ifTrue: [self productiviteFemelle: 1.5].
self age = 10 ifTrue: [self productiviteFemelle: 1.5].
self age >= 11 ifTrue: [self productiviteFemelle: 1.5].

```

ANNEXE III : Séquence du PNRA

PNRA repère typeVeg $\geq$ broussaille sur siteClassés (zonesSales)

PNRA sélectionne les zonesSales dont fréquentation $> x$
ou favorisant accèsTroupeau (zonesSalesPrioritaires)

PNRA débroussaille zonesSalesPrioritaires jusqu'à 30ha * forceTravail

Elu informe PNRA risqueIncendie sur abordmaison (zonesARisque)

PNRA débroussaille zonesARisque

CEMO repère territoire Crave dont succes < 1 (zoneSaleCrave)

PNRA débroussaille et fauche zoneSaleCrave

ANNEXE IV : programmation des dynamiques d'érosion et de création de pelouses rases

CréerChemin

```
| collec newChemin choix collecTmp |
collec := IndexedSet new.
newChemin := IndexedSet new.
self potentielChemin >= 1 ifTrue:
    collec
    addAll: ((self patch theCSE at: #ZoneTouriste) components select: [:c | c chemin
= #" and: [(c typeVeg = #lande or: [c typeVeg = #pelouse]) and: [(c neighbourhood select: [:n | n
chemin ~= #") isEmpty not]]])).

[self potentielChemin >= 1] whileTrue: [choix:= Cormas random * 20. (choix <= 1)
    ifTrue: [collecTmp:= collec select:[c | c typeVeg = #lande]]
    ifFalse:[collecTmp:= collec select:[c | c typeVeg = #pelouse]].
    collecTmp isEmpty not ifTrue:[newChemin add:( Cormas selectRandomlyFrom:
collecTmp)]. self potentielChemin: self potentielChemin - 1].
newChemin do: [:c | c typeVeg: #pelousecorche; age: 0].
    newChemin do: [:c | (c neighbourhood select: [:v | v chemin= #sentier]) size >= (c
neighbourhood select: [:v | v chemin= #piste]) size ifTrue:[c chemin: #sentier] ifFalse:[c chemin:
#piste]].
```

Eroder

```
| collec newSolNu cible cpt |
collec := IndexedSet new.
newSolNu := IndexedSet new.
self potentielSolNu >= 1

ifTrue: collec addAll: ((self patch theCSE at: #ZoneTouriste) components select: [:c |
c typeVeg = #pelousecorche and: [c pelouseRase> 1 and: [c chemin ~= #" or: [(c neighbourhood
select: [:n | n chemin ~= #") isEmpty not]]]]).
    ((self patch theCSE at: #ZoneTouriste) parking) isNil not ifTrue: [
    [self potentielSolNu >= 1] whileTrue: [cible:= 0. cpt:= 1. [cible isInteger]
whileTrue: [cible:= (((self patch theCSE at: #ZoneTouriste) parking) recursiveNeighbourhood:
cpt) detect: [:c | c typeVeg = #pelousecorche and: [c pelouseRase> 1 and: [c chemin ~= #" or: [(c
neighbourhood select: [:n | n chemin ~= #") isEmpty not]]]]

ifNone: [cpt:= cpt+1] ]. cible pelouseRase = 2 ifTrue:[cible couverteSolNu: cible couverteSolNu +
0.07]. cible pelouseRase = 3 ifTrue:[cible couverteSolNu: cible couverteSolNu + 0.01] .
self potentielSolNu: self potentielSolNu - 1]].
    "newSolNu do: [:c | c typeVeg: #solnu; age: -6]."
```

ANNEXE V : Manuscripts et Poster

Article n°1 : Kerbiriou C., 2001. Originalité de la population bretonne de Crave à bec rouge dans un contexte européen. *Alauda*, 69: 25-42.

Article n°2 : Kerbiriou, C., Thomas A., Floc'h, P., Beneat, Y., Floté, D., Gager, L. & Champion, M. 2005. Recensement 2002 de la population bretonne de Crave à bec rouge (*Pyrrhonorax pyrrhonorax*). *Ornithos*, 12: 113-122

Article n°3 : Kerbiriou C., Le Viol, I., Nisser, J., Audevard, A., Le Pennec, V. Biologie de la reproduction du Crave à bec rouge (*Pyrrhonorax pyrrhonorax*) en Bretagne (France) *Accepté dans Alauda*.

Article n° 4 : Kerbiriou, C., Gourmelon, F., Jiguet F., Le Viol I., Bioret F., & Julliard R., 2006 Linking territory quality and reproductive success in the chough (*Pyrrhonorax pyrrhonorax*): implications for conservation management of an endangered population. *Ibis* 148: 352-364

Article n° 5 : Kerbiriou, C., & Julliard, R. Seasonal variation in the Chough's (*Pyrrhonorax pyrrhonorax*) diet and possible consequence on its demography. *Bird Study* *accepté*

Article n°6 : Kerbiriou, C., Le Viol, I., Gourmelon, F. & Julliard, R., Tourism in Biosphere Reserves can threaten protected populations. Part I: individual response of Choughs (*Pyrrhonorax pyrrhonorax*) to tourist disturbance. Soumis à *Biological Conservation*

Article n°7 : Kerbiriou, C., Le Viol, I., Robert, A., Gourmelon, F., Porcher, E. & Julliard, R., Tourism in Biosphere Reserves can threaten protected populations. Part II: population viability. Soumis à *Biological Conservation*

Article n°8 : Kerbiriou, C., Le Viol, I., Jiguet, F. & Julliard, R., The impact of human frequentation on coastal vegetation in a Biosphere Reserve *Accepté dans Journal of Environmental Management*.

Article n° 9 : Kerbiriou, C., Levrel, H., Robert, A. & Le Viol, I. A bird population viability as an interaction indicator of nature-society. *En préparation*.

Article n° 10 : Levrel, H., Kerbiriou, C., Couvet D. & Weber J. OECD Pressure-State-Response indicators for managing biodiversity : A realistic perspective for a French Biosphere Reserve. *Soumis à Society and Natural Resources*

Article n° 11 : Levrel H., Etienne M., Kerbiriou C., Le Page C., Rouan M. Co-modeling approach and transaction costs : some outputs from a MAB project in the island of Ouessant. Soumis à *Ecology & Society*

Communication affichée n°1 : Kerbiriou, C., Julliard, R., Gourmelon, F. & Le Viol, I. 2003. Biologie de la conservation d'une petite population : du fonctionnement démographique à l'aide à la gestion. Le cas du Crave à Bec Rouge (*Pyrrhonorax pyrrhonorax*). Colloque francophone de Biologie de la Conservation. Lyon, France avril 2003.

Communication affichée n°2 : Kerbiriou C., Rouan M. & Levrel H. 2006 The Chough on Ouessant : a society-nature interaction indicator modelled with Multi-Agent System. European 1st Congress of Conservation Biology, Eger Hongrie 22-26 août 2006.