



HAL
open science

Stratégies de prospection alimentaire chez le Vautour fauve (*Gyps fulvus*) et mesures de conservation

Julie Fluhr

► **To cite this version:**

Julie Fluhr. Stratégies de prospection alimentaire chez le Vautour fauve (*Gyps fulvus*) et mesures de conservation. Biodiversité et Ecologie. Université de Montpellier, 2017. Français. NNT: . tel-01799114

HAL Id: tel-01799114

<https://theses.hal.science/tel-01799114>

Submitted on 24 May 2018

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.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Ecologie, Evolution, Ressources Génétiques, Paléobiologie

École doctorale GAIA

Unité de recherche CEFE – UMR 5175

Stratégies de prospection alimentaire chez le Vautour fauve (*Gyps fulvus*) et mesures de conservation

Présentée par Julie FLUHR

Le 24 novembre 2017

Sous la direction de Simon BENHAMOU et Olivier DURIEZ

Devant le jury composé de

Beatriz ARROYO, Chargée de Recherche, IREC, Universidad de Castilla-La Mancha

Luca BORGER, Professeur, Swansea University

Charles-André BOST, Directeur de Recherche, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé

Yann TREMBLAY, Chargé de Recherche, Institut de Recherche pour le Développement

Simon BENHAMOU, Directeur de Recherche, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive

Olivier DURIEZ, Maître de Conférence, Université de Montpellier

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Directeur de thèse

Co-directeur de thèse



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

Remerciements

Je remercie les membres de mon jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail de doctorat. Merci aux rapporteurs, Béatriz Arroyo et Luca Borger, et aux examinateurs, Charles-André Bost et Yann Tremblay.

Olivier, merci de m'avoir fait confiance dès mon Master et de m'avoir proposé ce beau sujet de thèse. Merci d'avoir su partager ta passion pour les vautours et pour la recherche. Quand je suis arrivée au Cefe, tu m'as dit : « La thèse c'est de la gestion de projet », et quel projet ! Je suis heureuse de l'avoir mené à bien, et je tiens à te remercier de m'avoir soutenue dans les bons et les moins bons moments de mon doctorat. Merci de m'avoir encouragée à tenter l'expérience de l'enseignement, ça valait vraiment le coup d'y consacrer du temps ! Je pense avoir tout autant reçu de cette expérience que ce que j'ai pu transmettre aux étudiants.

« Ce qui ne nous tue pas nous rend plus fort », n'est-ce pas Herr Doktor Professor ? Je possède désormais tout un répertoire de répliques simonesques qui ont ponctué mes trois années de thèse. Aujourd'hui je te remercie du fond du cœur pour ton franc parler, qui m'a parfois percuté, mais qui m'a aussi permis d'avancer dans mon travail et personnellement. Merci pour tes conseils avisés et la bienveillance avec laquelle tu as suivi mon travail. Merci pour tout ce que tu as su me transmettre, pas seulement des compétences, mais aussi des valeurs, une éthique et une rigueur scientifique que je garderai pour modèles.

Merci aux Parcs Nationaux des Cévennes et des Pyrénées, et à Parcs Nationaux de France, d'avoir cofinancé mes trois années de doctorat. Je remercie en particulier mes interlocuteurs principaux au sein de ces structures.

Merci Adrien d'avoir suivi et encouragé mon travail. Je te remercie également de m'avoir aidé dans l'organisation de mon premier comité de thèse qui grâce à toi a pu se dérouler dans les meilleures conditions dans les locaux de PNF.

Merci Eric de m'avoir accueillie au PNP avant même que je ne débute ma thèse, et merci pour tes encouragements par mails et les quelques fois où nous avons eu l'occasion de nous croiser.

Merci Céline et Sandrine pour votre gentillesse et votre bonne humeur. Merci à toutes les deux pour votre chaleureux accueil au Villaret au début de ma thèse. Je vous remercie également d'avoir accepté de faire partie de mon premier comité de thèse et d'avoir activement participé à la définition des objectifs de ma thèse sur le plan de la conservation. Sandrine, merci beaucoup pour le temps que tu as pris pour répondre à mes questionnements et pour recueillir et me transmettre les données de dépôts de carcasses dans les Causses !

Merci à Jérôme et Jérôme qui se sont succédés au poste de chargé de mission faune au PNP. Merci Jérôme C. pour ton soutien et tes encouragements pendant mes premiers mois de thèse. Merci pour ton aide sur le terrain, ta bonne humeur et ta gentillesse. Merci à toi également Jérôme L. pour tes encouragements et merci d'être allé jusqu'au Pays Basque à la recherche de « nos vautours perdus » !

Aux agents et techniciens du secteur d'Ossau que j'ai eu la chance de rencontrer au bureau ou sur le terrain, je tiens à vous dire un grand merci pour votre accueil et votre gentillesse. Didier, Christophe

et François, je vous remercie tout particulièrement pour votre aide précieuse et votre participation aux sessions de capture, d'équipement et de relâcher des vautours. Je garde d'incroyables souvenirs de ces moments passés à vos côtés sur le terrain. C'est grâce à vous que j'ai pu recueillir les données de déplacement des vautours fauves dans les Pyrénées et que j'ai pu mener à bien ce travail.

Que dire, succinctement, à l'homme qui murmurait à l'oreille des vautours... Merci beaucoup Didier de m'avoir si chaleureusement accueillie dans « le plus beau village de France » et d'avoir fait de mes passages en Ossau des moments inoubliables. Tu m'as fait partager ta passion pour ton travail (« Ah ça, c'est un métier ! »), pour cette magnifique région et pour ses habitants ailés que tu connais si bien. Merci pour ta bonne humeur, ton enthousiasme communicatif, ta gentillesse, tes blagues, anecdotes et citations latines, qui ont donnés aux sessions de suivi et de capture un caractère parfois folklorique, souvent plein de surprises, et toujours au top. Merci pour tes encouragements et pour ton aide infaillible sur le terrain. J'ai non seulement beaucoup appris à tes côtés mais tu as également su me redonner la pêche quand j'en ai eu besoin. Pour tout cela, un très grand merci à toi, berger des vautours ! *Quod decendit in barbam, barbam...*

Merci Jeanine pour ton accueil et ta gentillesse. Tu m'as ouvert grand votre porte, toujours prête à me dépanner. Merci pour les dîners que l'on a partagés, toujours dans la bonne humeur et rythmés par tes histoires et anecdotes et celles de Didier. J'ai beaucoup de chance de vous avoir rencontré et je reviendrai avec grand plaisir vous voir en Ossau.

Merci Domi, autre grand ami et protecteur de la faune ailée qui a marqué mes venues en Vallée d'Ossau. Que de bons souvenirs à tes côtés sur le terrain, à attendre la venue de la Marie Blanche. Merci pour ta bonne humeur et ta gentillesse, pour tes encouragements, pour les nombreuses photos de nos compagnons fauves.

Je tiens à remercier les membres de mes deux comités de thèse d'avoir accepté d'y participer et de m'avoir donné des pistes de réflexion et d'orientation dans mon travail. Je me souviens de mon premier comité à l'issue duquel l'un d'entre vous m'a dit que j'en avais pour cinq ans de thèse avec un tel programme... Merci de m'avoir aiguillée et de m'avoir aidée à réviser certains de mes objectifs, bien malgré moi.

Merci Willem pour ton chaleureux accueil à l'Université d'Amsterdam. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir permis de co-encadrer des stagiaires, en particulier Margot qui m'a assistée pendant les expérimentations sur vautours captifs au Puy du Fou.

Un grand merci aux directeurs et aux fauconniers de la volerie du Puy du Fou et du Rocher de Aigles à Rocamadour pour leur accueil, leurs conseils et leur précieuse aide pour manipuler et équiper les vautours captifs.

Merci à mes collègues de bureau et d'équipe, anciens et nouveaux, avec qui j'ai partagé de très bons moments. Certain(e)s d'entre vous sont devenu(e)s des ami(e)s et c'est aussi grâce à vous que j'ai réussi à mener à bien mon travail de thèse. Certains ont su trouver les bons mots et les encouragements pour me booster quand j'en avais le plus besoin. Je pense en particulier à vous, Sali et Leyli, merci de tout cœur les filles. Votre amitié, votre soutien et vos conseils plein de bienveillance m'ont aidé à aller de l'avant malgré certaines difficultés et événements. En rédigeant ses quelques

lignes je pense aussi très fort à Tyftouf-sans-kiki (dont je respecterai l'anonymat... ;-), merci pour ta bonne humeur, ta pêche et ta perchitude, merci pour nos moments de fou-rires, merci pour tes encouragements et pour ton aide précieuse en fin de thèse), au petit scarabée (merci pour ton aide précieuse sur le terrain, toujours dans la bonne humeur et avec le sourire, à nos sorties 'bobo', pêche en mer (une première pour moi !) et autour d'une bonne bière Chti), Princesse Sisi (merci pour ta cool-attitude et ta bonne humeur et ton rire communicatif, ton soutien, tes encouragements, tes blagues pourries et tes potins). Merci Flavio pour ta bonne humeur. Beaucoup de super souvenirs à tes côtés au Cefe, dans les Causses, en Corse (et notre fameux sauvetage de Balbouuu... ! Heyy Flaviooo, il faut décompresssser heiiiiing ?!), et j'en passe ! Je pense aussi bien sûr à toi, Alicia, ma chère « collègue » de bureau devenue une amie ! Merci d'avoir été ma super co-guide de palanquée, et merci pour tes encouragements dans certains moments de ma thèse. On se retrouve en AdS ou ici ou ailleurs ! Merci Paupau et Coco, les deux inséparables avec qui j'ai passé de super moments pendant ma dernière année de thèse, au Cefe mais aussi pendant nos supers soirées sushis-jeux. Merci de m'avoir fait découvrir Esquissez, vous connaissez maintenant mon don pour le dessin improvisé (une baleine ?!). Ah et merci Paupau pour le weekend inoubliable passé au ski, vivement l'hiver prochain !! Merci petit chionis pour tes nombreux encouragements et nos papotages ! A quand une autre campagne d'été à Verte ?! Merci Gaelle pour nos pauses autour d'un café, nos discussions et nos sorties cerf-volant ! Merci à toutes celles et ceux avec qui j'ai partagé mes années au Cefe et que je ne peux citer par manque de place mais que je n'oublie pas.

Un grand merci à toi Louise pour tes nombreux encouragements, ton soutien, nos nombreux échanges boulot et papotages. Merci pour ton aide précieuse pendant la 1^{ère} année ½ de ma thèse et pour notre article « routine » !

Je remercie également mes collègues du TE pour leurs coups de main précieux. Un grand merci en particulier à David et Christophe pour leur grande disponibilité et leur bonne humeur. Merci pour vos idées et votre aide à la fabrication des leurres de brebis !!

Merci à mes ami(e)s en dehors du Cefe qui m'ont soutenu au cours de ces trois années. Un merci tout particulier à toi ma Lolotte qui m'accompagne depuis l'enfance. Merci de nous avoir permis de nous retrouver et d'avoir été présente, même à distance, pendant ma fin de doctorat.

Une pensée très spéciale pour toi Philippe. En ami et grand passionné d'ornithologie et des vautours, je sais que tu aurais aimé lire ce manuscrit que je te dédie aujourd'hui.

Merci à ma famille, et en particulier à ma maman, mon frère et mon grand-père pour leur soutien et leurs encouragements. Merci à tous les trois d'avoir cru en moi et d'avoir été présent pour moi, même à plusieurs centaines de kilomètres. Merci maman d'être là pour moi et de m'avoir laissée suivre ma voie. P'tit frère, merci pour ton aide précieuse sur le terrain dans les Causses et dans les Pyrénées. J'ai adoré partager ces moments au grand air avec toi !

Merci à toi mon cœur pour ta présence, ton soutien, et pour tout ce que tu as pu m'apporter depuis notre rencontre. Merci d'avoir cru en moi et de m'avoir encouragé jusqu'aux dernières heures de rédaction de ma thèse. Merci aussi pour ta précieuse aide pendant les derniers jours de ma thèse, merci pour tes relectures, merci d'avoir été là pour moi !

Table des matières

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GENERALE..... 11

1. L'ÉCOLOGIE DU DÉPLACEMENT AU SERVICE DE LA BIOLOGIE DE LA CONSERVATION	11
1.1. Se déplacer : une réponse aux changements globaux...	11
1.2.... qui peut coûter cher : le risque des pièges évolutifs	13
1.3. Se déplacer : une prise de décision multifactorielle.....	15
1.4. Les échelles de déplacement.....	21
1.5. La prospection alimentaire : un cas particulier de déplacement.....	22
2. LES VAUTOURS (FAUVES) COMME SUJETS D'ÉTUDE.....	23
2.1. Une guilda aux rôles multiples...	23
2.2.... menacée et protégée à l'échelle mondiale	24
2.3. Le soutien alimentaire : un piège évolutif pour les vautours ?	26
2.4. Prospection alimentaire chez les vautours : quelle(s) stratégie(s) ?	28
2.5. De fortes contraintes de déplacements.....	33
2.6. Problématiques et questions abordées dans ma thèse	35

CHAPITRE 2 : ESPECE ETUDIEE, SITES D'ÉTUDE, METHODES DE CAPTURE, SUIVI TELEMETRIQUE ET ANALYSE DES DEPLACEMENTS 39

1. LE VAOUTOUR FAUVE (<i>GYPUS FULVUS</i>)	39
2. LES SITES D'ÉTUDE : TOUT EN CONTRASTES	43
2.1. Une topographie et des conditions climatiques, météorologiques et aérologiques contrastées.....	43
2.2. Interactions vautours-élevage : des modes de gestion des ressources alimentaires contrastés	47
3. LES CAPTURES	49
3.1. Captures dans les Grands Causses	49
3.2. Captures en Vallée d'Ossau	50
4. LE SUIVI TELEMETRIQUE	50
4.1. L'apport de la biotélémetrie.....	50
4.2. Suivi des vautours fauves	53

CHAPITRE 3 : EVALUATION DU RISQUE DE DEPENDANCE A L'EGARD DE
RESSOURCES ALIMENTAIRES PREVISIBLES CHEZ UN NECROPHAGE STRICT. .. 57

INTRODUCTION	60
MATERIEL ET METHODES	61
RESULTATS	63
DISCUSSION	64

CHAPITRE 4 : INFLUENCE DE LA PREVISIBILITE DES RESSOURCES ET DES
CONDITIONS METEOROLOGIQUES SUR LES PATRONS DE DEPLACEMENTS 69

INTRODUCTION	73
MATERIEL ET METHODES	77
RESULTATS	83
DISCUSSION	87

CHAPITRE 5 : PRISE DE DECISION CHEZ UN GRAND PLANEUR : COMPROMIS
ENTRE TEMPS, ENERGIE ET RISQUE A DIFFERENTES ECHELLES SPATIO-
TEMPORELLES 101

INTRODUCTION	104
MATERIEL ET METHODES	106
RESULTATS	108
DISCUSSION	109

CHAPITRE 6 : DISCUSSION GENERALE..... 117

SYNTHESE DES RESULTATS	118
DISCUSSION DES RESULTATS	120
LIMITES ET PERSPECTIVES	127
RECOMMANDATIONS AUX ACTEURS DE LA CONSERVATION	142
CONCLUSION	143

BIBLIOGRAPHIE GENERALE 145

ANNEXES 167

Chapitre 1 : Introduction générale

1 L'écologie du déplacement au service de la biologie de la conservation

Les changements d'utilisation des terres représentent, avec le réchauffement climatique et la modification des cycles biogéochimiques, la principale menace du XXI^{ème} siècle pesant sur la biodiversité (Dawson et al., 2011; Mantyka-pringle et al., 2012; Sala et al., 2000). Ces changements orchestrés par l'Homme (e.g. urbanisation, construction d'infrastructures telles que les réseaux routiers ou électriques, déforestation) se répercutent soit directement, soit par effets de cascade, addition ou interaction (Didham et al., 2007), à tous les niveaux de la biodiversité (Bellard et al., 2012; Butchart et al., 2010; Chapin et al., 2000; Hansen et al., 2001). De l'individu au fonctionnement des écosystèmes, de nombreux travaux démontrent les conséquences sans précédent de ces changements globaux d'origine anthropique : fragmentation et perte des habitats (Haddad et al., 2015; Krauss et al., 2010; Tilman et al., 2001), changement des patrons de distribution des organismes (Nye et al., 2009; Phipps et al., 2017; Thomas, 2010), modification de la dynamique des populations (Hansen et al. 2013) (liste non exhaustive).

1.1 Se déplacer : une réponse aux changements globaux...

Dans ce contexte de changements globaux, les êtres vivants sont soumis à de nouvelles pressions sélectives. Se déplacer peut être appréhendé comme une conséquence de ces changements, mais aussi comme une façon de s'adapter, à diverses échelles spatio-temporelles, en changeant de site d'alimentation, de domaine vital, et *in fine* au niveau d'une population ou même de l'espèce, d'aire de répartition. Dans son acception générale, le déplacement décrit le changement d'emplacement d'un objet ou d'un organisme dans le temps. Dans le règne du vivant, se déplacer, au moins à un stage particulier de l'histoire de vie, est une condition *sine qua non* à la survie d'un organisme. Trouver des ressources alimentaires, un abri ou un partenaire sexuel, fuir un danger, et plus largement s'adapter et survivre dans un environnement intrinsèquement dynamique à diverses échelles spatio-temporelles, requiert la capacité fondamentale de se déplacer.

Encadré 1. Les pièges évolutifs (1)

Barba non facit philosophum (Plutarque)

Piège évolutif : adoption d'un comportement (e.g. sélection d'un habitat, de ressources alimentaires ou d'un partenaire sexuel) ou d'une stratégie d'histoire de vie (e.g. phénologie de la reproduction) devenus coûteux en termes de valeur sélective, en dépit de *stimuli* ou indices environnementaux autrefois fiables compte tenu des expériences passées, mais transformés en pièges à la suite de changements environnementaux imputables aux activités anthropiques. En d'autres termes, on parle de piège évolutif dès lors qu'un individu (ou plus largement, une espèce animale) est piégé(e) par son propre choix comportemental devenu non adapté dans son nouvel environnement altéré par l'Homme.



Illustrations de pièges évolutifs par attraction (voir suite de l'encadré p12).

Source: Google images

Des études paléontologiques ont montré que le déplacement des organismes végétaux et animaux constitue une réponse adaptative mise en place depuis des millions d'années, face au changement des conditions climatiques (Giesecke et al., 2017; Rodríguez-Sánchez and Arroyo, 2008; Svenning et al., 2011). La vitesse et l'amplitude sans précédent du réchauffement climatique observées depuis l'ère de la révolution industrielle sont néanmoins susceptibles d'enrayer la capacité des organismes vivants à s'adapter (Walther et al. 2002 ; Parmesan, 2006). Aussi, la survie de nombreuses espèces est aujourd'hui contingente à la capacité et à la vitesse de déplacement des individus, et par extension, des populations. De nombreux travaux démontrent en outre l'existence de modifications d'aires de répartition des espèces. Face aux perturbations actuelles, et de façon à 'suivre' leur niche climatique, les organismes sont amenés à opérer des déplacements verticaux relatifs à l'altitude (e.g. chez les plantes, Lenoir et al., 2008; et les papillons, Hill et al., 2002), et à la bathymétrie (e.g. chez les espèces aquatiques, Nye et al., 2009; Pinsky et al., 2013). Les individus peuvent également opérer des déplacements longitudinaux et/ou latitudinaux (e.g. chez de nombreux taxons (Hickling et al., 2006) à l'instar des oiseaux (Devictor et al. 2008) et des insectes (Kwon et al., 2016)).

Les organismes doivent également faire face à la seconde menace que représente la modification de l'habitat induite par les activités anthropiques. Il est en effet fort à parier qu'une fois fragmenté, dégradé ou modifié, l'habitat ne présente plus les conditions biotiques et abiotiques répondant aux besoins fondamentaux des espèces qui les fréquentaient auparavant. L'habitat peut en outre devenir un espace à risques. A titre d'illustration, le découpage de l'espace aérien par l'installation d'éoliennes ou de lignes électriques peut influencer les déplacements des oiseaux et des chiroptères (Desholm and Kahlert, 2005; Lucas et al., 2004; Masden et al., 2009), voire impacter directement la survie des individus en augmentant fortement les risques de collision (Barrios and Rodríguez, 2004; Jenkins et al., 2010; Kunz et al., 2007) et d'électrocution (Bevanger 1998; Schaub and Pradel 2004).

1.2 ... qui peut coûter cher : le risque des pièges évolutifs

Dans ce contexte de changements globaux où les organismes sont soumis à de nouveaux environnements modifiés par les activités humaines, nous assistons à l'émergence accrue de pièges évolutifs (Encadré 1, pages 12 et 14). Les individus sont alors amenés à prendre des

Encadré 1. Les pièges évolutifs (2)

Barba non facit philosophum (Plutarque)

Trois mécanismes : l'attraction, la dégradation et leur combinaison.

- *Piège évolutif par attraction*: modification non intentionnelle des indices environnementaux tels qu'ils induisent un choix comportemental tout aussi voire plus attractif qu'un choix réellement avantageux en termes de valeurs adaptative.

Exemple : ingestion d'une ampoule lumineuse dont la bioluminescence est similaire à celle des proies de l'espèce piégée, ici une grenouille arboricole (*Osteopilus septentrionalis*), rendant cette dernière particulièrement repérable par ses prédateurs, donc vulnérable.

- *Piège évolutif par dégradation*: réduction de l'avantage associé à un choix comportemental sans altération des indices environnementaux ayant orienté ce choix.

Exemple : destruction des coléoptères saproxyliques attirés par le bois mort destiné au broyage dans les forêts gérées.

- *Piège évolutif par combinaison*: la qualité adaptative d'un choix comportemental est réduite alors que ce choix est devenu plus attractif.

Exemple : Les écotones artificiels, comme une transition brusque entre une forêt gérée et un terrain ouvert, favorisent l'installation des oiseaux de lisière, tout en attirant les prédateurs de leurs œufs.



Illustrations de pièges évolutifs par dégradation et par combinaison. Source: Google images

décisions comportementales, héritées de leur histoire évolutive, en apparence adaptées compte tenu des stimuli environnementaux, mais qui se révèlent être coûteuses en termes de reproduction ou de survie. Reprenons l'exemple des infrastructures éoliennes et électriques. Choisis comme repaires ou sites de nidifications pour leur situation dominante dans l'environnement, les pylônes électriques peuvent représenter des habitats non optimaux en termes de valeur adaptative pour l'individu, en diminuant son succès reproducteur (e.g. chez la Cigogne blanche, Kafuga et al., 2011) ou sa probabilité de survie (e.g. Tryjanowski et al., 2009; Mainwaring, 2015; voir néanmoins Tryjanowski et al., 2014).

1.3 Se déplacer : une prise de décision multifactorielle

Dans le contexte des changements globaux propices à l'émergence de pièges évolutifs, étudier les patrons d'utilisation de l'espace des organismes dans des environnements façonnés par l'Homme, et inférer les processus en jeu, sont au cœur des préoccupations en biologie de la conservation. Évaluer l'influence de l'héritage évolutif et de la plasticité comportementale liée aux contraintes environnementales dans les prises de décision d'un individu s'inscrit au cœur du paradigme de l'écologie du déplacement (Nathan, 2008).

Nathan et al. (2008) ont récemment décrit un cadre conceptuel mécaniste situant l'écologie du déplacement comme une discipline réunissant des concepts venus de la biomécanique, des sciences cognitives, et de l'écologie comportementale. Aussi, tout déplacement est appréhendé comme la résultante observable et quantifiable de trois composantes inhérentes à l'individu en déplacement et des facteurs environnementaux externes (Figure 1, p14). L'ensemble des caractéristiques biomécaniques et morphologiques de l'individu définissent la capacité de déplacement de ce dernier. Les facultés cognitives et sensorielles, essentielles à l'acquisition, au stockage et au traitement de l'information, conditionnent la capacité de l'individu à s'orienter dans l'espace et au cours du temps. L'état de l'individu, physiologique, mental ou émotionnel (e.g. niveau de satiété ou du cycle de reproduction) motive quant à lui le déplacement et influence le niveau des capacités de déplacement et de navigation.

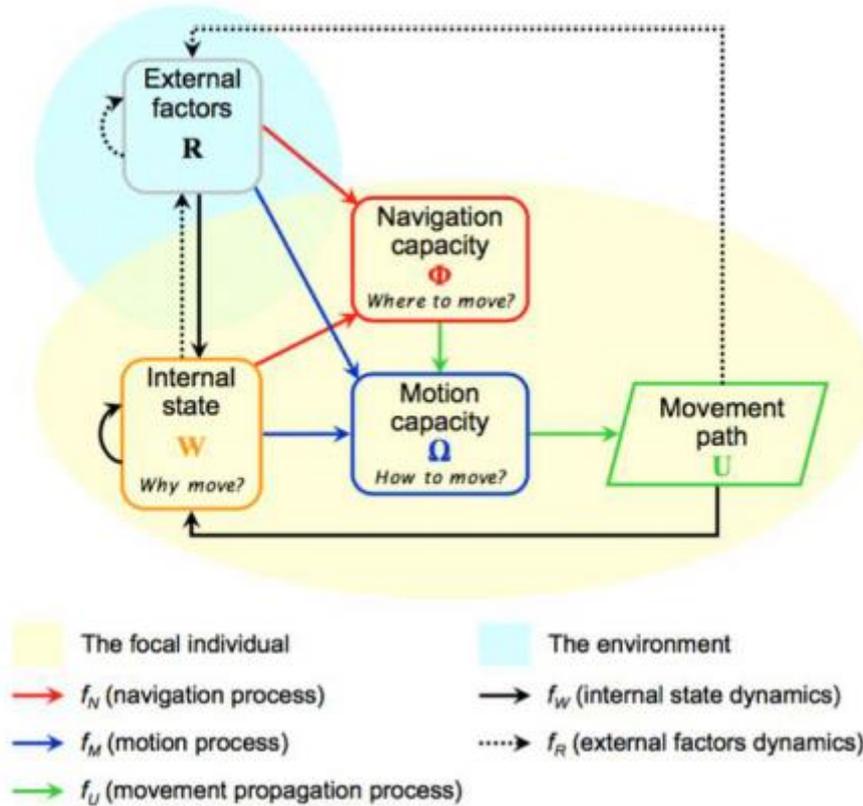


Figure 1. Cadre conceptuel de l'écologie du déplacement articulé autour de trois composantes relatives à l'individu (état interne, capacité de locomotion et de navigation) (fond jaune) et d'une quatrième composante représentant les facteurs externes susceptibles d'influencer le déplacement de l'individu (fond bleu). Les flèches de couleur matérialisent les processus en jeu à l'interface des différentes composantes, autrement dit leurs influences uni- ou multi- latérales. Le processus de locomotion représente la capacité de déplacement de l'individu en fonction de sa localisation, de son état interne, et de facteurs environnementaux. Le processus de navigation représente la capacité d'orientation observée chez l'individu en fonction de sa localisation, de son état interne et de facteurs externes, sur sa capacité de navigation fondamentale. Enfin, le processus de propagation du déplacement représente le déplacement observé résultant du processus de locomotion, et de navigation parfois. *Adapté et traduit à partir de Nathan et al. (2008).*

Des facteurs externes biotiques (e.g. la présence de conspécifiques ou de prédateurs, la disponibilité de ressources alimentaires) et abiotiques (e.g. les conditions météorologiques), peuvent également avoir un impact direct sur les capacités et/ou l'état interne de l'individu, jouant ainsi un rôle parfois déterminant dans le déplacement observé.

1.3.1 ETAT INTERNE : POURQUOI Y ALLER ?

La motivation est le déclencheur de tout déplacement. La faim, la soif, la peur et le statut de reproduction sont autant de motivations internes à l'individu, susceptibles d'influencer sa décision de se déplacer. Le niveau de satiété peut avoir des répercussions sur l'état physiologique de l'animal, son niveau d'engagement en termes de prise de risque, et sur les patrons de ses mouvements (Goymann et al., 2017; Spiegel et al., 2013). La peur induite par la présence de prédateurs peut également influencer la distribution des organismes et leurs déplacements (Lima and Dill, 1990). Aussi, de nombreux travaux menés dans le cadre du paradigme du 'paysage de la peur' (Laundré et al., 2001) ont démontré l'existence de réponses spatiales des proies au niveau de risque de prédation, à l'échelle du domaine vital (Creel et al., 2005; Tolon et al., 2009) ou à l'échelle plus fine des comportements de recherche alimentaire (Hernández and Laundré, 2005; Searle et al., 2008). Les déplacements peuvent aussi être contraints par le statut de reproduction de l'individu. En période d'élevage, le parent doit ajuster son aire de prospection de façon à maximiser le gain énergétique par unité de temps, pour lui et sa progéniture. Ces différents facteurs sont susceptibles d'influencer différemment les déplacements des organismes en fonction de leur type de stratégie démographique (K vs r ; Mac Arthur and Wilson, 1967), et de leurs traits d'histoire de vie (e.g. espèce longévive vs à cycle de vie court, faible vs fort investissement parental (Drent and Daan, 1980)).

1.3.2 CAPACITES COGNITIVES ET NAVIGATIONNELLES : OU ALLER ?

La manifestation d'un comportement, et *a fortiori* le déplacement, est la résultante observable de processus complexes parmi lesquels la cognition joue un rôle déterminant (Fagan et al., 2013; Real, 1993). Née en en opposition au courant behavioriste (e.g. conditionnement opérant, stimuli/réponse, apprentissage), l'approche cognitiviste a apporté un éclairage nouveau à l'appréhension des comportements animaux, humains et non humains, en accordant une place centrale aux concepts d'« information » et de « représentation ». Aussi, l'encodage, le stockage et le traitement de l'information sensorielle

relèvent de processus cognitifs (e.g apprentissage, mémorisation) permettant à l'organisme de se faire une représentation de son environnement, et en outre de prendre les (bonnes) décisions pour agir et se déplacer efficacement (Gallistel, 1990). De nombreux travaux ont étayé l'approche computationnelle de Gallistel selon laquelle un animal peut construire et utiliser des représentations spatiales, temporelles et/ou numériques de son environnement pour s'y comporter de façon la plus adaptée possible en termes de rapport coûts/bénéfices (Bracis et al., 2015; Gautestad, 2011; Sutherland and Gass, 1995).

Les capacités navigationnelles sont également dépendantes du champ de perception de l'individu (Olden et al., 2004), autrement dit, de l'étendue spatiale à laquelle l'organisme est capable d'encoder des informations sensorielles dans son environnement. Le champ de perception d'un animal en mouvement est continuellement modifié en fonction du paysage traversé, et les informations perçues influencent en retour les prises de décisions et les comportements adoptés par l'individu. Spiegel and Crofoot (2016) démontrent en outre l'influence réciproque entre acquisition d'informations et déplacement animal, et l'importance d'intégrer cette réciprocité en écologie du déplacement.

1.3.3 CAPACITES DE LOCOMOTION : COMMENT Y ALLER ?

La capacité de locomotion d'un organisme correspond à sa capacité à se mouvoir par ses propres moyens (i.e. par aut propulsion) ou par le biais d'un vecteur de transport (e.g. propagules des plantes dispersées par le vent). La locomotion résulte de l'interaction des systèmes musculaire, squelettique, nerveux, respiratoire et circulatoire, entre eux et avec l'environnement (Dickinson et al. 2000). En fonction de son écologie, du substrat traversé et de propriétés biomécaniques (e.g. tension musculaire), un individu peut utiliser différents modes de déplacement (e.g. la marche, le saut, la reptation, la nage et le vol). Chez les espèces aviaires, les paramètres de locomotion tels que la finesse (i.e. le rapport entre la distance horizontale parcourue et l'altitude perdue en vol plané) et la vitesse de déplacement, sont principalement contraints par la taille de l'individu et par sa charge alaire (i.e. le rapport entre sa masse et l'aire de la surface portante de ses ailes). Les oiseaux ont évolué pour se spécialiser dans le vol battu (e.g. canards, cormorans) et/ou dans le vol plané (e.g. albatros, vautours), ce dernier étant nettement plus économique en termes de dépenses énergétiques, en fonction des conditions environnementales.

1.3.4 FACTEURS EXTERNES

La disponibilité des ressources, le type de paysage, la présence de congénères et/ou de compétiteurs, sont autant de facteurs externes susceptibles d'influencer les patrons d'utilisation de l'espace chez les animaux. La qualité, la quantité et la prévisibilité des ressources alimentaires dictent les déplacements des organismes à différentes échelles, du choix des sites de haltes en période migratoire (Gillespie and Fontaine, 2017; Miller and de Rivera, 2014), à l'établissement d'un domaine vital (Gilbert et al., 2016), au comportement de prospection alimentaire (Bailey, 1996; Cornélis et al., 2011). De nombreux travaux ont montré que les niveaux d'hétérogénéité et de prévisibilité des ressources induisent l'adoption de stratégies comportementales suivant un gradient de structuration spatio-temporelle, allant des déplacements aléatoires aux déplacements routiniers stéréotypés (e.g. Tello-Ramos, Hurly and Healy 2015; Riotte-Lambert, Benhamou and Chamailé-Jammes, 2017). D'autres types de ressources, à l'instar des conditions météorologiques – intrinsèquement liées au type de paysage - influencent les déplacements des animaux. L'air et l'eau constituent des fluides dynamiques, vraisemblablement susceptibles d'améliorer les capacités locomotrices des organismes ou d'augmenter les coûts de déplacement en fonction des conditions locales (Alexander, 2004; Alma et al., 2016; Chapman et al., 2011; Shepard et al., 2013). Dans le milieu aérien, les paramètres aérologiques (e.g. force et direction du vent, turbulences et ascendances) peuvent minimiser ou augmenter les coûts énergétiques liés au transport et influencer les niveaux d'activité des organismes (e.g. chez les insectes, Mason, 2017 ; les chiroptères, Safi et al., 2013 ; et les oiseaux, Kogure et al., 2016). De récentes études ont montré que certaines espèces sont capables d'adapter leur réponse comportementale à la dynamique spatio-temporelle des conditions environnementales (Dodge et al., 2014; Harel et al., 2016a; Horton et al., 2016; Poessel et al., 2017; Santos et al., 2017).

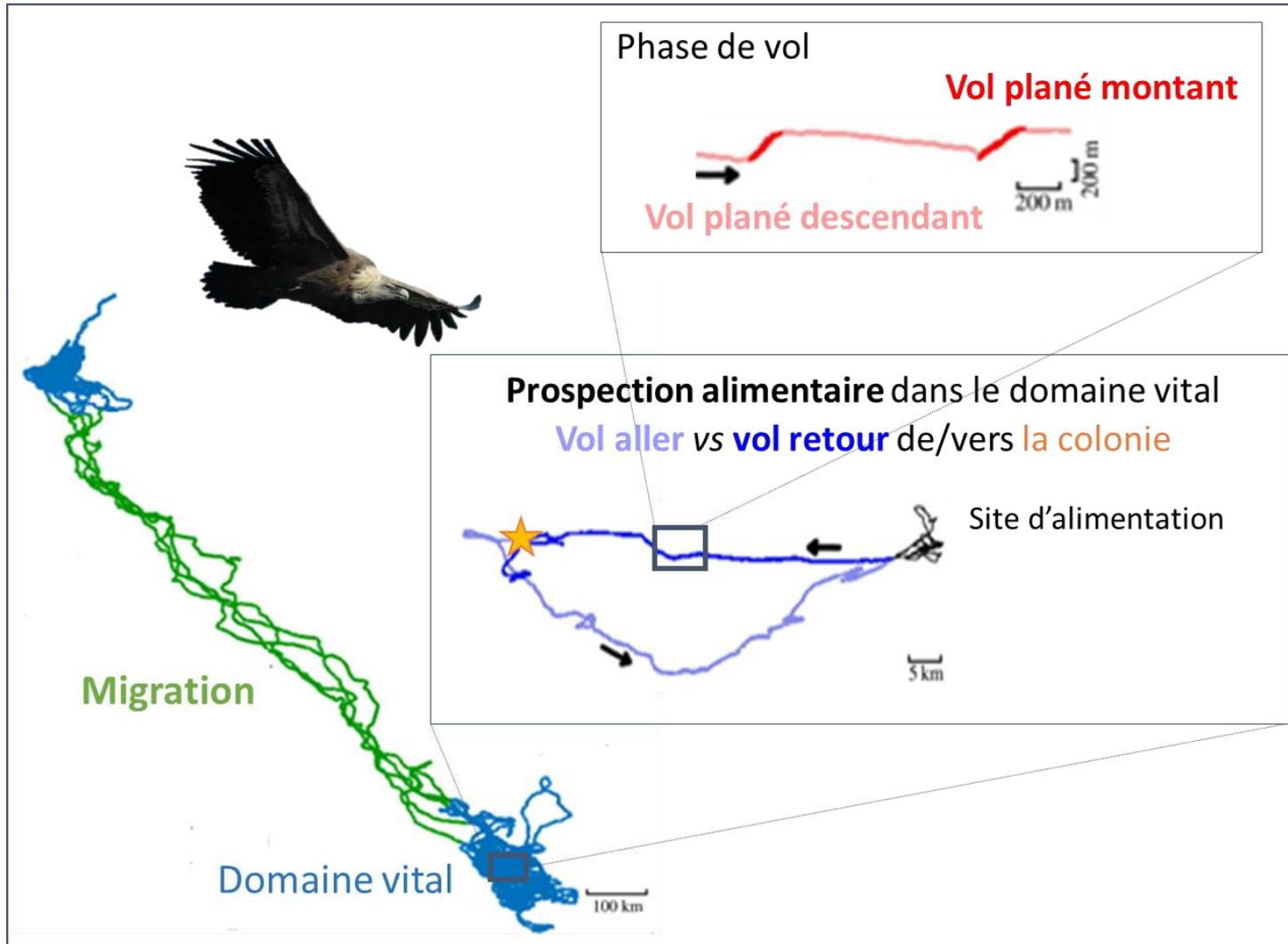


Figure 2. Les déplacements d'un vautour à trois échelles spatio-temporelles.

1.4 Les échelles de déplacement

Comme nous l'avons vu dans la section précédente, les déplacements animaux sont intimement liés à l'état interne de l'individu, à ses capacités de locomotion et de navigation, et aux caractéristiques de l'environnement (Nathan, 2008). Or l'environnement, les processus écologiques qui s'y opèrent, et les ressources qui le composent, varient dans le temps et dans l'espace, et s'organisent à différentes échelles (Chave, 2013; Levin, 1992). Ainsi, les patrons de déplacements des animaux et les mécanismes sous-jacents peuvent opérer à différentes échelles spatio-temporelles (Figure 2) qu'il est primordiale de prendre en considération pour saisir la complexité des processus en jeu. Du point de vue de la théorie de l'évolution, rappelons que la fonction ultime du déplacement est d'augmenter la valeur adaptative d'un individu par le biais de l'exploitation optimale des ressources biotiques et abiotiques de l'environnement dont la disponibilité varie dans l'espace et/ou dans le temps (Owen-Smith et al., 2010). Van Moorter et al. (2013) montrent que la longueur et la fréquence des déplacements d'un animal sont déterminées par l'interaction entre l'autocorrélation temporelle de la disponibilité des ressources (i.e. à quelle vitesse les ressources changent-elles ?) et l'autocorrélation spatiale dans les changements de disponibilité des ressources (i.e. comment les changements des ressources sont-ils organisés dans l'espace ?). Si par exemple les changements de disponibilité des ressources opèrent lentement et à large échelle spatiale, l'animal aura tendance à faire de longs déplacements (i.e. absence de stationnarité locale ; Benhamou, 2014), peu fréquemment. Le phénomène de migration saisonnière illustre bien ce type de déplacement opéré sur de longues distances au rythme des changements de disponibilité des ressources alimentaires.

1.5 La prospection alimentaire : un cas particulier de déplacement

La prise de décisions et la résolution de compromis sont deux processus majeurs mis en place par tout organisme à la recherche de nourriture (Stephens, 2008). De la sélection de l'habitat au choix du site d'alimentation et de la ressource à consommer, la prospection alimentaire consiste en une succession hiérarchisée de prises de décisions, impliquant plusieurs échelles spatio-temporelles (Figure 2, p20). L'animal doit également "évaluer" les coûts et les bénéfices susceptibles d'être induits par divers facteurs externes, tels que la présence de congénères, de compétiteurs ou de prédateurs. Les décisions prises par l'individu résultent de la résolution de compromis entre, efficacité du fourragement en termes de temps et de gains énergétiques, et évitement de facteurs et de situations coûteux à l'instar d'un risque de prédation élevé ou de conditions environnementales délétères.

1.5.1 LA THEORIE DE L'APPROVISIONNEMENT OPTIMAL

Les stratégies de prospection alimentaire émergeraient de processus de sélection naturelle. C'est ce que proposent Mac Arthur and Pianka (1966) et Emlen (1966). Leurs idées ont par la suite été développées dans différentes directions et ont donné naissance à la théorie de l'approvisionnement optimal (Stephens and Krebs, 1986) selon laquelle les individus en prospection doivent maximiser leurs gains énergétiques tout en minimisant les coûts énergétiques et temporels induits notamment par leur déplacement. Divers modèles mathématiques, inspirés de la sphère économique, ont été proposés pour modéliser les stratégies de recherche alimentaires, comme par exemple le théorème de la valeur marginale (Charnov, 1976). Benhamou (1993) nous rappelle néanmoins l'importance de recourir à l'approche à la fois fonctionnelle (i.e. étude des causes et des conséquences ultimes/évolutives des stratégies comportementales en termes de valeur adaptative) et à l'approche causale (i.e. étude des mécanismes proximales qui régissent les comportements) pour appréhender les déplacements animaux, et plus globalement, leurs comportements. La résolution de problèmes d'optimisation du comportement (i.e. approche fonctionnelle) dont peuvent faire preuve les animaux grâce à l'utilisation de règles de décision élémentaires (*rules of thumb* ; i.e. approche proximale) montre la nécessité d'intégrer ces deux approches dans l'étude des déplacements (Benhamou, 1993).

1.5.2 UNE PRISE DE DECISION MULTI-FACTORIELLE

Prendre des décisions 'informées' est crucial pour un organisme à la recherche de nourriture. La perception de son état interne, des signaux comportementaux émis par ses congénères, et/ou d'indices environnementaux pertinents, sont autant de sources d'information susceptibles d'influencer la décision de l'individu de partir ou non en prospection, à quel moment et dans quelle direction, puis de sélectionner tel site d'alimentation plutôt qu'un autre. Ainsi, les patrons de recherche alimentaire – de la prospection purement aléatoire aux déplacements très structurés –, sont la résultante observable de l'interaction entre l'état interne, les capacités cognitivo-comportementales de l'individu, et les niveaux d'hétérogénéité et de prévisibilité spatio-temporelle de son environnement (Berger-Tal and Bar-David, 2015; Nathan, 2008).

2 Les vautours (fauves) comme sujets d'étude

2.1 Une guilde aux rôles multiples...

Les vautours proprement dit, ou vautours de l'Ancien Monde, appartiennent à la famille des Accipitridés, comme les buses ou les aigles, et comptent 15 espèces que l'on retrouve en Asie, Afrique et Europe. Celles-ci sont partagées selon deux sous-familles : d'une part les Gypaetinae, incluant le Gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*) et le Vautour percnoptère (*Neophron percnopterus*), et d'autre part les Aegyptiinae, incluant le Vautour fauve (*Gyps fulvus*) et le Vautour moine (*Aegypius monachus*).

Par convergence évolutive, sept espèces dites "vautours du Nouveau Monde" (urubus et condors) et formant la famille des Cathartidés, ont des mœurs semblables en de nombreux points aux vautours de l'Ancien Monde. Ils se trouvent uniquement en Amérique d'où les vautours de l'Ancien Monde sont absents.

Représentants de la guilde des détritivores, les vautours ont la particularité d'être les seuls nécrophages stricts parmi les vertébrés terrestres (Campbell, 2015). L'incapacité des vautours à attaquer et à capturer leurs propres proies – à contrario des aigles ayant un mode de vie de type « prédateur » -, doublée de leur capacité à parcourir de longues distances en vol à un moindre coût (Duriez et al., 2014), est certainement à relier à leur diversification concomitante à celles des ongulés de l'Ancien Monde (Ruxton and Houston, 2004; Campbell,

2015). Selon cette hypothèse de co-évolution, les vautours auraient évolué vers un mode charognard au contact des populations d'ongulés d'Afrique et d'Asie, enclines à de forts taux de mortalité compte tenu des conditions difficiles en période de migration saisonnière.

Les vautours ont développé des adaptations physiologiques, morphologiques et comportementales spécifiques pour rechercher et consommer exclusivement des cadavres d'animaux. Grâce à un métabolisme de base relativement bas parmi les espèces aviaires (Prinzinger et al., 2002), les vautours sont capables de stocker d'importantes réserves énergétiques et de jeûner plusieurs jours ou semaines (Bahat, 1995). Cette spécificité met en exergue l'adaptation évolutive des vautours face à l'imprévisibilité spatio-temporelle de la mortalité dans les troupeaux sauvages ou domestiques. L'acidité des sucs gastriques assure la destruction des pathogènes présents dans les carcasses (Houston and Cooper, 1975; Roggenbuck et al., 2014), limitant les risques d'épidémie et de pollution organique du milieu. Aussi, en débarrassant les restes animaux et exceptionnellement végétaux (consommation de la chair du fruit du palmier à huile chez le Palmiste africain (*Gypohierax angolensis*)), les vautours participent activement au recyclage de la matière organique et jouent, à ce titre, un rôle majeur dans le fonctionnement des écosystèmes.

Les vautours représentent des espèces clés dont le rôle qu'on leur attribue ne se limite pas à celui d'équarrisseur naturel. Les sociétés leur accordent en outre une valeur culturelle, spirituelle, récréative, écologique et/ou économique, en fonction des cultures et des époques (Markandya et al., 2008). Alors que leur valeur religieuse est prégnante dans les cultures indienne et tibétaine (e.g. inhumations célestes et rites funéraires dans les tours de silence, les 'dakhma', Lamblard, 2001), ce sont principalement les services écologiques et économiques rendus qui prévalent en Europe (e.g. diminution des coûts financiers et de la pollution inhérents à l'équarrissage industriel).

2.2 ... menacée et protégée à l'échelle mondiale

Compte tenu de l'importance de leur rôle de recycleur de la matière organique dans les écosystèmes, la disparition des vautours aurait – et a déjà – des conséquences dramatiques pour les sociétés humaines. Or ce sont ces mêmes sociétés et les changements globaux qu'elles entraînent, qui menacent l'avenir de la guildes des vautours élevée au rang de la guide

fonctionnelle aviaire la plus menacée à l'échelle mondiale (Buechley and Şekercioğlu, 2016). Le statut de conservation des vautours, défini par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN, Liste Rouge 2016), est sans appel. 73% des espèces de vautours sont aujourd'hui menacées d'extinction (statuts 'vulnérable', 'en danger' et 'en danger critique' inclus) (Buechley and Şekercioğlu, 2016). A titre d'exemple, les populations de vautours d'Afrique (trois espèces : *Gyps africanus*, *G. rueppelli*, et *Trigonoceps occipitalis*) et d'Asie (quatre espèces : *G. bengalensis*, *G. indicus*, *G. tenuirostris*, et *Sarcogyps calvus*) sont en tel déclin démographique que sept espèces ont été classées 'en danger critique d'extinction' alors qu'elles comptaient parmi les espèces d'Accipitridés les plus abondantes dans les années 1980.

Les persécutions directes (e.g. tir, Mingozi and Estève, 1997 ; l'empoisonnement intentionnel, Ogada, 2014), les contaminations indirectes (e.g. traitements antiparasitaires du bétail, Green et al., 2004 ; le gibier contaminé au plomb de chasse, Berny et al., 2015; Gangoso et al., 2009), et l'altération des écosystèmes (e.g. collisions éoliennes, de Lucas et al., 2012) représentent les principales cause de la diminution des effectifs de vautours, menaçant à termes la viabilité des populations. Considérons les populations de trois espèces de vautours asiatiques (*G. bengalensis*, *G. indicus*, et *G. tenuirostris*) littéralement décimées entre 1990 et 2005, à titre d'illustration. Utilisé pour soigner le bétail, un traitement vétérinaire anti-inflammatoire non-stéroïdien (le Diclofénac) a causé la mort par empoisonnement de près de 25 millions de vautours en quinze ans (soit 97% des effectifs), principalement au Pakistan et en Inde (Green et al., 2004). Les répercussions d'ordre écologique et sanitaire ne se sont point fait attendre. En l'absence de système d'équarrissage industriel en Inde, l'amoncellement de cadavres d'ongulés domestiques a entraîné la propagation fulgurante et foudroyante de zoonoses tristement célèbres telles que la rage et la peste, vectorisées par d'autres charognards stricts ou facultatifs (e.g. insectes, rongeurs, chiens errants) (Ogada et al., 2012).

Les nombreux travaux de recherche et les programmes de conservation mis en place au cours de ces dernières décennies témoignent du caractère urgent et préoccupant de la situation des vautours à l'échelle mondiale, mais aussi de la volonté partagée par les chercheurs et les gestionnaires de mieux comprendre et protéger cette guildes fonctionnelle (Koenig, 2006). De l'interdiction d'employer du Diclofenac en Inde dès 2006 (Ogada et al.,

2012), à la restauration de populations par le biais de protocoles de reproduction en captivité (Negro and Torres, 1999) et de réintroduction en Europe (Terrasse et al., 2004), en passant par la gestion des ressources alimentaires (Anderson and Anthony, 2005; Gilbert et al., 2007; Meretsky and Mannan, 1999; Oro et al., 2008; Terrasse, 1985), diverses mesures de conservation des vautours sont menées à l'échelle mondiale pour soutenir les populations et tenter d'enrayer leur déclin. Au-delà de leurs effets bénéfiques, certaines mesures de gestion peuvent néanmoins constituer de véritables pièges évolutifs pour les vautours. C'est le cas du soutien alimentaire, pratique tout aussi répandue que controversée dans le monde de la conservation des oiseaux nécrophages stricts (Cortés-Avizanda et al., 2016; Piper, 2014).

2.3 Le soutien alimentaire : un piège évolutif pour les vautours?

De l'activité populaire de nourrissage (e.g. boules de graisse pour les oiseaux du jardin) aux projets de conservation d'espèces dans leur milieu naturel, le soutien alimentaire est une pratique largement répandue mais controversée (Robb et al., 2008). L'apport de nourriture permet de réduire les risques de carence voire de mortalité liés à l'appauvrissement des ressources alimentaires naturelles (e.g. végétation en dormance pendant la période hivernale). Il peut néanmoins engendrer des effets néfastes à court et long termes sur la faune sauvage, de l'échelle individuelle à populationnelle (Robb et al., 2008).

Principal facteur limitant des populations, les ressources alimentaires contrôlent la dynamique et la distribution géographique des populations. Ainsi, en modifiant la distribution et la prévisibilité spatio-temporelle de ces ressources dans l'environnement, l'apport humain de nourriture est susceptible de modifier les traits d'histoire de vie des individus, et à terme les paramètres démographiques et la dynamique des populations. En d'autres termes, le soutien alimentaire – et c'est là son principal objectif dans le cadre des sciences de la conservation – peut modifier la valeur sélective des individus, augmenter les taux de fécondité et/ou de survie, et influencer la distribution spatio-temporelle des populations visées (e.g. chez le Lynx Ibérique *Lynx pardinus*, López-Bao et al., 2010; et le Vautour percnoptère, Lopez-Lopez et al., 2014).

Depuis plusieurs décennies, on observe une dynamique positive de création de sites de soutien alimentaire pour les oiseaux nécrophages (en anglais, *supplementary feeding*

station (SFS)), communément désignés par l'expression populaire « restaurants pour vautours ». C'est à la fin du 20^{ème} siècle, suite aux expériences pionnières menées en Europe et en Afrique dans les années 1960 (Bijleveld, 1974), que les SFS se démocratisent à l'échelle mondiale (Terrasse 1985; Meretsky and Mannan, 1999; Gilbert et al. 2007) pour tenter d'enrayer le déclin des oiseaux nécrophages. Cette pratique de gestion a été encouragée par l'avènement de normes sanitaires stricts (e.g. fermeture de charniers avec l'apparition de l'encéphalopathie spongiforme bovine en Europe; Oro et al., 2008), des empoisonnements (Gilbert et al., 2007; Meretsky and Mannan, 1999; Terrasse, 1985), ou encore de l'insuffisance des ressources alimentaires naturelles (Meretsky and Mannan, 1999).

Le soutien alimentaire est néanmoins très controversé compte tenu des conséquences délétères observées à l'échelle de l'individu (e.g. chez les vautours percnoptères ; García-Heras et al., 2013), de la population (e.g. diminution des taux de reproduction et de survie chez le Gypaète barbu, Carrete et al., 2006; Oro et al., 2008) ou de la communauté (augmentation du taux de prédation des oiseaux nicheurs au sol à proximité des SFS, Cortés-Avizanda et al., 2009). Il a également été démontré que les SFS peuvent promouvoir l'émergence de comportements de compétition intra- et inter-spécifiques, au détriment des individus immatures (e.g. chez le vautour fauve, Duriez et al., 2012) et des espèces non dominantes de par leur taille, leur degré de sociabilité ou d'agressivité (e.g. chez le Vautour percnoptère, Cortés-Avizanda et al., 2013). En cas de dépendance à ce type de ressources gérées par l'Homme, l'interruption soudaine d'apport alimentaire peut d'autre part avoir de lourdes conséquences sur les populations de vautours (Donázar et al., 2009b), à l'instar d'une modification de leur régime alimentaire (Donázar et al., 2010) voire d'une hausse de la mortalité (Martínez-Abraín et al., 2012).

De récentes études attirent l'attention quant au risque d'altération du comportement naturel de recherche alimentaire des vautours dans un contexte de gestion anthropique des ressources (Phipps et al., 2013; Kane et al., 2016). En modifiant les comportements naturels des individus, le soutien alimentaire peut en outre représenter un piège évolutif dès lors qu'il est mis en place pour des espèces nécrophages ayant évolué - et donc développé des adaptations spécifiques - pour rechercher des carcasses par essence éphémères et imprévisibles (Ruxton and Houston, 2004; Campbell, 2015). Augmenter la prévisibilité des

ressources alimentaires pourrait faire émerger des comportements routiniers susceptibles de créer une dépendance alimentaire chez les individus.

2.4 Prospection alimentaire chez les vautours : quelle(s) stratégie(s) ?

De nombreux questionnements demeurent quant aux stratégies mises en place par les vautours pour rechercher des carcasses, ressources par essence éphémères et imprévisibles dans l'environnement (Campbell, 2015; Ruxton and Houston, 2004). L'étude de leurs comportements de prospection alimentaire dans le contexte actuel des changements globaux, et notamment en cas de modification du paysage en termes de disponibilité et de prévisibilité des ressources induites par le soutien alimentaire, est primordiale pour mieux comprendre l'écologie des vautours et adapter les mesures de conservation auxquelles nous les soumettons.

2.4.1 APPROVISIONNEMENT LOCAL

A l'instar de nombreuses espèces coloniales (e.g. insectes, Holway and Case, 2000 ; oiseaux marins, Patrick et al., 2014; Pinaud and Weimerskirch, 2005 ; mammifères, Kramer and Nowell, 1980; Massardier-Galatà et al., 2017; McAleer and Giraldeau, 2006 ; dont les humains, Houston, 2011), certaines espèces de vautours de l'Ancien Monde présentent un comportement de type « approvisionnement à partir d'un lieu central » (*central-place foraging*) (e.g. Vautour fauve, Xirouchakis and Andreou, 2009; Vautour moine, Carrete and Donazar, 2005; Gypaète barbu, Donazar et al., 1993). Cette stratégie se caractérise par des mouvements de prospection alimentaire répétés à partir et vers un site central (Orians and Pearson, 1979), en l'occurrence la colonie ou le site de nidification en période de reproduction.

La théorie de l'approvisionnement optimal prédit que les consommateurs sont supposés maximiser le gain net d'acquisition des ressources (i.e. le rapport (énergie gagnée – énergie perdue)/temps de prospection et de manipulation des ressources) en concentrant leurs efforts de recherche à proximité de la colonie puisque l'énergie requise pour le transport des ressources collectées augmente avec la distance à parcourir (Andersson, 1978).

2.4.2 STRATEGIES DE RECHERCHE ALIMENTAIRES HYPOTHETIQUES

Plusieurs hypothèses ont été avancées quant aux stratégies de recherche alimentaire des vautours (Encadré 2, pages 30 et 32). Contrairement aux vautours du Nouveaux Monde, qui

sont dotés de bonnes capacités olfactives (Potier, 2016), les vautours de l’Ancien Monde ont développé une vision nettement supérieure à celle de l’Homme, leur permettant de détecter la présence de carcasses à de grandes distances.

Stratégie ‘post-prospection’ : le recrutement local

Le comportement de « recrutement local » (*local enhancement*) est décrit dès 1859 chez le Vautour fauve en Afrique du Nord (Tristram, 1859). Plus d’un siècle plus tard, cette stratégie est décrite chez deux espèces de vautours du Nouveau Monde, l’Urubu noir (*Coragyps atratus*) et l’Urubu à tête rouge (*Cathartes aura*) (Buckley, 1996). Dès lors qu’un individu découvre une carcasse, ce dernier décrit des cercles au-dessus du lieu de sa découverte. Cela va attirer ses congénères en prospection dans les environs. Ainsi, les vautours recrutés prennent la direction du découvreur et, à la manière d’une réaction en chaîne, la taille du groupe exécutant la ‘danse’ s’accroissant et devenant donc plus facilement détectable à large distance, les individus affluent progressivement de toutes parts. En diffusant de l’information à moyenne/large échelle spatiale, ce comportement de recrutement agit tel un signal permettant aux individus recrutés d’augmenter leur efficacité de prospection. Le recrutement local n’est pas une stratégie de recherche alimentaire à proprement parler puisqu’il intervient à l’issue de la découverte d’une source de nourriture. Il s’agit davantage d’une stratégie post-prospection qui augmente l’efficacité de la prospection en jouant le rôle d’amplificateur. Ce type de comportement est également observable chez d’autres espèces coloniales à l’instar de l’Hirondelle de rochers (*Hirundo pyrrhonota*) (Brown, 1988) et de plusieurs espèces d’oiseaux marins (e.g. Albatros à sourcil noir (*Thalassarche melanophrys*), Silverman et al. 2004 ; Fou du Cap (*Morus capensis*), Thiebault et al., 2014).

Stratégie individuelle: les déplacements routiniers

Un déplacement est considéré routinier dès lors qu’il implique une répétition, temporelle ou spatiale, de visites plus régulièrement qu’attendu par hasard, en réponse au degré de prévisibilité du taux de renouvellement des ressources énergétiques disponibles dans l’environnement, ou en synchronie avec les cycles naturels à l’instar du rythme nyctéméral (i.e. alternance jour/nuit). Diverses activités peuvent induire un comportement de routine. Dès lors qu’une ressource est renouvelable ou réutilisable, un animal est susceptible de s’y rendre de façon récursive.

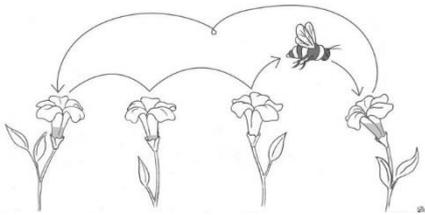
Encadré 2. Stratégies de prospection alimentaire (1)

Stratégies individuelles

Prospection aléatoire: l'individu prospecte son environnement au hasard, de façon opportuniste.

Prospection routinière :

1) à l'échelle spatiale : l'individu visite de façon répétée, suivant des séquences ordonnées, des sites où la probabilité de trouver une ressource est la plus grande.



Le terme anglais "*traplining*" désigne la version la plus stricte ce comportement routinier, décrite depuis plusieurs décennies chez certaines espèces de mammifères (e.g. chiroptères, Lemke, 1984), primates, Garber, 1988), d'oiseaux (e.g. colibris, Tello-Ramos et al., 2015) et d'insectes (e.g. abeilles, Janzen, 1971; Lihoreau et al., 2013; Saleh and Chittka, 2007) qui visitent des séquences ordonnées d'inflorescences au rythme de leur production nectarifère.

2) à l'échelle temporelle : l'individu visite certains sites de façon périodique, c'est-à-dire à intervalle de temps régulier. Les organismes ajustent le timing de leurs mouvements de récursion sur le timing régulier de facteurs environnementaux tels que la fréquence de renouvellement des ressources fourragères (Bar-David et al., 2009) ou les cycles jour/nuit (Li et al., 2012; Riotte-Lambert et al., 2013) .

Ces deux types de comportement routinier impliquent la mémorisation et l'utilisation de connaissances personnelles relatives à l'environnement. Il s'agit d'une stratégie individuelle basée sur les expériences passées. La valeur adaptative de cette stratégie comportementale est d'autant plus grande que la prévisibilité spatio-temporelle de l'environnement est importante.

Il est en outre possible d'observer des comportements routiniers dirigés vers le dortoir de l'individu, son site de reproduction (e.g. chez la Grande Outarde (*Otis tarda*), Alonso et al., 2000), un site d'alimentation (e.g. chez l'éléphant, English et al., 2014) ou un point d'eau (e.g. chez l'Ane sauvage d'Asie (*Equus hemionus*), Giotto et al., 2015 ; le Zèbre des plaines (*Equus burchellii*), Courbin et al., 2017), ou lors de l'établissement d'un domaine vital (Börger et al., 2008). Dans le cadre de l'approvisionnement en nourriture, la prévisibilité des ressources alimentaires peut être utilisée par les organismes pour ajuster la fréquence de leurs excursions aux sites les plus profitables en termes de gain énergétique.

Se comporter de façon routinière implique l'existence de processus cognitifs tels que l'apprentissage et la mémorisation spatiale (Fagan et al., 2013). La valeur adaptative du comportement routinier s'accroît avec le niveau de prévisibilité spatio-temporelle de la disponibilité des ressources alimentaires. Il devient ainsi avantageux pour un individu de mémoriser la localisation des sites les plus fréquemment approvisionnés, et/ou en plus grande quantité ou de meilleure qualité, pour y revenir préférentiellement.

(1) A l'échelle temporelle : les déplacements périodiques

A l'échelle temporelle, un comportement est considéré routinier dès lors qu'un site est visité de façon répétée à intervalle de temps régulier, c'est-à-dire périodiquement, en réponse à un (des) facteur(s) périodique(s) (Bar-David et al., 2009; Riotte-Lambert et al., 2013) (Encadré 2(1), p30). Courbin et al. (2017) montrent que l'adoption de déplacements périodiques peut constituer une stratégie comportementale anti-prédatrice. Ainsi, les auteurs montrent que les déplacements des zèbres des plaines à un rythme nyctéméral (donc routinier) permettent aux individus de limiter le risque de faire de 'mauvaises rencontres'.

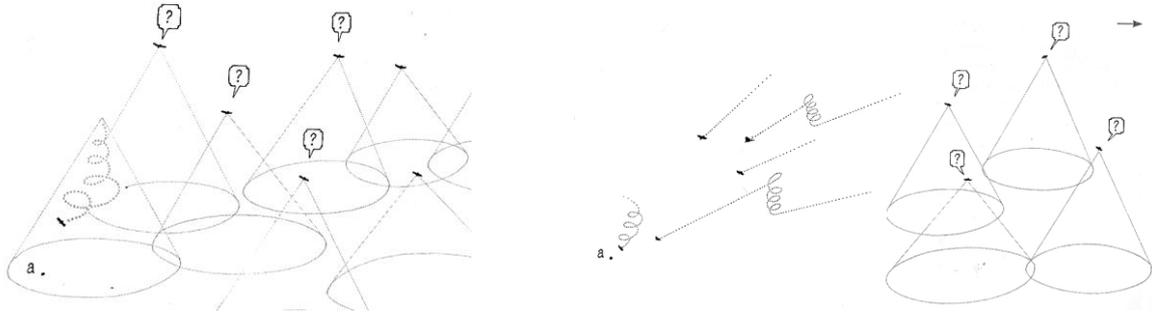
(2) A l'échelle spatiale : le 'traplining'

Un comportement peut également être considéré routinier dès lors que des mouvements de récursion sont observés à l'échelle spatiale, sous la forme de séquences répétées et ordonnées de visites à différents sites. Le terme '*traplining*' désigne cette stratégie de prospection basée sur les connaissances et l'expérience de l'individu, par analogie aux trappeurs qui vérifient leurs pièges (*trap*) en empruntant un itinéraire fixe (*line*)

Encadré 2. Stratégies de prospection alimentaire (2)

Stratégies sociales

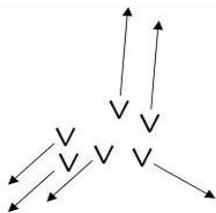
Recrutement local : lorsqu'un vautour découvre une carcasse, ce dernier décrit des cercles puis perd progressivement de l'altitude pour atteindre le site. Les individus à proximité sont attirés par ce signal comportemental, et exécute à leur tour ces déplacements. Cette réaction en chaîne permet la diffusion de l'information aux conspécifiques à moyenne distance, augmentant ainsi leur efficacité de prospection (Buckley, 1996; Silverman et al., 2004; Thiebault et al., 2014) (Source des illustrations : Déom, 2008).



Hypothèse du centre d'information : obtention d'informations passivement partagées par un individu de retour d'un site d'alimentation, à la colonie ou au dortoir collectif. Les conspécifiques ont alors tendance à suivre cet individu 'informé' lorsqu'il quitte à nouveau la colonie puisqu'il existe une forte probabilité qu'il retourne sur le site précédemment visité (Harel et al., 2017). Cette stratégie présente une valeur adaptative lorsque la ressource est disponible suffisamment longtemps pour permettre plusieurs allers-retours à la colonie (Richner and Heeb, 1995).

Hypothèse du centre de recrutement : partage actif d'information pour recruter assez de congénères pour tirer les bénéfices de l'alimentation en groupe (Richner and Heeb, 1996).

Prospection en réseau: structuration spatiale de déplacements synchronisés tels que les individus maintiennent entre eux une distance suffisamment grande de façon à couvrir une grande surface de recherche mais assez petite pour maintenir un contact visuel. Stratégie de prospection sociale basée sur le **transfert actif d'information** entre les individus (Wittenberger and Hunt, 1985; Deygout et al., 2010; Thiebault et al., 2014).



(Thomson et al., 1997). Ce terme est mentionné pour la première fois en 1971 (Janzen, 1971) pour désigner le comportement de fourragement d'Abeilles à orchidées (ou abeilles euglossines) respectant un plan de vol précis de façon à visiter les mêmes plantes dans un ordre défini et de façon répétée. Du point de vue de la théorie de l'approvisionnement optimal, le *traplining* est une stratégie optimisant l'équilibre coût/bénéfice en fonction d'un niveau seuil de prévisibilité spatio-temporelle de la ressource alimentaire. Le cas échéant, la distance parcourue et le temps investi dans la phase de prospection sont minimisés (puisque le trajet est optimisé et s'apparente au chemin le plus court), et le gain énergétique est maximisé (puisque la probabilité de trouver des ressources régulièrement renouvelées est élevée).

Stratégie sociales

Plusieurs hypothèses sont débattues quant à l'utilisation et au transfert passif et/ou actif d'information sociale chez les vautours de l'Ancien Monde et du Nouveau Monde (Encadré 2(2), p32). L'apparition soudaine de vautours dans le ciel et le rassemblement d'un grand nombre d'individus autour d'une carcasse dans un laps de temps limité suscitent depuis longtemps de nombreuses interrogations (Tristram, 1874 dans Houston, 1974). Le recours à des stratégies sociales de prospection alimentaire est susceptible d'avoir été favorisé par les bénéfices tirés de l'alimentation en groupe (e.g. accès aux organes internes et aux muscles des cadavres d'ongulés facilité par la participation des congénères qui déchirent les cuirs en tirant la peau de toutes parts avec leurs becs acérés). De récents travaux suggèrent que l'efficacité des stratégies sociales dépend des conditions environnementales locales telles que les patrons de disponibilités des ressources alimentaires (Harel et al., 2017: test de l'hypothèse du centre d'information chez les vautours fauves en Israël) et la densité locale des congénères (Deygout et al., 2010: test de la stratégie de prospection en réseau).

2.5 De fortes contraintes de déplacements

Utilisant la technique du vol à voile, les vautours sont capables d'exploiter les ascendances thermiques et orographiques disponibles dans leur environnement de façon à parcourir de longues distances avec un très faible coût énergétique (e.g. chez le Vautour fauve, Duriez et al., 2014). Si les conditions aérologiques et météorologiques le permettent, les individus peuvent voler plusieurs heures durant sans se poser (Chapitre 4, Article 2).

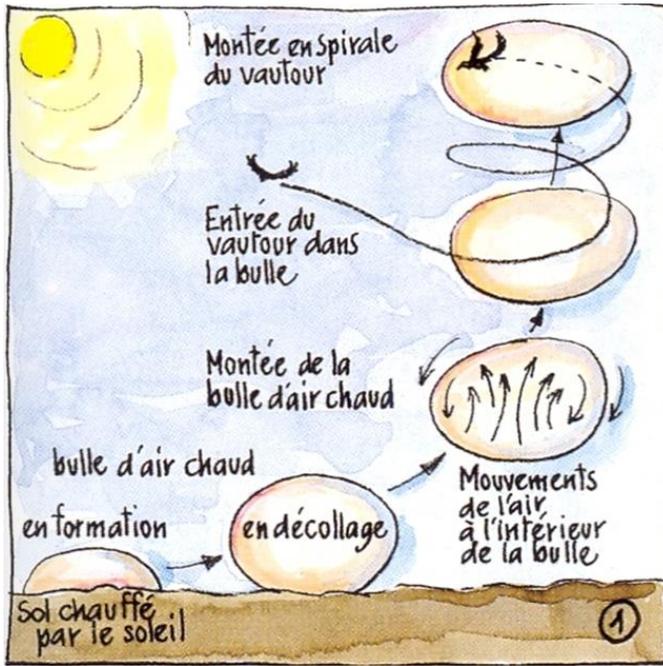


Figure 3.1. Principe de formation des ascendances thermiques. Au contact de la surface du sol chauffée par le soleil, l'air froid se réchauffe et s'élève sous forme de bulle d'air chaud.

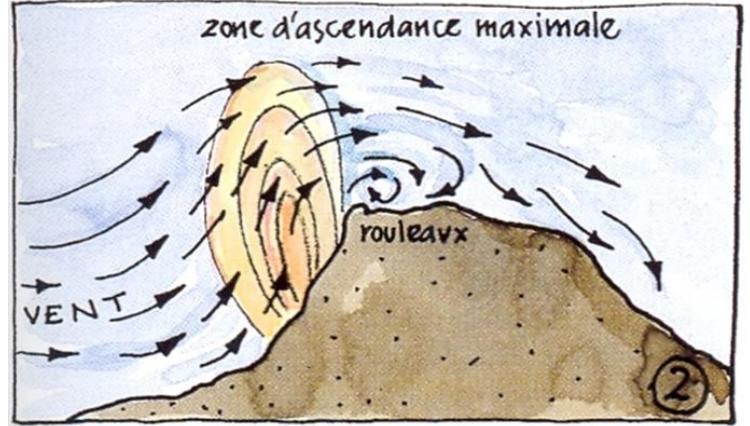


Figure 3.2. Principe de formation des ascendances orographiques. A la rencontre d'un obstacle, ici un relief montagneux, le vent s'élève dynamiquement le long de la pente. Source des illustrations : Mouze 1998

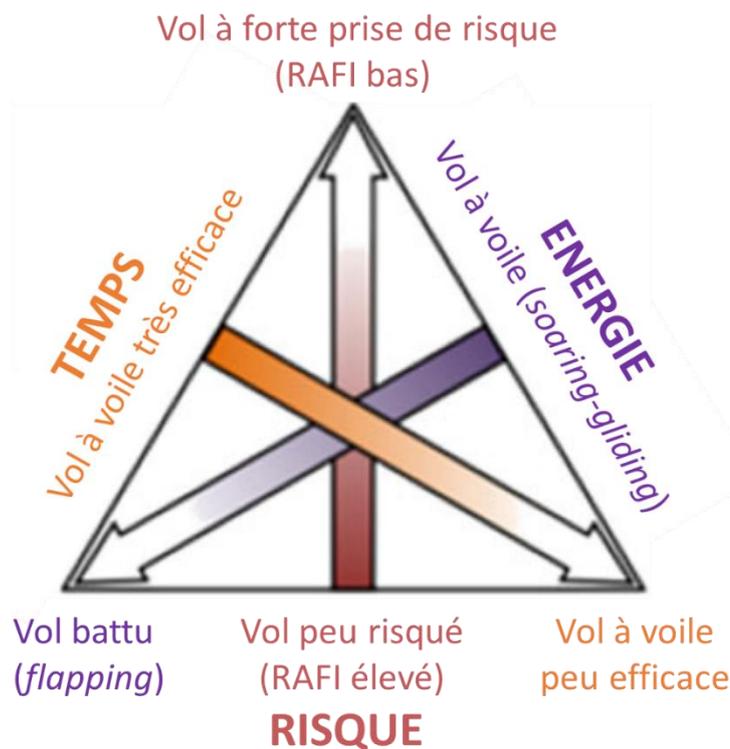


Figure 4. Représentation triangulaire du compromis de minimisation du temps, de l'énergie et du risque chez les oiseaux pratiquant le vol à voile, à l'instar du Vautour fauve. Chacune de ces trois composantes est estimée par l'efficacité du vol à voile, le vol battu, et l'indice de prise de risque en vol (RAFI, Risk-aversion flight index; Horvitz et al. 2014), respectivement. Les flèches représentent les gradients de minimisation de chaque composante (de la meilleure à la moins bonne minimisation, du plus foncé au plus clair). Meilleure minimisation du temps : l'individu pratique le vol à voile très efficacement ce qui résulte en une vitesse moyenne de vol plus rapide. Meilleure minimisation de l'énergie : l'individu pratique le vol à voile sans battre des

ailes. Meilleure minimisation du risque : le vautour plane relativement lentement entre les thermiques (RAFI élevé, proche de 1).

A la manière d'ascenseurs, les masses d'air chaudes soulevées au contact de la surface du sol réchauffée (géothermie ou « vol thermique » ; Figure 3.1), ou les courants dynamiques créés lors de leur rencontre avec un obstacle ou un relief (orographie ou « vol de pente » ; Figure 3.2), permettent aux vautours de gagner de l'altitude sans dépenser d'énergie. A compétences égales pour localiser les ascendances thermiques, les individus non expérimentés (âgés de moins de cinq ans) pratiquent un vol à voile moins efficace – et donc plus énergivore – comparativement aux adultes qui décrivent des spirales optimales à l'intérieur des thermiques (Harel et al., 2016b). Chez les grands planeurs tels que les vautours, c'est le vol battu, principalement utilisé lors des phases de décollage et d'atterrissage, qui requiert d'importantes ressources énergétiques (Duriez et al., 2014; Norberg, 1996). La dépendance du vol à voile aux conditions environnementales place les vautours face à un véritable compromis de minimisation du temps investi, de l'énergie dépensée et du risque encouru lorsqu'ils s'engagent dans un déplacement (Chapitre 5, Article 3 ; Figure 4).

2.6 Problématiques et questions abordées dans ma thèse

Dans le cadre de mon doctorat, j'ai choisi d'étudier les stratégies de déplacements des vautours fauves et les processus en jeu dans les prises de décision individuelles en adoptant une approche mécaniste multi-sites et multi-échelles.

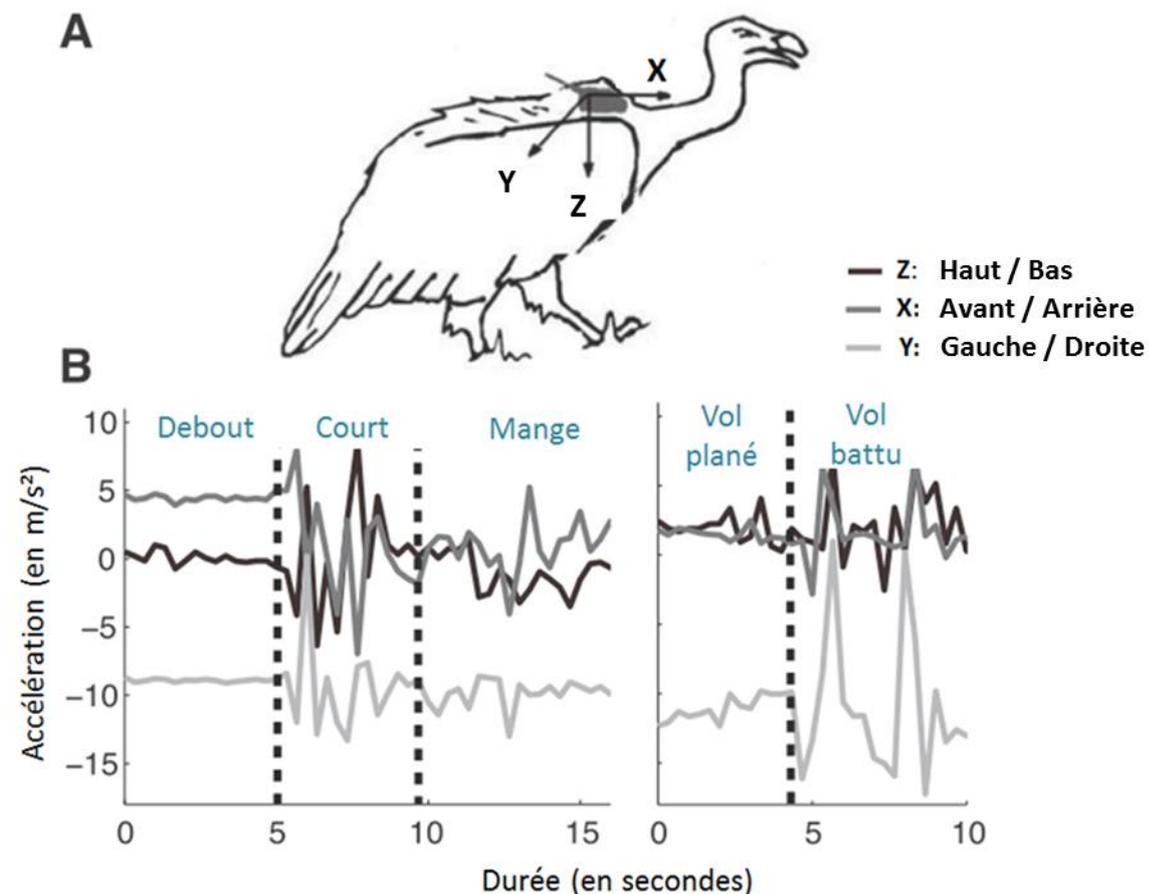
La première question soulevée se situe à l'interface entre écologie comportementale et biologie de la conservation : **Le soutien alimentaire représente-t-il un risque de piège évolutif chez une espèce nécrophage stricte comme le Vautour fauve ?** (Chapitre 3, Article 1). J'ai choisi d'aborder le risque de piège évolutif auquel peuvent être confrontés les vautours face à la modification des paysages et des dynamiques naturelles des ressources biotiques et abiotiques, induite par un outil de conservation tout aussi répandu que controversé. En utilisant des outils méthodologiques récents basés sur des analyses de Fourier et des analyses d'entropie conditionnelle, j'ai tenté de répondre aux questions suivantes : En augmentant la prévisibilité spatiale et temporelle des carcasses, le soutien alimentaire crée-t-il une dépendance comportementale chez les vautours fauves installés sur le territoire ? Le cas échéant, les individus adoptent-ils des comportements stéréotypés vis-à-vis des sites d'équarrissage naturels à l'échelle temporelle (i.e. périodicité des visites sur ces sites) ? et/ou à l'échelle spatiale (i.e. recours à une stratégie de prospection de type *traplining*) ?

Encadré 3. Principes de l'accélérométrie

Montre-moi ton ACC, je te dirai ce que tu fais...

Les postures et le niveau d'activité d'un individu peuvent être mesurés grâce à un accéléromètre, dispositif intégré à certaines balises GPS. L'accéléromètre mesure les accélérations du corps d'un organisme dans un plan tridimensionnel. A chaque **classe de comportements** peut dès lors être associée une **signature accélérométrique** particulière.

L'intérêt majeur de ce système est d'**inférer les comportements d'individus sauvages** équipés de GPS, à partir des données accélérométriques enregistrées, sans observation directe.



A. Principe du fonctionnement d'un accéléromètre à trois axes. **B.** Exemples de signatures accélérométriques caractéristiques de différents types de comportements d'un vautour équipé d'un GPS/ACC. *Source: Nathan et al. 2012 (modifications et traduction : J. Fluhr)*

La deuxième étude s'inscrit pleinement dans le paradigme de l'écologie du déplacement proposé par Nathan et al., (2008). J'ai utilisé une approche comparative entre deux sites contrastés en termes de gestion des ressources alimentaires et des conditions environnementales pour tenter de répondre à la question suivante : **Par quels facteurs internes et externes les décisions de déplacements des vautours fauves sont-elles influencées, et à quelle(s) échelle(s) ?** (Chapitre 4, Article 2). En combinant des données spatiales (positions GPS), accélérométriques (Encadré 3, Annexe 1 p167) et environnementales, j'ai cherché à caractériser les comportements de vol et d'alimentation de vautours fauves adultes issus de populations distinctes (Grands Causses et Pyrénées), puis à établir leur budget-temps énergétique. J'ai également étudié l'influence du statut de reproduction de l'individu, de la prévisibilité des ressources alimentaires, et des conditions aérologiques locales sur les prises de décision individuelles observables dans les patrons de déplacements des vautours à deux échelles spatio-temporelles: l'établissement des domaines vitaux saisonniers et les comportements journaliers de prospection alimentaire.

Dans l'étude menée en collaboration avec une équipe de recherche israélienne, nous avons tenté de répondre à la question suivante : **Quelles prises de décision face au compromis temps-énergie-risque à différentes échelles spatio-temporelles ?** (Chapitre 5, Article 3). Grâce à l'analyse de données GPS enregistrées à haute résolution temporelle sur des vautours fauves en France et en Israël, nous avons pu comparer les réponses comportementales des individus face au compromis de minimisation du temps investi, de l'énergie dépensée et du risque encouru au cours de leurs déplacements à trois échelles spatiales : migration, prospection alimentaire et vol sortant vs entrant de/vers la colonie. Dans l'objectif de mieux comprendre les processus en jeu dans les prises de décision comportementales des vautours, nous avons également évalué l'influence de facteurs internes (âge et statut de reproduction) et des conditions météorologiques sur les décisions comportementales individuelles.

Chapitre 2 : Espèce étudiée, Sites d'étude, Méthodes de capture, Suivi télémétrique et Analyse des déplacements

1 Le Vautour fauve (*Gyps fulvus*)

Avec une envergure variant entre 2,5 et 2,7 m pour une masse de 8 à 11 kg, le Vautour fauve est l'un des plus grands oiseaux d'Europe (Encadré 4, p38). Il possède une grande charge alaire (rapport entre la masse et l'aire de la surface alaire) ce qui en fait une espèce très contrainte pour pratiquer le vol plané. En d'autres termes, il faut des courants ascendants puissants pour permettre le vol plané des vautours fauves.

Le vautour fauve est l'espèce la plus sociale des quatre espèces de vautours européennes (les trois autres étant le Vautour percnoptère (*Neophron percnopterus*), le Gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*) et le Vautour moine (*Aegypius monachus*)). Les vautours fauves nichent en colonies, sur des falaises, avec parfois des nids espacés de quelques mètres seulement. Les événements d'alimentation (appelées « curées ») peuvent rassembler plusieurs dizaines, voire des centaines de vautours.

Le Vautour fauve ne produit qu'un seul jeune par an au maximum (Cramp and Simmons, 1982). Il ne pond qu'un seul œuf, entre fin décembre et fin février. L'œuf est couvé alternativement par les deux parents, qui partagent également les tâches d'élevage du poussin pendant quatre mois. Le poussin s'envole du nid en juillet-août mais il est encore nourri par les parents jusqu'en septembre-octobre. Les juvéniles montrent un comportement erratique pendant deux à trois ans avant de revenir nicher dans leur colonie de naissance pour la plupart d'entre eux (forte philopatrie). Les adultes sont sédentaires et demeurent autour des colonies toute l'année, bien qu'on puisse observer des déplacements erratiques ressemblant à des migrations altitudinales dans les Alpes (les vautours suivant les troupeaux sur les alpages).

Le Vautour fauve ne subsistait en France à l'état sauvage que dans les Pyrénées occidentales dans les années 1970, avec une quinzaine de couples en vallée d'Ossau (Leconte and Som, 1996). Il s'agissait de la bordure Nord de la grande population espagnole, qui comptait alors environ 2000 couples. Les premières actions de conservation ont consisté à

Encadré 4. Le vautour fauve

Sa carte d'identité

Systematique (Hablitz, 1783)

Famille: Accipitridés

Genre : *Gyps* ; Vautour de l'Ancien Monde ; **Espèce :** *fulvus*



Biométrie

Taille : 93-122 cm ; **Envergure :** 2.3-2.8 m déjà dit

Masse : 6.2-10.5 kg (mâle), 6.5-11.3 kg (femelle)

Caractéristiques clés

Habitat: niche en falaises

Régime alimentaire: nécrophage strict, se nourrit exclusivement de cadavres.

Besoins énergétiques : de 0.5 kg à 0.75kg de viande/ jour en période de reproduction.

Maturité sexuelle : 4-5 ans ;

Longévité : 40 ans (\pm 10 ans)

Comportements : grégaire, vit et s'alimente en large groupe d'individus.

Prospection alimentaire : approvisionnement central (*central-place forager*) à partir et vers la colonie ou le dortoir; recrutement local (*local enhancement*) lors de la découverte d'une carcasse; stratégies hypothétiques: déplacements au hasard, opportunistes *et/ou* routiniers basés sur des informations personnelles et l'expérience *et/ou* en réseau, basé sur le partage d'information avec ses conspécifiques, à la colonie ou en vol.

Vol : spécialiste du vol plané (descendant et ascendant), le vautour utilise l'énergie des ascendances thermiques et orographiques pour gagner de l'altitude et parcourir de larges distances à un moindre coût énergétique ; vole à 40 km/h en moyenne ; utilise le vol battu pour les phases coûteuses de décollage et d'atterrissage.

Statut de conservation : Préoccupation mineure (Liste rouge des espèces menacées en France, UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), 2016; Liste rouge mondiale, UICN, 2016).

protéger les sites de nidification des dérangements par la création d'une réserve naturelle, puis de développer un programme de nourrissage ainsi que des actions de communication et sensibilisation auprès du public et des chasseurs pour éviter les destructions. La population pyrénéenne a pu alors croître jusqu'à dépasser 800 couples en 2015, s'étendant chaque année davantage vers l'est de la chaîne, jusque l'Aude et les Pyrénées Orientales (Duriez and Issa, 2015).

Le Vautour fauve a été la première espèce de vautour bénéficiant d'un programme de réintroduction. La première opération de grande envergure a été menée en France, dans les Grands Causses, conjointement par les agents du Parc National des Cévennes et du Fonds d'Intervention pour les Rapaces (devenant en 1998 la Mission Rapaces de la Ligue pour la Protection des Oiseaux – LPO). Les relâchers ont été effectués entre 1981 et 1986 (61 oiseaux) et la première reproduction a eu lieu en 1982 (Terrasse et al., 1994). Depuis la population n'a cessé de croître et on dénombrait 540 couples en 2016.

Ce programme de réintroduction a été accompagné par la création de charniers destinés à rendre accessibles aux vautours des carcasses de bétail domestique, auparavant envoyés à l'équarisseur industriel. Depuis 1998, la législation française a décrété que les vautours étaient officiellement des équarisseurs naturels, et autorisaient de ce fait les éleveurs qui en feraient la demande à posséder une placette individuelle d'équarrissage naturel. La France a été pionnière dans ce domaine en permettant aux éleveurs de s'approprier l'espèce et de participer à la gestion de la population, retissant des liens ancestraux entre éleveurs et vautours (Morelli et al., 2015). La question de l'impact de ces charniers et placettes sur les comportements et la démographie des vautours reste néanmoins débattue, et constitue une partie centrale de mon travail de doctorat.

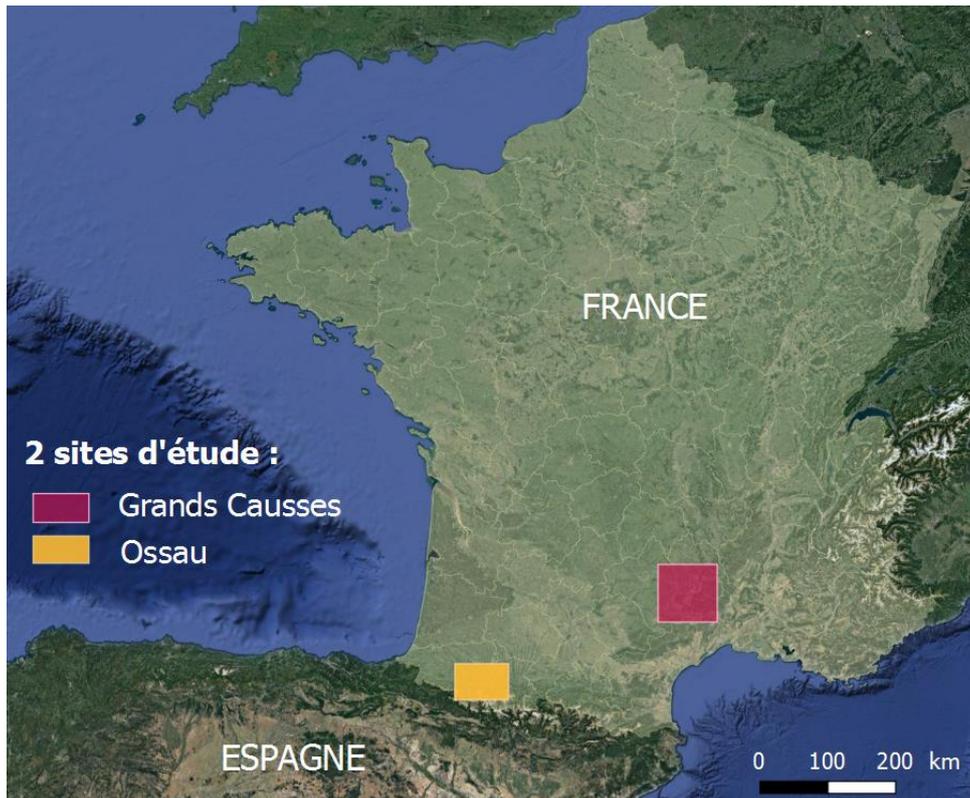


Figure 5. Deux sites d'étude français où sont suivis les vautours fauves.



Pelouses steppiques du Causse Méjean où pâturent les troupeaux d'ovins.



Vue sur les gorges du Tarn où nichent les vautours fauves.

Figure 6. Paysages des Grands Causses. Crédits photographiques : O. Duriez

2 Les sites d'étude : tout en contrastes

2.1 Une topographie et des conditions climatiques, météorologiques et aérologiques contrastées

2.1.1 LES GRANDS CAUSSES

Les Grands Causses, situés au sud du Massif Central (Figure 5), constituent un ensemble de plateaux calcaires aux allures de steppe culminant à 1 000 m d'altitude environ, et séparés d'impressionnantes gorges et falaises (Figure 6). Ce territoire a largement été façonné par la présence de populations humaines qui y pratiquaient l'élevage depuis le néolithique. Aujourd'hui, le pastoralisme extensif ovin occupe une grande superficie des Causses, les troupeaux de brebis pâturant de vastes étendues de pelouses sèches. Dans les « dolines », cuvettes naturelles au sol profond et humide, sont cultivés des fourrages et céréales. Les pelouses steppiques abritent une flore et une faune remarquables, en atteste la présence de nombreuses espèces d'orchidées, et d'insectes typiques tels que l'Oedipode des steppes (*Celes variabilis variabilis*), l'Acryptère caussenarde (*Acryptera microptera carpentieri*) ou encore l'Apollon (*Parnassius apollo*). Toutefois, la déprise pastorale menace l'ouverture de ces paysages, qui tendent progressivement à se refermer (Blanc, 2009). Les plateaux offrent également un territoire idéal pour les accipitridés qui nichent dans les gorges de la Jonte et du Tarn, tels que l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*), le Vautours fauve et le Vautour moine (*Aegypius monachus*). Les individus de ces deux dernières espèces utilisent les grandes étendues des Causses tout autour de leurs sites de reproduction à la recherche de cadavres de brebis (Terrasse et al., 2004).

Le climat des Grands Causses se situe à l'interface d'influences méditerranéenne et montagnarde (Cohen and Lecompte, 1985; Tableau 1, p44). Les étés sont marqués par d'importants épisodes de sécheresse, engendrant un déficit hydrique important. Contrairement au climat typiquement méditerranéen, la saisonnalité est davantage marquée du fait de l'altitude, en témoignent la pluviométrie plus importante qu'en plaine et la présence d'un manteau neigeux en hiver. Ce climat est propice à la création d'ascendances thermiques (Figure 3.1, p34), en particulier l'été lorsque la surface des plateaux caussenards est chauffée par le soleil. Le paysage aérologique des Causses se caractérise par le développement d'ascendances orographiques (Figure 3.2, p34) créées par l'élévation dynamique des courants



Vallée survolée par les vautours fauves.



Paysage hivernal en Vallée d'Ossau.

Figure 7. Paysages de la Vallée d'Ossau. Crédits photographiques : O. Duriez

Tableau 1. Comparaison des conditions météorologiques moyennes dans les Grands Causses et en Vallée d'Ossau. Valeurs calculées à partir des relevés mensuels enregistrés à Millau (Causses), à Pau et à Oloron (Ossau) de 1961 à 2010 (Source : Météo France).

Variables météorologiques	Millau (Causses)	Pau (Ossau)	Oloron (Ossau)
Température moyenne (°C)	10.9	13.5	12.9
Durée d'insolation (jours)	2157.6	1877.2	NR*
Hauteur de précipitations moyenne (mm)	731.6	1069.9	1495.6
Nombre moyen de jours avec hauteur de précipitations ≥ 5 mm	42.8	66.1	83.5
Vitesse du vent moyenné sur 10 minutes ($m.s^{-1}$)	4.9	2.4	1.5

*NR : non renseigné

d'air de pente lors de leur rencontre avec l'obstacle que constitue la topographie des gorges.

2.1.2 LA VALLEE D'OSSAU

La vallée d'Ossau est une vallée alluviale qui se situe dans les Pyrénées centrales (Figure 5), et s'étire sur environ 40 km depuis la frontière espagnole (Col du Pourtalet, 1 794 m) jusqu'à la plaine de Pau (400 m en moyenne), culminant au Palas (2 974 m). De par son étendue, elle rassemble une grande diversité d'entités paysagères (Figure 7). Des prairies de fauche et pâturées (dès le début du printemps avant l'estivage des troupeaux) occupent le fond de la vallée. Alors que les versants des reliefs alentours sont couverts de forêts de hêtres et de chênes caractéristiques de l'étage montagnard (500 à 900 m), les hauteurs de l'étage subalpin (900 à 1200 m) sont réservées aux alpages entretenus par la technique ancestrale de l'écobuage et par le pâturage, essentiellement ovin et bovin. Les « ports » désignent localement les plateaux d'altitude. Les falaises abruptes et les barres rocheuses intégrées dans le paysage sont le refuge privilégié de mammifères rupestres tels que l'Isard (*Rupicapra rupicapra*) et le Vespère de Savi (*Hypsugo savii*), et de grands vautours tels que le Gypaète barbu et le Vautour fauve.

La vallée d'Ossau est orientée Nord-Sud. Sa situation géographique, sur le versant Nord de la partie occidentale des Pyrénées, où se rencontrent le climat océanique (à l'Ouest), subocéanique (à l'Est) et subcontinental (au Sud), lui confère de grandes disparités de conditions météorologiques et aérologiques en fonction de l'altitude, de l'exposition des versants et de la situation par rapport aux vents dominants d'Ouest (Tableau 1). La topographie escarpée de la Vallée d'Ossau et celle des vallées voisines sont propices au développement d'ascendances orographiques créées par l'élévation des courants d'air de pente lors de leur rencontre avec l'obstacle que constitue le relief. L'avifaune (et les nombreux pratiquants du vol à voile dans la région) peuvent également profiter d'ascendances thermiques lorsque les conditions atmosphériques s'y prêtent.

Encadré 5. Dispositifs d'équarrissage naturel dans les Grands Causses

Ubi pecora, ibi vultures



Charnier collectif de Cassagnes (Causse Méjean), site de réintroduction des vautours fauves dans les années 1980. Un agent de la LPO Grands Causses dépose plusieurs cadavres de brebis sur le charnier.



Placette individuelle d'équarrissage naturel dans les Grands Causses. Dispositif officiellement mis en place en 1998 suite à un Arrêté ministériel reconnaissant le rôle d'équarrisseur naturel des vautours. Chaque éleveur impliqué est responsable de la gestion de sa placette.

Crédits photographiques : O. Duriez

2.2 Interactions vautours – élevage : des modes de gestion des ressources alimentaires contrastés

Les deux sites choisis pour notre étude sur les stratégies de prospection alimentaire des vautours fauves l'ont été car ils sont fortement contrastés en termes de gestion des ressources. Alors que dans la région des Grands Causses un réseau de sites d'équarrissage a été établi dans les années 1980 pour soutenir les individus relâchés, la population native pyrénéenne dépend principalement du pastoralisme extensif.

2.2.1 LES GRANDS CAUSSES

Dans le cadre du programme de réintroduction et de conservation des vautours fauves dans les Grands Causses, deux types de sites d'équarrissage (par commodité et cohérence avec les articles, j'emploierai l'acronyme anglais SFS pour *Supplementary Feeding Station* dans le reste du manuscrit) ont été mis en place par les gestionnaires du Parc National des Cévennes (PNC) et de la Ligue de Protection des Oiseaux (LPO), en collaboration étroite avec des éleveurs de la région. Les SFS collectifs (appelés également « charniers collectifs » (CFS) ; Encadré 5) concentrent sur trois sites dédiés les carcasses collectées dans les fermes alentours de façon régulière – quotidiennement à quelques jours d'intervalle. Ces sites procurent donc des ressources alimentaires de manière prévisible à la fois spatialement et temporellement. En parallèle, un réseau d'une centaine de placettes individuelles d'équarrissage naturel (IFS ; Encadré 5) a été déployé sur l'ensemble des Causses, diluant la concentration de carcasses dans l'espace mais aussi dans le temps. Chacune de ces placettes est gérée par un éleveur qui y dépose les cadavres des animaux de son cheptel. Les dépôts y sont nettement moins fréquents. De plus, ils se font de manière opportune, non régulière, et procurent donc des ressources prévisibles spatialement mais pas temporellement. La disponibilité alimentaire pour les vautours fauves est variable à l'échelle saisonnière, avec davantage de dépôts sur les charniers et sur les placettes en période d'agnelage. A titre d'exemple, 3,5 tonnes de carcasses étaient déposées mensuellement sur deux CFS (Cassagnes et Le Villaret) en été 2011, contre 4,4 tonnes de carcasses réparties sur 71 IFS. La quantité et la fréquence de dépôts varient aussi fortement entre les deux types de SFS. Alors que $2,9 \pm 1,8$ (moyenne \pm écart-type) carcasses étaient déposées tous les $1,0 \pm 0,8$ jours à chaque CFS en période estivale - rendant la ressource très prévisible dans l'espace et dans le temps -, seulement $1,0 \pm 0,9$ carcasses



Figure 8. Volière permanente dans les Grands Causses. *Crédit photographique : O. Duriez*



Figure 9. Pose de pièges de type « collets » pour capturer les vautours fauves en Vallée d'Ossau (Hiver 2013). *Crédit photographique : O. Duriez*



Figure 10. Volière temporaire camouflée à l'orée d'un bois pour capturer des vautours fauves en Vallée d'Ossau (Printemps 2015). *Crédit photographique : J. Fluhr*

étaient déposées sur chaque IFS tous les $29,4 \pm 19,1$ jours (i.e. un dépôt par mois en moyenne) - rendant la ressource alimentaire prévisible spatialement mais peu dans le temps.

2.2.2 LA VALLEE D'OSSAU

Le massif des Pyrénées abrite la dernière population native de vautours fauves en France. La Vallée d'Ossau – incluant la Réserve Naturelle Nationale d'Ossau (RNNO) gérée par le Parc National des Pyrénées (PNP) – accueille ainsi l'une des dernières colonies historiques de vautours fauves en France. A l'exception de dépôts occasionnels sur un charnier ouvert entre 1975 et 1995, les vautours nicheurs en Vallée d'Ossau ne dépendent pas – ou très peu - de pratiques anthropiques de gestion des ressources alimentaires. Depuis 2012, les vautours peuvent toutefois également s'alimenter sur les carcasses déposées sur une placette collective expérimentale regroupant 14 éleveurs de la vallée d'Ossau.

3 Les captures

Pour répondre aux questionnements soulevés dans la présente recherche, des sessions de capture de vautours fauves et de déploiement des récepteurs GPS ont été réalisées dans les Grands Causses (2010-2013) et en Vallée d'Ossau (2013-2015).

3.1 Captures dans les Grands Causses

38 vautours fauves adultes et 16 immatures ont été capturés dans les Grands Causses, entre 2010 et 2013. Avec l'aide et le soutien logistique des agents de la LPO Grands Causses, les individus ont été appâtés et capturés dans une volière construite sur le site de Cassagnes (Figure 8), un charnier collectif créé à l'époque du programme de réintroduction au milieu des années 80. L'ancienneté de ce site d'alimentation, sa localisation sur le Causse Méjean à proximité des colonies de vautours, et son approvisionnement fréquent et conséquent en termes de quantité hebdomadaire de carcasses disponibles, ont grandement facilité les sessions de captures. Grâce au suivi à long terme de la population de vautours fauves dans les Grands Causses par la méthode de Capture-Marquage-Recapture (CMR), il a été possible de sélectionner parmi les individus capturés ceux portant une bague du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris. Les 54 vautours équipés d'un récepteur GPS fixé au moyen d'un harnais (avant d'être relâchés sur le site de capture) sont ainsi tous d'âge et d'origine géographique connus puisque nés et bagués au nid dans les Grands Causses.

3.2 Captures en Vallée d'Ossau

Les sessions de capture en Vallée d'Ossau se sont avérées plus compliquées, malgré l'expertise et l'aide des agents du secteur d'Ossau du Parc National des Pyrénées. Il nous a fallu user de patience (15 sessions, entre 2013 et 2016) et de différents stratagèmes pour en capturer 19, grâce à un appâtage répété et la mise en place de pièges de type « collets » (Figure 9, p48). Sept individus supplémentaires ont été capturés en 2015, grâce à une volière construite temporairement et camouflée à l'orée d'un bois (Figure 10, p48).

4 Le suivi télémétrique

4.1 L'apport de la biotélémétrie

La biotélémétrie (ou *bio-logging*) représente un large champ d'application en écologie. Elle implique la mesure, l'enregistrement et le suivi de données géolocalisées, physiologiques (e.g. température corporelle, fréquence cardiaque), comportementales (e.g. profondeur de plongée, nombre de battements d'ailes), et/ou relatives aux conditions environnementales expérimentées par l'individu équipé (e.g. hygrométrie du milieu, température extérieure). L'objectif central de la biotélémétrie représente également son intérêt majeur : recueillir des informations sur les déplacements, les comportements, l'énergétique et la physiologie d'animaux sauvages dans leur milieu naturel, à distance et parfois en temps réel, tout en minimisant le dérangement. L'avènement de la biotélémétrie a permis aux scientifiques de s'immiscer dans la vie et l'intimité d'espèces difficilement observables compte tenu de leur discrétion ou de leur peur de l'Homme (e.g. sélection d'habitat chez la Pipistrelle commune (*Pipistrellus pipistrellus*), Nicholls and Racey, 2006), de leurs déplacements rapides (e.g. coût de la chasse chez le Guépard (*Acinonyx jubatus*), Laundre, 2014) ou en groupe (e.g. variabilité intra- individuelle du comportement de migration chez le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*), Eggeman et al., 2016), et/ou à large échelle (e.g. record de distance de migration chez la Sterne arctique (*Sterna paradisaea*), Egevang et al., 2010), ou de leur statut de conservation (Cooke, 2008).

Essentiel à l'appréhension et à la compréhension des mécanismes et processus clés en écologie (i.e. les interactions entre les individus et leur environnement, mais aussi les relations inter-individuelles intra- voire inter-spécifiques (dont celles avec l'Homme)), le recueil de

données biotéléométriques a représenté un véritable défi technologique dans les années 1970. La miniaturisation de l'électronique a permis de concevoir des équipements biotechnologiques élargissant le champ des possibles en matière de suivi des espèces. Des équipes de recherche orientent désormais leurs travaux en écologie spatiale sur des organismes de très petites tailles comme des oiseaux tels que les colibris ou encore d'insectes tels que les hyménoptères (e.g. chez les abeilles, Wikelski et al., 2010 ; et les odonates, Wikelski et al., 2006). Depuis les années 1980, marquées par le développement des balises satellitaires (Argos), les innovations technologiques n'ont cessé de rendre les équipements plus performants, augmentant entre autres la précision spatio-temporelle des suivis. Le GPS (*Global Positioning System*) a particulièrement révolutionné le suivi de déplacements animaux. Avec un même outil, il est devenu possible d'enregistrer les déplacements d'individus à différentes résolutions spatiales et temporelles, sur de petites ou de grandes étendues, sur de courtes ou longues durées (Benhamou, 2014). Equipés de capteurs miniatures embarqués (e.g. accéléromètre, magnétomètres), certains GPS permettent désormais d'inférer les comportements adoptés par les individus suivis ainsi que les conditions environnementales rencontrés au cours de leurs déplacements (e.g. température extérieure, profondeur de plongée).

Tableau 2. Résumé des données relatives aux vautours fauves suivis en France et en Israël utilisées dans les trois articles présentés dans le manuscrit de thèse.

	Article 1	Article 2		Article 3	
Site(s) d'étude	Causses	Causses	Ossau	Causses	Israël
Nb individus	15	15	17	8	53
Période	Eté 2011	2010-13	2014-16	Etés 2011-13	2008-11
Type données	Loc GPS*	GPS + ACC**		GPS	GPS + ACC
Résolution temporelle	1 loc / min	Eté : 1 loc / 1-5 min + ACC (20Hz) Hiver : 1 loc / 10-60 min		1 loc / 1-3 s	1 loc / 1-3 s + ACC (10Hz)

* Localisations GPS ; ** Données accélérométriques



Figure 11. Récepteur GPS de type UvA-BiTS déployé sur un vautour fauve capturé et relâché dans les Causses. 54 oiseaux ont ainsi été équipés entre 2010 et 2012 dans les Causses, et 26 dans les Pyrénées entre 2014 et 2016. Chaque récepteur pèse 50g, soit moins d'1/200^{ème} de la masse corporelle moyenne d'un vautour fauve. Il est muni de 4 panneaux solaires lui garantissant une grande autonomie de fonctionnement pour peu qu'il soit suffisamment exposé au soleil. Cette technologie nous a permis d'enregistrer l'emplacement des individus à un intervalle de 3 secondes à 15 minutes en été et de 15 à 120 minutes en hiver. *Crédit photographique : O. Duriez*

4.2 Suivi des vautours fauves

La durée de suivi des individus équipés varie de quelques semaines à plusieurs années (jusqu'à cinq ans, pour un individu originaire Grands Causses). Le dysfonctionnement et la perte du récepteur GPS sont les deux principales causes de l'interruption du suivi télémétrique. Il est néanmoins arrivé que plusieurs oiseaux soient retrouvés morts des suites d'une collision avec une éolienne ou avec une ligne électrique (*a priori* jamais du fait du harnais). Le tableau 2 résume les données utilisées dans les trois articles présentés dans ce manuscrit.

4.2.1. LES GRANDS CAUSSES

Les premiers vautours capturés dans les Causses ont été équipés de récepteurs GPS Technosmart, non solaires, permettant d'enregistrer jusqu'à une localisation par minute. Les données étaient téléchargées à distance par Bluetooth, avec une autonomie d'un an maximum. A partir de 2011, les vautours ont été équipés de nouveaux dispositifs développés à l'Université d'Amsterdam (GPS UvA-BiTS; Figure 11), munis de panneaux solaires pour recharger les batteries. Le taux d'échantillonnage a été ajusté en fonction du niveau de charge des batteries des récepteurs GPS, et était étroitement lié aux conditions météorologiques. Il est également possible d'activer un accéléromètre haute-fréquence 3D intégré au récepteur GPS pour mesurer l'accélération de l'individu, de façon à inférer la posture du corps et l'activité de l'oiseau (Encadré 3, p36). Les données enregistrées par le récepteur GPS ont été recueillies par le biais d'un réseau d'antennes interconnectées déployé dans les Gorges du Tarn et de la Jonte (Figure 12, p54). Ce système a permis de maximiser la probabilité de communication avec les récepteurs GPS, donc d'augmenter les chances de recueillir les données stockées. Centralisées vers une station de base puis automatiquement renvoyées au centre de traitement à Amsterdam, les données étaient consultables et téléchargeables sur une base de données en ligne.

4.2.1. LA VALLEE D'OSSAU

En Vallée d'Ossau, 26 individus – des immatures et des adultes, dont six d'âge connu – ont été équipés de récepteurs GPS UvA-BiTS entre 2013 et 2015. A l'instar du suivi dans les Grands Causses, l'emplacement de chaque individu équipé était enregistré à un intervalle d'une à 15 minutes en été, et de 15 à 120 minutes en hiver. Le système d'antennes, retiré des Grands Causses en 2014, a dès lors été déployé dans la Vallée d'Ossau (Figure 13, p54).

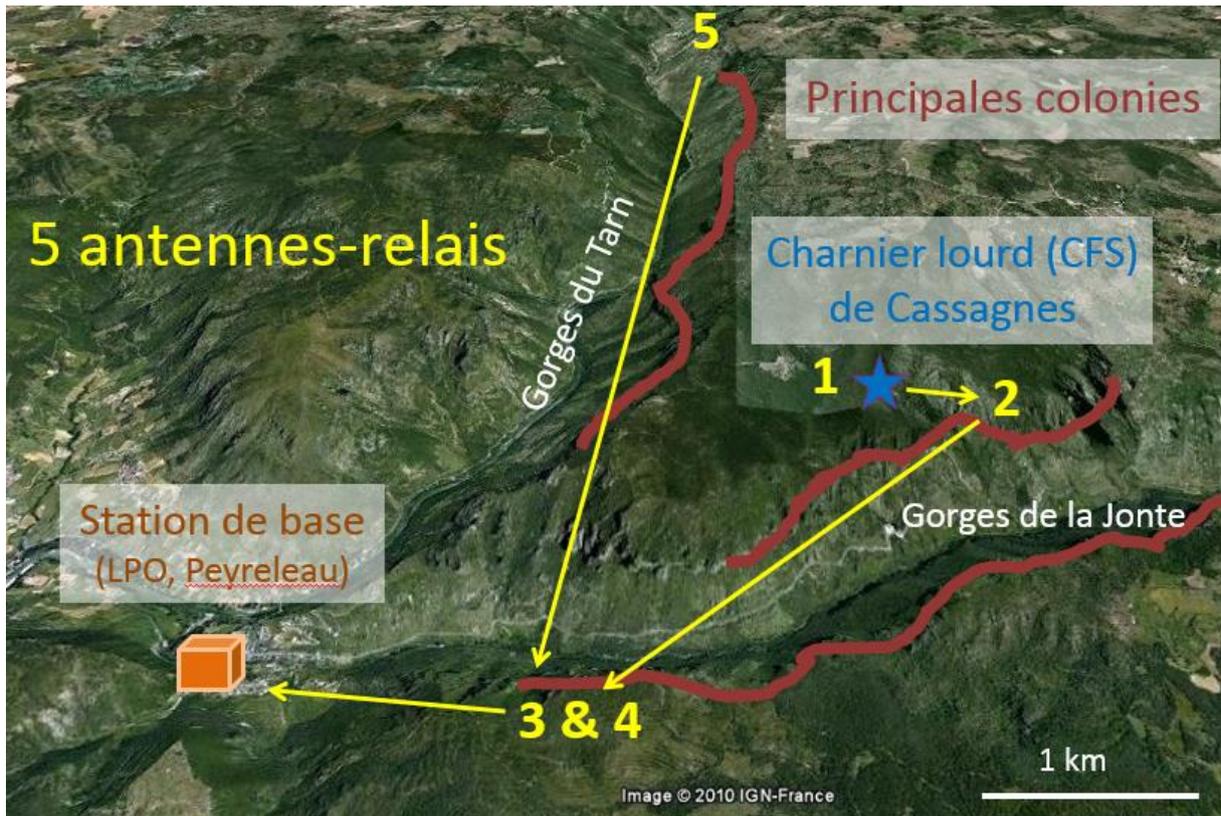


Figure 12. Réseau d'antennes interconnectées déployé dans les Gorges du Tarn et de la Jonte, dans les Grands Causses entre 2010 et 2013.



Figure 13. Réseau d'antennes interconnectées déployé en Vallée d'Ossau depuis 2014.

Crédit images : Google & IGN-France 2013

Chapitre 3: Evaluation du risque de dépendance à l'égard de ressources alimentaires prévisibles chez un nécrophage strict

Ce chapitre se situe à l'interface entre écologie comportementale et biologie de la conservation. Il a pour objectif d'apporter des réponses et des recommandations pratiques aux acteurs de la conservation en lien avec le soutien alimentaire et le risque de piège évolutif que peut représenter cet outil de gestion appliqué à une espèce nécrophage strict.

Résumé : Le soutien alimentaire peut représenter un piège évolutif dès lors qu'il est mis en place pour des espèces nécrophages ayant évolué - et donc développé des adaptations spécifiques - pour rechercher efficacement des carcasses d'animaux morts, ressources éphémères et imprévisibles par essence. Augmenter la prévisibilité des ressources alimentaires risquerait en outre de faire émerger des comportements routiniers susceptibles de créer une dépendance alimentaire chez les individus. En utilisant des méthodes récentes (analyses de Fourier, ondelettes et analyses basées sur l'entropie conditionnelle), nous avons évalué le niveau de routine comportementale dans les déplacements de vautours fauves (*Gyps fulvus*) suivis par télémétrie et s'alimentant principalement sur des carcasses d'ongulés domestiques déposées sur des sites d'équarrissage naturels (SFS). Globalement, les indices de routine des individus suivis sont bas. 10% seulement des SFS inclus dans le domaine vital d'un individu donné sont visités périodiquement, c'est-à-dire à intervalles de temps réguliers, tous les un à six jours, sur des durées variables. Plus le SFS est situé à proximité de la colonie, et plus la fréquence de dépôts de carcasses sur le site est élevée, plus grande est la probabilité que l'individu visite le SFS périodiquement. Les vautours ont également tendance à visiter de façon répétée des séquences ordonnées de SFS, et ce, plus souvent qu'attendu s'ils prospectaient leur environnement au hasard. Les niveaux de routine spatiale mis en évidence restent néanmoins bas. Nos résultats suggèrent que la gestion des ressources alimentaires par le biais d'un grand nombre de SFS individuels (IFS) n'interrompt pas substantiellement le comportement naturel de prospection alimentaire des vautours, alors que les SFS collectifs (CFS), fréquemment approvisionnés, tendent à augmenter artificiellement leur niveau de routine comportementale. Aussi, nous recommandons aux gestionnaires de préférer un système de dilution des ressources alimentaires dans l'environnement de façon à conserver le comportement opportuniste typique des vautours.

Mots clés : Recherche alimentaire, Périodicité, Comportement routinier, Stratégies de prospection, Soutien alimentaire, Vautours, *Gyps fulvus*.

Assessing the risk for an obligate scavenger to be dependent on predictable feeding sources

Julie Fluhr*, Simon Benhamou, Louise Riotte-Lambert¹, Olivier Duriez

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique –
Université de Montpellier, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

¹Present address: Institute for Biodiversity, Animal Health and Comparative Medicine,
University of Glasgow, Glasgow, G12 8QQ, Scotland

*Corresponding author: julie.fluhr@gmail.com

Article original publié dans la revue *Biological Conservation*

Fluhr, J., Benhamou, S., Riotte-Lambert, L. & Duriez, O. (2017) Assessing the risk for an obligate scavenger to be dependent on predictable feeding sources. *Biological Conservation*, **215**, 92–98. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2017.07.030>.

Note au lecteur : les annexes de l'article sont disponibles en annexe 2 du présent manuscrit p169.



Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/biocon

Assessing the risk for an obligate scavenger to be dependent on predictable feeding sources

Julie Fluhr*, Simon Benhamou, Louise Riotte-Lambert¹, Olivier Duriez

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique – Université de Montpellier, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Foraging
Gyps fulvus
 Periodicity
 Routine behaviour
 Searching strategy
 Supplementary feeding
 Vultures

ABSTRACT

For scavenging species that evolved to search for ephemeral and unpredictable resources, supplementary feeding may act as an ecological trap. Increasing food predictability may lead to the emergence of foraging routines liable to make individuals too dependent on human-mediated feeding. Using recent methodologies (Fourier, Wavelet and conditional entropy-based analyses), we investigated the degree of routine movement behaviour in a population of Eurasian Griffon vultures (*Gyps fulvus*) that mostly feed on livestock carrion provided at Supplementary Feeding Stations (SFS). Overall, the levels of routine behaviour were low. Only 10% of the SFS included within an individual's home range were periodically visited for some time, with a period ranging from 1 to 6 days. The closer a SFS to the nest and the higher the frequency of food supply, the more likely was a vulture to visit this SFS periodically. Vultures also tended to repeatedly visit some series of SFS more often than expected if they would forage at random, but the levels of routine remained relatively low. Our results suggest that the management of supplementary food through a network of numerous small SFS does not substantially disrupt the natural foraging behaviour of vultures, whereas large, frequently replenished SFS tend to artificially increase their level of routine. We thus recommend managers to preferentially rely on a system of dilution of carcasses across the environment to protect the opportunistic behaviour typical of wild vultures.

1. Introduction

By modifying the availability and attractiveness of resources (e.g. habitat, mate, food), ecological restoration projects and other management practices may lead animals into an evolutionary trap (Schlaepfer et al., 2002), likely to induce population declines (Fletcher et al., 2012). In particular, evolutionary traps can occur when humans modify the distribution or the predictability of food resources, resulting in resources that are more attractive than other despite they entail a reduced fitness (Robertson et al., 2013). A good example is provided by the habit of feeding passerine birds in cities (Robb et al., 2008). However, supplementary feeding is widely used as a conservation tool for many species of birds (Fasciolo et al., 2016; González et al., 2006; Robb et al., 2008) and mammals (López-Bao et al., 2010) whose productivities or individuals' survival is limited by food scarcity or quality (toxicity). Human-mediated feeding has been shown to bring benefits, such as an increase in survival and in the probability of settlement, but also drawbacks, such as the unnatural concentration of individuals likely to increase their vulnerability to risk of predation or spreading

infectious diseases (Anderson and Anthony, 2005; Piper, 2006; Robb et al., 2008; Thompson et al., 2008). The impacts of the artificial modification of the dynamics of food availability on wildlife remain poorly understood.

Carcass provisioning at supplementary feeding stations (SFS) is one of the most widespread but controversial practice in the conservation of avian obligate scavengers (Cortés-Avizanda et al., 2016; Piper, 2014), which are considered the most threatened functional guild among birds (Buechley and Şekercioğlu, 2016). It has been demonstrated that SFS can have negative effects at the individual level (e.g. attraction of individuals in poor body condition in Egyptian vulture *Neophron percnopterus*; García-Heras et al., 2013), at the population level (e.g. decrease in adult survival rate and productivity in bearded vulture *Gypaetus barbatus*; Oro et al., 2008) and at the community level (e.g. higher level of predation on ground-nesting birds near SFS (Cortés-Avizanda et al., 2009)). SFS may promote intra- and inter-specific competition to the detriment of immature individuals (Duriez et al., 2012) and shy species (Cortés-Avizanda et al., 2013). Moreover, the interruption of supplementary feeding could have disastrous

* Corresponding author.

E-mail addresses: julie.fluhr@gmail.com (J. Fluhr), simon.benhamou@cefe.cnrs.fr (S. Benhamou), louise.riotte.lambert@gmail.com (L. Riotte-Lambert), olivier.duriez@cefe.cnrs.fr (O. Duriez).¹ Present address: Institute for Biodiversity, Animal Health and Comparative Medicine, University of Glasgow, Glasgow, G12 8QQ, Scotland.<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2017.07.030>Received 15 April 2017; Received in revised form 11 July 2017; Accepted 24 July 2017
0006-3207/ © 2017 Elsevier Ltd. All rights reserved.

consequences like massive mortality due to starvation or change in diet if wildlife became dependent on it (Donazar et al., 2009).

Recent studies raised concerns about vultures altering their natural foraging behaviour in response to supplementary feeding, up to becoming dependent on it (Kane et al., 2016; Phipps et al., 2013). While scavengers have supposedly evolved to search for unpredictable resources in natural systems characterized by stochastic variations (Houston, 1974; Ruxton and Houston, 2004), SFS provide food in a spatially and possibly temporally predictable way. In a natural context, vultures are expected to rely mainly on public information provided by the behaviour of other individuals (Buckley, 1997; Harel et al., 2017; Prior and Weatherhead, 1991). However, in the presence of SFS, vultures may be led to rely more on personal, memory-based information to find food. Two theoretical studies (Deygout et al., 2009, 2010) showed that vultures might be more efficient to find carcasses by behaving routinely (visiting SFS in a specific and repeatable order) rather than by interacting with conspecifics to gain information about food location when the density of SFS across the landscape is low and/or the proportion of spatially predictable resources is high. These results lead to re-framing the question of the uncontrolled side effects of SFS on individual behaviour, of great concern from the conservation point of view as they may directly influence demographic parameters such as dispersal, reproduction and survival, and hence the viability of populations (Fielding et al., 2014; García-Heras et al., 2013; Robb et al., 2008). Thus, the level of dependence on SFS may be estimated through the behavioural routines they may induce, but this approach has received little attention from conservation biologists so far.

Routine movement behaviour involves movement repeatability, which can occur at the temporal or spatial levels, as a response to the predictability of resource renewal after a local depletion. Such predictability may be used by individuals for adjusting the timing of movement recursions, which are classically observed in animals performing home range behaviour (Bar-David et al., 2009; Benhamou and Riotte-Lambert, 2012), to the most profitable food patches. At the temporal level, routine behaviour implies that a given site is visited at regular intervals, i.e. periodically, as a response to periodic drivers (Bar-David et al., 2009; Riotte-Lambert et al., 2013). At the spatial level, routine behaviour implies that movement recursions take the form of repeated ordered sequences of visits to several sites (Riotte-Lambert et al., 2017).

The population of Eurasian griffon vultures (*Gyps fulvus*) in the Grands Causses (Southern France) is mostly supported by the management of livestock carcasses through a network of SFS, composed of 3–5 (depending on years) collective SFS (CFS) where food supply is highly predictable in time and space, and c. 100 individual SFS (IFS), managed directly by farmers, where food supply is more irregular in time. This context provides the opportunity for addressing whether routine foraging behaviour may be induced by such a carcass-supply management scheme in a wild scavenger. A previous study, based on a within-home range compositional analysis of habitat selection by GPS-tracked vultures, showed that CFS were preferentially selected compared to IFS in most seasons (Monsarrat et al., 2013). Here we used high resolution GPS tracks to estimate (1) to what extent a given SFS tends to be visited periodically by a given bird, using a method based upon Fourier and wavelet analyses of binary time series (Riotte-Lambert et al., 2013), and (2) the degree of routine movement in the sequences of visits to SFS, using a method based upon the computation of conditional entropy (Riotte-Lambert et al., 2017). We predicted that (1) CFS, where food is predictable both in space and time, should mainly structure the foraging behaviour of vultures; (2) the higher the frequency of food supply, inherent to the type of a SFS (CFS vs IFS), the higher its probability to be periodically visited by a vulture; (3) in accordance with the central-place foraging theory, vultures should prefer nearby feeding sites, hence not visiting the farthest SFS routinely, except if the net energy gain (e.g. at CFS) was higher than at nearest sites; (4) with a few CFS and numerous IFS, the overall carcass-supply

management scheme in the Grands Causses should prevent vultures to be highly routine-prone despite the existence of supplementary feeding.

2. Methods

2.1. Study area and GPS tracking

The study area, the “Grands Causses” region, southern France, is a semi-steppic landscape where sheep husbandry remains preponderant and where > 300 pairs of griffon vultures breed (Appendix A). Through the management of SFS, livestock mortality provides food resources for vultures (details in Monsarrat et al., 2013).

In the current study, we focused on 15 breeding individuals (8 males and 6 females, sexed by genetic analyses, and 1 undetermined), which were tracked using solar-powered UvA-BiTS GPS loggers (<http://www.uvabits.nl>; Bouten et al., 2012), attached with a non-abrasive Teflon harness. The data used here are a sub-sample of the GPS tracks used in Monsarrat et al. (2013). We focused on locations recorded with high-resolution (i.e. one GPS fix every minute) for two summer months (July–August 2011) to study the daily movements of vultures and their visits to SFS in detail.

2.2. Visits of vultures to feeding stations

In 2011, carcasses could be legally supplied at two CFS (≈ 3.5 tons of carcasses monthly supplied in summer) and 71 IFS (≈ 4.4 tons of carcasses monthly supplied in summer) (Appendix A). Hence, food availability greatly varied between both types of SFS. In summer, 2.9 ± 1.8 (mean \pm SD) carcasses were provided every 1.0 ± 0.8 days at a CFS, making resources spatially and temporally predictable, whereas at an IFS, 1.0 ± 0.9 carcasses were provided every 29.4 ± 19.1 days, making food predictable in space but not so in time. This constituted a quasi-experimental framework to test our hypothesis that vultures' foraging behaviour should be influenced by the predictability of resources in space and time.

We considered that a vulture visited a SFS when it came within 1 km (in the horizontal plane) of this site, a distance at which a vulture should be able to identify a livestock carcass (based on Fischer, 1969's estimate of visual resolution of 120 cycles per degree). We pooled the SFS whose 1-km radius buffers overlapped. All the birds we tracked behaved as central-place foragers, as they were feeding offspring that remained at nests in the canyons harbouring the main colonies (Appendix A). Canyons furthermore generate good thermal and orographic updrafts that are used preferentially by soaring birds (Treep et al., 2015). We therefore excluded 16 SFS (one CFS and 15 IFS) located within a 1-km buffer along the canyons that harbour the colonies, as vultures were likely to fly back and forth to their nests along these canyons for reasons of aerology, irrespective of the potential presence of food.

2.3. Analyses of periodicity of visits

We looked for a possible periodic use of SFS by vultures (Fig. A.1) using a method involving Fourier and wavelet analyses of binary time series (Riotte-Lambert et al., 2013; Appendix B). For each individual and each SFS visited at least three times, we built up a 62-day binary time series by attributing a ‘1’ if the vulture visited the SFS and ‘0’ otherwise for each day of July and August, and computed its Fourier spectrum (example in Appendix B.1.). Statistically significant periodicities in Fourier spectrums were then detected using permutation tests, irrespective of the duration of the time for which this periodicity was expressed. To consider only periodicities that are biologically significant, series showing a statistically significant (at $p = 0.05$) periodicity on the Fourier spectrum were not considered as really periodic when the periodicity was expressed for less than twice the detected period, as revealed by the wavelet spectrum (example in Appendix

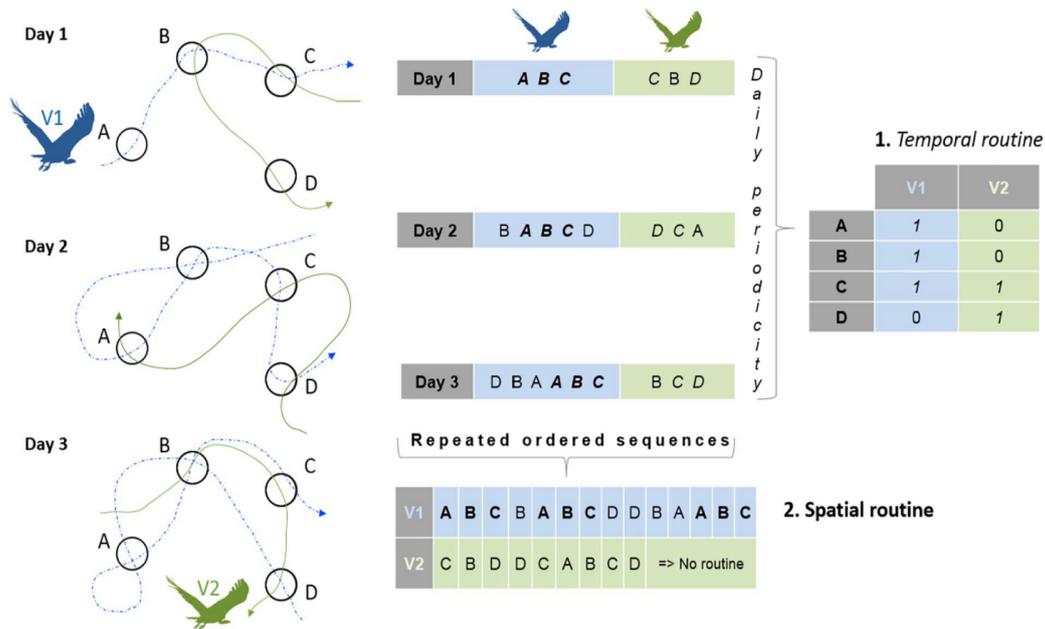


Fig. A. Examples of routine movements of two vultures (V1, V2) visiting four SFS (A, B, C, D) for three consecutive days. Letters in italic represent SFS that were visited by the bird. Bold letters highlight a subsequence of SFS repeatedly visited in the same order for three days. From these sequences we built: A.1. A temporal routine matrix (with '1' if the individual visited a given SFS periodically, else '0'); A.2. A spatial routine matrix, showing the subsequences of SFS an individual visited in a specific order, repeatedly.

B.2.). Furthermore, to eliminate possible false detections, we computed the delays modulo the detected period between a '1' and all following '1's within the time series and considered that the site was visited periodically if at least 25% of the delays were null (i.e. a multiple of the detected period).

The above method based on 1-day bins can only detect periodicities with a period of at least 2 days. Series of contiguous '1's did not necessarily correspond to periodic visits with a 1-day period, but could occur at random, in particular when the number of '1's is high. To highlight a possible daily periodicity, we counted the number of transitions '1/0' and '0/1' in each 62-day binary time series and compared it with the distribution of values obtained by randomisation of the series in question ($n = 10,000$ for each series). In this way we were able to estimate how many transitions were expected for a given proportion of '1's in the absence of periodic behaviour. The fewer the transitions observed, the more likely the individual was to visit periodically that SFS every day. Thus, we considered that a vulture visited a given SFS periodically with a 1-day period only if the number of observed transitions remained in the 5% left tail of the random distribution.

As we looked at the behaviour of each vulture at each SFS, we performed a high number of tests. This resulted in an increasing risk of finding significant results by chance. We used Hommel (1988)'s method to adjust the p -values for multiple comparisons.

2.4. Analyses of spatial routines

We investigated spatial routine and the degree of repetitiveness in sequences of visits of SFS using a method based upon conditional entropy (Riotte-Lambert et al., 2017) (Fig. A.2), which quantifies the level of predictability of the next SFS visited knowing the identity of all the SFS previously visited. For each bird, we considered the ordered sequence of the SFS visited during summer 2011 by each individual. For each sequence, we computed 1) the index of routine ranging from 0 (complete unpredictability of the movement sequence) to 1 (complete predictability of the movement sequence) and 2) the relevant

conditional order, which corresponds to the minimum number of previously visited sites (ranked in a temporal order from the most recent one) that have to be known to substantially increase our prediction about the next visited site: knowing fewer of them results in a lower predictability of the next visited site whereas knowing older sites does not improve its predictability.

Because of home ranging/central-place foraging constraints, the routine movement index is not likely to be null for birds that would not attempt to repeatedly visit a set of SFS in a predefined order. To derive the routine index expected in this case, we performed computer simulations. For each tracked bird, we simulated a long (20,000 km) Biased Correlated Random Walk involving a tactic mechanism with the nest as attractor (Benhamou, 1994). The model parameters were adjusted so that, in the absence of other constraints, the emergent space use was a circular home range that just encompassed the farthest bird's location. Because actual vulture home ranges were not circular, the actual home range, computed using the BRB/MKDE method (Benhamou, 2011) as the area encompassing 95% of the utilisation distribution, was used as an underlying layer. When the simulated bird was moving within the home range of the actual bird it represented, the tactic factor (which controls the strength of the attraction toward the nest) was set to a moderate value of 0.2 (the direction of any step was then determined at 20% by the noisy estimate of the nest direction and 80% by the direction of the previous step). Otherwise, the tactic factor was momentarily shifted to a very strong value of 0.9, to force the simulated bird to quickly come back within the actual home range (example in Appendix C). We compared the routine indices of actual and simulated tracks using a paired one-side t -test, to determine whether actual vultures would visit SFS significantly more routinely than the simulated ones, which mimicked naive birds that fly without paying any attention to the SFS.

We also extracted the subsequences of SFS repeatedly visited by a focal individual (Riotte-Lambert et al., 2017). We considered only those that were at least three-SFS long and repeated at least three times. In addition, subsequences at least five-SFS-long, and differing from

another sequence by the addition, deletion or mutation of a single SFS were counted as repetitions of the same subsequence.

2.5. Environmental factors and routine behaviour

At the temporal level, we tested whether the probability that an individual visited a SFS periodically was affected by two environmental factors: 1) the food supply at the SFS (*Food_Supply*, with two variants, see below), and 2) the distance between the SFS and the individual's nest (*Dist_Nest*). As we computed the periodicity of individuals at each SFS, we applied a GLMM with the individual considered as a random effect (on the intercept) to take into account the dependency structure among periodical visits at different SFS by the same bird:

$$\text{logit}(p_{ij}) = \alpha_0 + \alpha_1 \text{DistNest}_{ij} + \alpha_2 \text{FoodSupply}_j + \text{Individual}_i + \epsilon_{ij}$$

where p_{ij} is the probability that the vulture i visited the SFS j periodically (assuming a Bernoulli law), and α_0 (intercept), α_1 and α_2 are the parameters to adjust. *Individual_i* corresponds to a random intercept and ϵ_{ij} is the residual error. Both were assumed to be normally distributed with a null mean. In one variant, *Food_Supply* corresponded to the type of SFS (CFS vs IFS; *Type_SFS*). In the other, *Food_Supply* corresponded to the frequency with which food was supplied (*Fq_Supply*). To estimate the goodness-of-fit of the models, we computed the fraction of variance explained by fixed effects (i.e. the marginal squared correlation, R_m^2) and the fraction of the variance explained by both fixed and random effects (i.e. the conditional squared correlation, R_c^2), following Nakagawa and Schielzeth (2013). Model selection was based on Akaike's information criterion (AIC).

At the spatial level, for each individual we determined the percentage of repeated subsequences containing a CFS. We computed the mean distance intra-subsequences, i.e. the mean cumulative distance between the SFS constituting a subsequence. We also calculated the distance between the nest and the SFS within a subsequence.

All statistical analyses were performed using R (v3.2.2; R Core Team (2015)). The results provided below as $x \pm y$ correspond to mean and standard deviation of between-individual variation (mean \pm SD).

3. Results

The home ranges of the 15 tracked vultures encompassed 36.8 ± 8.8 IFS; range: 14–50; Table A). All but one included at least one CFS, and seven of them encompassed the two CFS considered in our analyses (Le Villaret and Sainte-Lucie).

Table A

Movement characteristics of the 15 vultures (with age in years given between brackets): home range (HR) area, the number of SFS included within each bird's HR, the number of these SFS visited at least three times, the percentage of SFS visited periodically (with the Hommel's correction), the Index of routine movement (IR) (with the conditional order given between brackets) and the percentage of repeated subsequences containing a CFS ($Q_{[CFS]}$). IR and $Q_{[CFS]}$ are given for the observed and the simulated individuals (obs and sim, respectively).

Individual (age)	HR area (km ²)	Nb of SFS within HR	Nb of SFS visited ≥ 3 times	% of SFS periodically visited	IR (obs)	IR (sim)	$Q_{[CFS]}$ (obs)	$Q_{[CFS]}$ (sim)
140 (12)	909	41	30	26.7	0.20 (1)	0.13 (0)	16.7	0.0
141 (24)	647	40	26	7.7	0.17 (1)	0.13 (0)	20.0	0.0
210 (12)	504	38	27	22.2	0.32 (1)	0.17 (1)	58.3	2.7
211(31)	1073	42	30	6.7	0.13 (0)	0.22 (1)	100.0	0.0
212 (16)	945	42	25	8.0	0.26 (1)	0.12 (0)	0.0	0.0
213 (9)	1078	30	26	15.4	0.30 (1)	0.16 (1)	0.0	0.0
214 (15)	482	38	22	18.2	0.35 (1)	0.26 (1)	23.5	1.2
215 (F5)	1162	50	33	12.1	0.33 (1)	0.12 (0)	6.2	0.0
216 (14)	515	31	21	14.3	0.48 (1)	0.25 (1)	0.0	0.0
217 (7)	597	38	22	0.0	0.34 (1)	0.17 (1)	0.0	0.0
220 (6)	833	34	12	8.3	0.24 (1)	0.19 (1)	0.0	0.0
223 (26)	170	14	9	0.0	0.22 (1)	0.26 (1)	0.0	0.0
224 (4)	933	37	21	14.3	0.15 (0)	0.19 (0)	0.0	8.8
225 (6)	735	28	12	0.0	0.38 (1)	0.22 (1)	33.3	0.0
226 (5)	649	49	32	0.0	0.41 (1)	0.18 (1)	7.4	0.0
Mean	748.7	36.8	23.2	10.3	0.29	0.18	19.0	0.9
SD	274.4	8.8	7.4	8.4	0.10	0.05	28.8	2.3

Table B

Effect of two environmental variables on the probability that an individual visits a supplementary feeding station (SFS) periodically, using generalized linear mixed models (GLMM). The two environmental variables are the food supply (with two variants: the type of SFS (IFS vs CFS) (*Type_SFS*) and the frequency of food supply at the SFS (*Fq_Supply*)), and the distance separating the SFS to the nest of each individual (*Dist_Nest*).

Model	Variance		R_m^2	R_c^2	Deviance	AIC
	Fixed effects	Random effects				
m1: null model	X	0.01	X	X	431.2	435.2
m2: <i>Dist_Nest</i>	0.77	0.03	0.19	0.20	396.5	402.5
m3: <i>Type_SFS</i>	0.03	0.01	0.01	0.01	325.4	331.4
m4: <i>Fq_Supply</i>	0.06	0.02	0.02	0.02	321.5	327.5
m4: <i>Dist_Nest</i> + <i>Type_SFS</i>	0.94	0.07	0.22	0.24	289.7	297.7
m5: <i>Dist_Nest</i> + <i>Fq_Supply</i>	1.06	0.07	0.24	0.26	289.7	295.9

R_m^2 : marginal squared correlation; R_c^2 : conditional squared correlation; AIC: Akaike's information criterion.

3.1. Temporal routine

After Hommel's correction (see Appendix D), $10.3 \pm 8.4\%$ of the SFS visited by a given vulture were visited periodically for some time by this individual, but this proportion varied largely between birds (range: 0–26.7; Table A). The significant period of periodical visits was 1.9 ± 1.2 days (range: 1–6; Appendix E) and was expressed for 14.3 ± 10.1 days. Only four birds showed a 1-day periodicity (Appendix F). 20% of the individuals visited one CFS periodically, every 3.0 ± 1.7 days (2–5) for 13.3 ± 6.1 days (range: 8–20).

The distance between SFS and the nest, and the type of SFS or the frequency of food supply affected the probability that a bird visited a SFS periodically (Table B). These two factors (model m4 and m5 in Table B) explained 22% and 24% (as provided by R_m^2 values; Table B) of the variance in the probability that an individual visited a SFS periodically. Consequently, the closer the SFS to their nest, the more likely vultures visited the site periodically (Fig. B, left panel). Moreover, the higher the frequency of food supply was, the more likely individuals visited the SFS periodically (Fig. B, right panel). Hence, the SFS with the highest frequency of food supply (CFS and a few IFS), which are assumed to be the most predictable, were the most likely to be visited periodically (Fig. B, left panel).

We found no significant correlation between the age of the individuals and their tendency to visit SFS periodically (Spearman

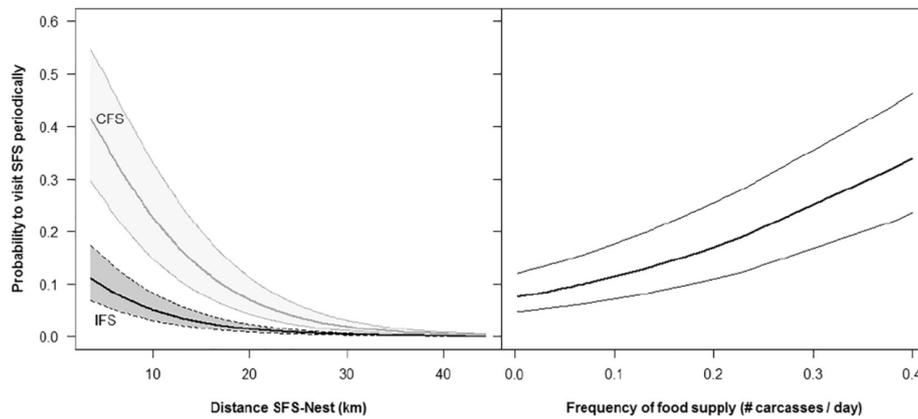


Fig. B. GLMM predicted probabilities (with 95% confidence intervals) that an individual visits a supplementary feeding station (SFS) periodically as a logistic function of the distance between the SFS and its nest, and of the type of SFS (IFS vs CFS; left panel) or the frequency of food supply at the SFS (right panel).

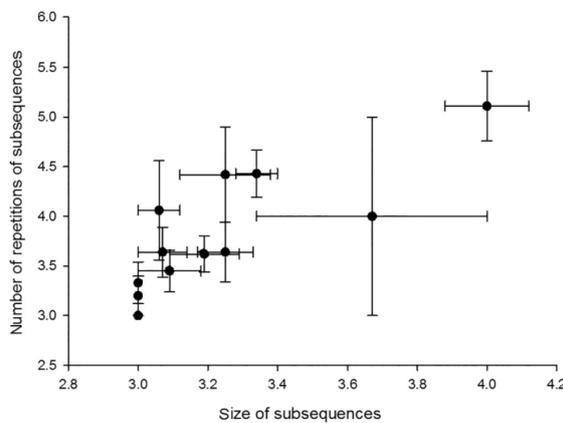


Fig. C. Repeated subsequences (mean \pm SE) of visits for 14 individuals (one bird was removed because it visited subsequences made of less than three SFS and the dots of three individuals are overlapping) characterized by their size (number of SFS constituting subsequences) and number of repetitions.

correlation coefficient: $\rho_s = -0.03, p = 0.92$).

3.2. Spatial routine

The routine indexes were globally low (0.29 ± 0.1 ; Table A), although significantly larger than those expected for a central-place forager moving at random with respect to SFS locations (0.18 ± 0.05) (paired Wilcoxon-Mann-Whitney test; $U_{14} = 109.0, p < 0.01$; Appendix G). The conditional order was equal to 1 for 86.7% of the actual vultures vs. 66.7% of the simulated birds, and null for the others. This suggests that, for both observed and simulated birds, the best predictability of the next site visited was obtained when knowing only the immediately preceding one, but the information provided by such knowledge should be quite low, so that for a few birds the best predictability was already reached without knowing any of the previous ones (i.e. purely based on the whole visit frequencies).

On average, a focal individual flew along 18.7 ± 26.5 repeated subsequences (range: 0–90) (corresponding to 12.4 ± 6.9 km of cumulative distance, Appendices H.1. and I.1.) including 3.2 ± 0.3 SFS (Fig. C; see Appendix J for the pattern obtained with simulated tracks) located 11.7 ± 3.1 km away from their nest (range: 7.1–15.5; Appendices H.2. and I.1.), and repeatedly visited 3.7 ± 0.6 times (Fig. C).

There was a positive correlation between the mean length of subsequences and the mean number of repetitions ($\rho_s = 0.87, p < 0.001$; Fig. C). The longest repeated subsequence included seven SFS (not all different) that an individual followed four times in a strict order. The CFS were included in $19.0 \pm 28.8\%$ of the repeated subsequences, but there was a very large inter-individual variation (between 0% for eight individuals to 100% for one individual; Table A). Similar results were found while allowing for the addition, deletion or mutation of a single SFS in any subsequence at least five-SFS long (Appendices I.2).

We found no significant correlation between the age of the individuals and neither the levels of foraging routine behaviour ($\rho_s = -0.32, p = 0.24$), nor their tendency to visit CFS routinely along predetermined repeated subsequences ($\rho_s = -0.03, p = 0.92$). We found no correlation between the tendency to visit SFS periodically and the routine indexes (Spearman correlation coefficient: $\rho_s = -0.09, p = 0.74$).

4. Discussion

Our study is the first attempt to quantify foraging routine behaviour in an obligate scavenger in a context of supplementary feeding. Overall, providing griffon vultures with supplementary food resources resulted in some regularity in their foraging patterns but at low levels. We showed that only a small fraction of the SFS visited by a given individual was visited periodically by this individual, about every two days, for variable durations. The closer a SFS was located to the individual's nest, the higher its probability to be visited periodically. We also found that CFS were more likely to be visited periodically than IFS, suggesting that the frequency and the predictability of carcass provisioning may contribute to the emergence of temporal routine behaviour. Our findings support the idea that the level of both heterogeneity and predictability of the environment, along with the rate of resource recovery (here, the frequency of food supply at SFS) are likely to shape the foraging movement patterns of individuals, from randomness to structured recursive movements in space and/or time (see review in Berger-Tal and Bar-David, 2015).

We showed that no vulture strongly tended to visit SFS routinely along predetermined repeated subsequences. Indeed, even though all individuals moved more routinely than expected by chance, their index of routine remained low, far below what is observed in animals like bumblebees (Lihoreau et al., 2013) or hummingbirds (Tello-Ramos et al., 2015) that commonly behave as “trappliners”, i.e. move from a local target to the next in a strict order. Furthermore, knowing the identity of more than one of the last sites visited by a vulture did not improve our prediction about the next visited site (conditional order

equal to 0 or 1). Whereas traplining may be an advantageous strategy for a central-place forager in some contexts (Ohashi and Thomson, 2005), the low level of routine movement observed in griffon vulture can be explained by the use of other foraging strategies. In a natural context, griffon vultures would get little advantage from performing a traplining strategy because their natural feeding resources do not occur in renewable patches at fixed locations, but randomly in space and time. The provision of food through a few CFS and numerous IFS may explain that vultures only perform low levels of routine movement in the present context, despite supplementary feeding. While resources that are spatially predictable were theoretically shown to favour spatial movement routines, the individuals using a social-based information strategy are likely to be more efficient to find carcasses than birds relying on personal information when resources are diluted through a large number of SFS (Deygout et al., 2010). Moreover, the lack of knowledge about a certain amount of food resources that are not officially supplied at SFS may lead us to underestimate the real number of available SFS (including the unofficial sites). Such a context may also explain the low tendency of vultures to forage routinely in the Grands Causses, more likely to rely on social information, hence supporting Deygout et al. (2010)'s theoretical expectations.

It was indeed suggested that local enhancement and other types of social facilitation are likely to play a major role in foraging success in vultures (Cortés-Avizanda et al., 2014; Dermody et al., 2011), or other colonially breeding bird species (Thiebault et al., 2014) and in insects (Lihoreau and Rivault, 2011). Harel et al. (2017) underpinned the existence of information-based social foraging in griffon vultures in Israel. In our study area, the information about food location remain valuable for about one hour (*versus* a couple of days in Israel), so that an important prerequisite of the information centre hypothesis – that food has to remain long enough at a given location to allow vultures to come back to the roost and give cues about locations to their conspecifics – was not verified. We hypothesize that local enhancement and additional types of social facilitation such as the “network” strategy (Deygout et al., 2010) are more likely to play a major role in the foraging success of vultures in this type of landscape. Further investigations are needed to determine to what extent wild griffon vultures may use such natural social information-based strategies in this context.

We did not find a correlation between the level of routine movement and the age of individuals. While adults, being more competitive, were demonstrated to have a significant preference for the most predictable resources (Duriez et al., 2012; Monsarrat et al., 2013), we showed that older individuals were not more likely to visit CFS routinely (even the closest CFS to the colony, “Le Villaret”) than younger birds. As an example, the oldest individual (#211; 31 years old) displayed the lowest routine index and visited the CFS “Sainte-Lucie” located 50 km away from the colony frequently, despite the presence of the CFS “Cassagnes” located a few km away from its nest. These results suggest that this CFS (located at the edge of the canyon, and hence removed from our analyses since we had no means to discriminate between purposeful and opportunistic visits) does not (yet?) lead vulture to fundamentally change their natural movement behaviour. It is also worth noting that the CFS “Sainte-Lucie” is in fact a zoological park dedicated to wolves where butchery offal is provided every two to three days to feed > 80 wolves, making resources highly predictable, though feeding in Sainte-Lucie was potentially risky (at least three vultures have been reported to be killed by wolves since 2009, when the first vultures found this place by themselves). This risk of predation, as well as the large distance separating Sainte-Lucie from the nest, may have led vultures to visit it less regularly than they would visit a safer and closer CFS.

We found no correlation between the tendency of an individual to visit SFS periodically and its propensity to visit SFS routinely along repeated subsequences. This result suggests that the temporal and the spatial levels of routine movement are likely to be used as independent strategies by vultures.

5. Conclusion

Supplementary feeding presents both economic advantages for farmers and ecological advantages for the society, and should be overall promoted in regions where vultures are present instead of eliminating carcasses using polluting industrial quartering plants (Cortés-Avizanda et al., 2016; Dupont et al., 2011; Morales-Reyes et al., 2015). The development and management of SFS should however aim at limiting the risk of routine behaviour and complete dependence of vultures toward SFS.

The low level of temporal and spatial routine detected in vultures in our study area, where food resources are almost exclusively provided by humans through SFS, is comforting. Thirty years after their reintroduction, vultures exploit all the SFS available to them without displaying obvious stereotyped routine movement behaviour. While we found that the probability of developing a temporal routine was related to the frequency of food supply, we showed that the management of food through a very low proportion of CFS among a network of numerous IFS does not substantially disrupt the natural foraging behaviour of vultures. Establishing numerous IFS rather than a few CFS throughout griffon vulture range would help to dilute the availability of carcasses spatially and temporally. We encourage managers to apply this type of management to prevent vultures from behaving routinely, hence not to become dependent on these artificial sites (Anderson and Anthony, 2005; Monsarrat et al., 2013; Moreno-Opo et al., 2015). On the other hand, if the goal of supplementary feeding is to divert vultures from visiting dangerous places (like areas with poison or livestock treated with diclofenac) (Kubasiewicz et al., 2016), managers should implement CFS close to the colony with very regular food supply, as long as the risk persists.

Supplementary feeding stations are essential tools at the first stages of conservation programs like reintroductions, where it is necessary to provide released animals with safe food, until they settle and learn how to feed by themselves in the environment (Ewen et al., 2015). At this stage, routine behaviours are encouraged. Only at later stages, when populations have grown, routine behaviours can have negative effects by preventing animals from exploring new areas and new sources of food, and making them fully dependent on human subsidies. The difficulty for wildlife managers is to understand at which “stage” is their focal population, in order to progressively reduce the role of supplementary feeding to promote the natural foraging behaviour.

Acknowledgements

We thank staffs from the “LPO-Grands-Causses”, Parc National des Cévennes, and “la Maison des Vautours” for their help in the field. We also thank Willem Bouten for providing UvA-BITS GPS devices and data pre-processing, and Simon Chamailé-Jammes for useful discussions. The project was funded by ANR Softpop carried out by François Sarrazin and Carmen Bessa-Gomes. JF was funded by Doctoral School Gaia and French national parks (PNC, PNP, PNF). We thank V. Devictor (editor-in-chief), A. Kane and the second anonymous reviewer for their helpful comments.

Data accessibility

Data used are visible and available to download upon request, in Movebank repository, in the study “Eurasian Griffon vulture in France (Grands Causses)”.

Supplementary data: Appendices A–J

Supplementary data to this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2017.07.030>.

References

- Anderson, M.D., Anthony, A., 2005. The advantages and disadvantages of vulture restaurants versus simply leaving livestock (and game) carcasses in the veldt. *Vulture News* 53, 42–45.
- Bar-David, S., Bar-David, I., Cross, P.C., Ryan, S.R., Knechtel, C.U., Getz, W.M., 2009. Methods for assessing movement path recursion with application to African buffalo in South Africa. *Ecology* 90, 2467–2479.
- Benhamou, S., 1994. Spatial memory and searching efficiency. *Anim. Behav.* 47, 1423–1433.
- Benhamou, S., 2011. Dynamic approach to space and habitat use based on biased random bridges. *PLoS One* 6, e14592.
- Benhamou, S., Riotte-Lambert, L., 2012. Beyond the utilization distribution: identifying home range areas that are intensively exploited or repeatedly visited. *Ecol. Model.* 227, 112–116.
- Berger-Tal, O., Bar-David, S., 2015. Recursive movement patterns: review and synthesis across species. *Ecosphere* 6, 12.
- Bouten, W., Baaij, E., Shamoun-Baranes, J., Camphuysen, K.J., 2012. A flexible GPS tracking system for studying bird behaviour at multiple scales. *J. Ornithol.* 154, 571–580.
- Buckley, N.J., 1997. Experimental tests of the information-center hypothesis with black vultures (*Coragyps atratus*) and turkey vultures (*Cathartes aura*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41, 267–279.
- Buechley, E.R., Şekercioğlu, Ç.H., 2016. The avian scavenger crisis: looming extinctions, trophic cascades, and loss of critical ecosystem functions. *Biol. Conserv.* 198, 220–228.
- Cortés-Avizanda, A., Blanco, G., DeVault, T.L., Markandya, A., Virani, M.Z., Brandt, J., Donazar, J.A., 2016. Supplementary feeding and endangered avian scavengers: benefits, caveats, and controversies. *Front. Ecol. Environ.* 14, 191–199.
- Cortés-Avizanda, A., Carrete, M., Serrano, D., Donazar, J.A., 2009. Carcasses increase the probability of predation of ground-nesting birds: a caveat regarding the conservation value of vulture restaurants. *Anim. Conserv.* 12, 85–88.
- Cortés-Avizanda, A., Jovani, R., Carrete, M., Donazar, J.A., 2013. Resource unpredictability promotes species diversity and coexistence in an avian scavenger guild: a field experiment. *Ecology* 93, 2570–2579.
- Cortés-Avizanda, A., Jovani, R., Donazar, J.A., Grimm, V., 2014. Bird sky networks: how do avian scavengers use social information to find carrion? *Ecology* 95, 1799–1808.
- Dermody, B.J., Tanner, C.J., Jackson, A.L., 2011. The evolutionary pathway to obligate scavenging in gyps vultures. *PLoS One* 6, e24635.
- Deygout, C., Gault, A., Duriez, O., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., 2010. Impact of food predictability on social facilitation by foraging scavengers. *Behav. Ecol.* 21, 1131–1139.
- Deygout, C., Gault, A., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., 2009. Modeling the impact of feeding stations on vulture scavenging service efficiency. *Ecol. Model.* 220, 1826–1835.
- Donazar, J.A., Margalida, A., Campión, D., 2009. Vultures, Feeding Station and Sanitary Legislation: A Conflict and Its Consequences from the Perspective of Conservation Biology. *Munibe Suppl. Aranzadi Sociedad de ciencias, Donostia*.
- Dupont, H., Mihoub, J.B., Becu, N., Sarrazin, F., 2011. Modelling interactions between scavenger behaviour and farming practices: impacts on scavenger population and ecosystem service efficiency. *Ecol. Model.* 222, 982–992.
- Duriez, O., Herman, S., Sarrazin, F., 2012. Intra-specific competition in foraging griffon vultures: 2. The influence of supplementary feeding management. *Bird Study* 59, 193–206.
- Ewen, J.G., Walker, L., Canessa, S., Groombridge, J.J., 2015. Improving supplementary feeding in species conservation. *Conserv. Biol.* 29, 341–349.
- Fasciolo, A., Delgado, M.D.M., Cortés, G., Soutullo, Á., Penteriani, V., 2016. Limited prospecting behaviour of juvenile eagle owls *Bubo Bubo* during natal dispersal: implications for conservation. *Bird Study* 63, 128–135.
- Fielding, D., Newey, S., van der Wal, R., Irvine, R.J., 2014. Carcass provisioning to support scavengers: evaluating a controversial nature conservation practice. *Ambio* 43, 810–819.
- Fischer, A.B., 1969. Laboruntersuchungen und freilandbeobachtungen zum sehvermögen und verhalten von altweltgeiern. *Zool. Jb. Syst. Bd.* 96, 81–132.
- Fletcher, R.J., Orrock, J.L., Robertson, B.A., 2012. How the type of anthropogenic change alters the consequences of ecological traps. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 2546.
- García-Heras, M.-S., Cortés-Avizanda, A., Donazar, J.-A., 2013. Who are we feeding? Asymmetric individual use of surplus food resources in an insular population of the endangered Egyptian vulture *Necrophon Percnopterus*. *PLoS One* 8, e80523.
- González, L.M., Margalida, A., Sánchez, R., Oria, J., 2006. Supplementary feeding as an effective tool for improving breeding success in the Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*). *Biol. Conserv.* 129, 477–486.
- Harel, R., Spiegel, O., Getz, W.M., Nathan, R., 2017. Social foraging and individual consistency in following behaviour: testing the information centre hypothesis in free-ranging vultures. *Proc. R. Soc. B* 284, 20162654.
- Hommel, G., 1988. A stagewise rejective multiple test procedure based on a modified Bonferroni test. *Biometrika* 75, 383–386.
- Houston, D.C., 1974. Food searching in griffon vultures. *Afr. J. Ecol.* 12, 63–77.
- Kane, A., Wolter, K., Nester, W., Kotze, A., Naidoo, V., Monadjem, A., 2016. Home range and habitat selection of cape vultures *Gyps coprotheres* in relation to supplementary feeding. *Bird Study* 63, 387–394.
- Kubasiewicz, L.M., Bunnefeld, N., Tulloch, A.I.T., Quine, C.P., Park, K.J., 2016. Diversionary feeding: an effective management strategy for conservation conflict? *Biodivers. Conserv.* 25, 1–22.
- Lihoreau, M., Raine, N.E., Reynolds, A.M., Stelzer, R.J., Lim, K.S., Smith, A.D., Osborne, J.L., Chittka, L., 2013. Unravelling the mechanisms of trapline foraging in bees. *Commun. Integr. Biol.* 6, e22701.
- Lihoreau, M., Rivault, C., 2011. Local enhancement promotes cockroach feeding aggregations. *PLoS One* 6, e22048.
- López-Bao, J.V., Palomares, F., Rodríguez, A., Delibes, M., 2010. Effects of food supplementation on home-range size, reproductive success, productivity and recruitment in a small population of Iberian lynx. *Anim. Conserv.* 13, 35–42.
- Monsarrat, S., Benhamou, S., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., Bouten, W., Duriez, O., 2013. How predictability of feeding patches affects home range and foraging habitat selection in avian social scavengers? *PLoS One* 8, e53077.
- Morales-Reyes, Z., Pérez-García, J.M., Moleón, M., Botella, F., Carrete, M., Lazcano, C., Moreno-Opo, R., Margalida, A., Donazar, J.A., Sánchez-Zapata, J.A., 2015. Supplementing ecosystem services provided by scavengers raises greenhouse gas emissions. *Sci Rep* 5, 7811.
- Moreno-Opo, R., Trujillano, A., Margalida, A., 2015. Optimization of supplementary feeding programs for European vultures depends on environmental and management factors. *Ecosphere* 6, 1–15.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 4, 133–142.
- Ohashi, K., Thomson, J.D., 2005. Efficient harvesting of renewing resources. *Behav. Ecol.* 16, 592–605.
- Oro, D., Margalida, A., Carrete, M., Heredia, R., Donazar, J.A., 2008. Testing the goodness of supplementary feeding to enhance population viability in an endangered vulture. *PLoS One* 3, e4084.
- Phipps, W.L., Willis, S.G., Wolter, K., Naidoo, V., 2013. Foraging ranges of immature African white-backed vultures (*Gyps africanus*) and their use of protected areas in Southern Africa. *PLoS One* 8, e52813.
- Piper, S.E., 2006. Supplementary Feeding Programmes: How Necessary are they for the Maintenance of Numerous and Healthy Vulture Populations? In: Houston, D.C., Piper, S.E. (Eds.), *Proceedings of the International Conference on Conservation and Management of Vulture Populations*. Natural History Museum of Crete & WWF, Greece, pp. 41–50.
- Piper, S.E., 2014. Vulture Restaurants-Conflict in the Midst of Plenty.
- Prior, K.A., Weatherhead, P.J., 1991. Competition at the carcass: opportunities for social foraging by Turkey vultures in southern Ontario. *Can. J. Zool.* 69, 1550–1556.
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (URL <http://www.R-project.org/>).**
- Riotte-Lambert, L., Benhamou, S., Chamaillé-Jammes, S., 2013. Periodicity analysis of movement recursions. *J. Theor. Biol.* 317, 238–243.
- Riotte-Lambert, L., Benhamou, S., Chamaillé-Jammes, S., 2017. From randomness to traplining: a framework for the study of routine movement behavior. *Behav. Ecol.* 28, 280–287.
- Robb, G.N., McDonald, R.A., Chamberlain, D.E., Bearhop, S., 2008. Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. *Front. Ecol. Environ.* 6, 476–484.
- Robertson, B.A., Rehage, J.S., Sih, A., 2013. Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps. *Trends Ecol. Evol.* 28, 552–560.
- Ruxton, G.D., Houston, D.C., 2004. Energetic feasibility of an obligate marine scavenger. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 266, 59–63.
- Schlaepfer, M.A., Runge, M.C., Sherman, P.W., 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends Ecol. Evol.* 17, 474–480.
- Tello-Ramos, M.C., Hurly, T.A., Healy, S.D., 2015. Traplining in hummingbirds: flying short-distance sequences among several locations. *Behav. Ecol.* 26, 812–819.
- Thiebault, A., Mullers, R.H.E., Pistorius, P.A., Tremblay, Y., 2014. Local enhancement in a seabird: reaction distances and foraging consequence of predator aggregations. *Behav. Ecol.* 25, 1302–1310.
- Thompson, A.K., Samuel, M.D., Deelen, T.R.V., 2008. Alternative Feeding Strategies and Potential Disease Transmission in Wisconsin White-Tailed Deer.
- Treep, J., Bohrer, G., Shamoun-Baranes, J., Duriez, O., Prata de Moraes Frasson, R., Bouten, W., 2015. Using high-resolution GPS tracking data of bird flight for meteorological observations. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 97, 951–961.

Chapitre 4: Influence de la prévisibilité des ressources et des conditions météorologiques sur les patrons de déplacements

Nous avons montré dans le chapitre précédent que les vautours fauves suivis par télémétrie dans les Grands Causses adoptent des comportements de prospection alimentaire peu stéréotypés à l'égard du réseau de sites d'équarrissage naturels (SFS) établi sur le territoire. Nos résultats montrent que le niveau de prévisibilité de l'environnement (en termes de ressources alimentaires ici) structure les patrons de déplacements des individus. Dans cette deuxième étude, j'ai utilisé une approche comparative (Grands Causses et Pyrénées) pour vérifier le rôle d'autres facteurs supposés contraindre l'utilisation de l'espace et les comportements de ces nécrophages stricts et grands planeurs : le statut de reproduction des individus et les conditions météorologiques locales.

Résumé : Les déplacements animaux sont la résultante observable des capacités de locomotion et de navigation, de l'état interne et motivationnel des individus, et de facteurs environnementaux. La théorie de l'approvisionnement optimal prédit que les décisions comportementales individuelles (e.g. où et quand partir en prospection alimentaire ?) sont prises de façon à minimiser le risque encouru, le temps investi et les dépenses énergétiques. Dans une étude comparative multi-sites (Grands Causses et Pyrénées, France), nous montrons que les individus de deux populations de vautours fauves (*Gyps fulvus*) adaptent leurs déplacements à moyenne et fine échelles (i.e. domaines vitaux et prospection alimentaire, respectivement) ainsi que leur budget temps-énergie aux conditions environnementales contrastées auxquelles ils sont soumis, et à leur condition interne (ici, le statut de reproduction). Nous mettons en évidence que les paramètres de vol des vautours (e.g. heure de départ de la colonie, distance journalière parcourue, durée des phases de vol) sont fortement influencés par la force et la direction du vent, et par disponibilité journalière des ascendances thermiques, et orographiques dans une moindre mesure. Nous montrons que les individus reproducteurs dans les Causses passent 1.4 fois plus de temps en vol, se posent deux fois plus souvent pour manger, et investissent deux fois plus d'énergie au sol que les individus pyrénéens non reproducteurs ou ayant échoué précocement. Nos résultats suggèrent également que l'établissement d'un domaine vital et ses caractéristiques sont subordonnés au statut de reproduction, à la saisonnalité de la disponibilité des ressources alimentaires (liée aux pratiques agro-pastorales régionales), et aux conditions aérologiques. Nous montrons en outre que l'influence des facteurs internes et externes à l'individu observée à l'échelle des déplacements de prospection alimentaire journaliers se répercute sur la taille et la forme des domaines vitaux individuels.

Mots clés : Prospection alimentaire, Domaine vitaux, Budget-temps, Dépenses énergétiques, Conditions environnementales, *Gyps fulvus*.

Food management and meteorological conditions shape the movements and behaviours of griffon vultures

Julie Fluhr^{*1}, Simon Benhamou¹, Willem Bouten², Yan Ropert-Coudert³, Olivier Duriez¹

¹Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre National de la Recherche Scientifique – Université de Montpellier, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

² Computational Geo-Ecology, IBED, University of Amsterdam, Science Park 904, 1090GE Amsterdam, The Netherlands

³Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, 79360 Villiers en Bois, France

*Corresponding author: julie.fluhr@gmail.com

Article en cours de préparation

Note au lecteur : les annexes de l'article sont disponibles en annexe 3 du présent manuscrit p181.

Abstract: Animals' movements may result from multiple factors, such as motion and navigational abilities, the motivational and the internal state of the individuals, as well as environmental parameters. Optimal foraging theory predicts the individual's behavioural decisions (e.g. about when and when to move?) should be taken so that it minimize time and energy expenditure, and the risk of injury or being predated. Carrying out a comparative study (Grands Causses and Pyrenees, France), we showed that the individuals from two populations of Griffon vultures (*Gyps fulvus*) adapted their movement patterns (seasonal home ranges and daily foraging behaviours) along with their time-energy budgets to the local environmental conditions, and to their breeding status. We showed that the flight parameters (e.g. time of departure from the roost, daily distance travelled, duration of flight bouts) were strongly influenced by the strength and the direction of the wind, and by the daily availability of thermal and (to a lesser extend) orographic uplifts. We highlighted that the breeders in the Causses spent 1.4 * more time flying per day and twice than non-breeders in the Pyrenees, landed twice more to eat, and spent twice as much energy while being on the ground. Our results also suggest that the breeding status of the individual, the seasonality of the availability of food resources, and the aerological conditions influence the home range patterns. We show that the impact of both internal and external factors on the daily foraging movements of vultures can also be detected while observing the size and the shape of seasonal home ranges.

Key words: Foraging, Home ranges, Time-budget, Energy expenditure, Environmental conditions, Vultures, *Gyps fulvus*.

1. INTRODUCTION

Space use may result from multiple factors, such as motivational and internal states (e.g. hunger level (Spiegel et al., 2013), navigational (Bracis et al., 2015; Fagan et al., 2013) and motion and sensory abilities, as well as external parameters (e.g. resource availability, predators, Nathan, 2008). Decisions about when, where and how to move are very likely to affect the performances of organisms, hence their probability to find habitats, resources or mates, and ultimately their fitness. Movements result from a complex decision-making process, with animals having to perceive, integrate, store and use information about their surrounding environments, likely to vary in space and time dynamically. While the distribution and predictability of food resources is known to influence the movements of animals in various ways (Fluhr et al., 2017; Riotte-Lambert et al., 2017a; Spiegel et al., 2013), the physical properties of the environment also plays a major role in structuring the apparent movement path. The recent paradigm of the “energy landscape” (Wilson et al., 2012) helps understanding such relations between the movement ecology of organisms and the characteristics of the environment, hence addressing a key part of the holistic and mechanistic paradigm of “movement ecology” (Nathan, 2008).

Based on an evolutionary point of view involving fitness maximisation, optimal foraging theory predicts that animals are expected to minimize time and energy expenditure and the risk of injury or being eaten by a predator, and/or to maximize food intake (e.g. Harel et al., 2016a). Individuals should apply their foraging strategies while accounting for external environmental conditions (Schultz et al., 2017; Nakayama, Rapp and Arlinghaus, 2016). They have therefore evolved to use modes of transport likely to minimize the associated costs and risks. Among flying organisms, most species have been shown to evolve to specialize on either flapping flight (e.g. bats, pigeons, ducks), or gliding/soaring mode (e.g. albatrosses, condors). Other species (e.g. pelicans, gulls, falcons) have evolved traits to use these different flight modes (i.e. facultative soaring) which enable them to adapt their behaviour to their own body/internal state and surrounding environmental conditions. Assessing the time spent in each class of transport mode and how energy is partitioned is therefore fundamental for a better understanding of the decision-making processes underlying the modes of transport in flying animals and their foraging strategies.

In water or in the air, organisms have to deal with a highly dynamic fluid medium. While such environments should enhance the locomotor performances of moving animals, they may also affect movement costs (Shepard et al., 2013), depending on the substrate's properties and the local conditions (Chapman et al., 2011). In flying animals, wind may act as an important driver (bats: Safi et al., 2013; birds: Kogure et al., 2016) or constraints of movements (Chapman et al., 2011), hence decreasing or increasing the cost of transport depending on the context. In large soaring birds, wind conditions but also the variations in uplift forcing have been shown to shape the flight response of individuals (Duerr et al., 2014). While migrating, organisms may have to choose between drifting and compensating the effects of wind. Large soaring-birds such as storks, hawks and eagles have been shown to use 'preferred axis of migration' which are pathways of high conductivity (fluid-flow analogy) that produce suitable soaring and gliding conditions (Brandes and Ombalski, 2004; Santos et al., 2017). These birds are known to take advantage of thermal and orographic updrafts formed along mountain ridges or canyons, to travel at low energy cost, minimizing the use of flapping flight. (Dodge et al., 2014) highlighted the plasticity in the movements of turkey vultures (*Cathartes aura*), adapting their flight behaviour to the spatio-temporal dynamics of the energy landscapes they encountered along their migration, and particularly to the presence of thermals. The wind conditions may also greatly influence the ground speed of birds, hence the distance they cover and the energy they expend. While tailwinds (i.e. wind blowing in the same direction of the individual's heading) may speed up the flight and enhance the time-energy budgets, crosswinds may cause deviation which the birds (and other flying organisms) may decide to fly with (i.e. drifting) or to compensate (Chapman et al., 2016; Kranstauber et al., 2015; Liechti, 2006). More generally, the decision making of animals about where and when to go, accounting for the local topographic features and the air (flying animals) or water (swimming animals) current conditions, are crucial since it may greatly influence the individuals' movement patterns, energetics, and ultimately their fitness (fishes: Brownscombe et al., 2017; snakes: Udyawer et al., 2017; birds: Amélineau et al., 2014; Cornioley et al., 2016).

The recent innovations in positioning and sensor technologies have enabled researchers not only to monitor the movement of organisms with accuracy and at unprecedented acquisition rates, but also to collect additional information such as diving depth, heart rate, or

body acceleration (Ropert-Coudert and Wilson, 2005). Body acceleration has been shown to be highly correlated with the rate of oxygen consumption, hence representing a good 'proxy' of animal energy expenditure (Gleiss et al., 2011). The time and energy budgets of free-ranging animal, hence the spatio-temporal distribution of their activities and associated energy expenditure, can be indirectly assessed through the measurements of body acceleration recorded simultaneously with GPS locations (Nathan et al., 2012; Sakamoto et al., 2009). Coupled with information about the surrounding environment, such measurements should produce a more comprehensive view of the animal energy landscape (Shepard et al., 2013). Moreover, thanks to the democratization of access to a large amount and diversity of environment data, scientists have the opportunity to capture the environmental conditions that tracked organisms are dealing with. The development of methodologies and tools to process large volumes of integrated and multidisciplinary data is the new challenge researchers are addressing.

We took the opportunity offered by the current context of technological and methodological advances to assess the time-energy budgets of a large soaring bird, the griffon vulture (*Gyps fulvus*), in relation with the local environmental conditions. Among flying organisms, large soaring birds such as vultures are particularly interesting because their movements are greatly constrained by the meteorological conditions (updrafts generated by wind and thermal convection) and food resources (carcasses of livestock) that can be more or less predictable in time and space according to husbandry practices. We aimed at assessing whether and at which extent vultures' spatial use and daily activities could be affected by local environmental factors, particularly the predictability of food resources and the meteorological conditions. We compared the home ranges, the time and energy budgets, and the flight parameters between adult vultures living within two contrasted areas: the Grands Causses (hereafter called "Causses"), a region of high plateaus with numerous supplementary feeding stations (SFS; food resources relatively predictable in space, and possibly in time, throughout the year) and the north-western Pyrenees (hereafter called "Pyrenees"), a region of high mountains with extensive transhumant husbandry practices (food resources relatively unpredictable in time and space with large seasonal variations). We tested a set of predictions drawn from five main hypotheses.

We hypothesized that (H1) there should be significant differences in home range patterns between the individuals of the two populations. We predicted that (H1.1) vultures depending on SFS in the Causses should forage within an area more restricted than in the Pyrenees; (H1.2) vultures in the Pyrenees should occupy core areas more distant from each other than the individuals in the Causses; (H1.3) vultures' home range areas should be season-dependent in both areas, depending on the seasonality of mortality in herds: vultures should forage closer to their nest/roost during seasons when carcasses are more abundant, hence home ranges should be smaller in winter (higher mortality) than in summer in the Causses (Monsarrat et al., 2013); we expected the opposite pattern in the Pyrenees where mortality is higher in spring-summer. Following the same rationale at a finer spatio-temporal scale, we hypothesized that (H2) there would be significant differences in the flight parameters between the individuals from the two populations. We predicted that (H2.1) vultures should cover larger daily distances in the Pyrenees than in the Causses, by increasing their time spent flying to enhance their chance to find a dead animal in an unpredictable landscape without livestock carcass management; (H2.2) vultures should forage at larger distances from their roosts in the Pyrenees than in the Causses, hence should show higher daily maximum displacement to enhance their probability to find food within an unpredictable environment; (H2.3) vultures in the Causses should be more prone to use tortuous paths than individuals in the Pyrenees; indeed, birds should be more likely to behave routinely in the Causses where food is spatially and in part temporally predictable (Fluhr et al., 2017), to update the information about the availability of carcasses and/or about the behaviour of their conspecifics (Harel et al., 2017). We hypothesized that (H3) the variations in movement structure and flight parameters of individuals are likely to be driven – at least partially – by the local meteorological conditions, in addition to the availability/predictability of food resources. We predicted that (H3.1) the strength of wind support and the availability of both thermal and orographic uplifts should positively influence the time spent flying and the daily distance travelled. Based on a recent study (Poessel et al., 2017), we predicted that (H3.2) vultures should fly at lower altitude above ground in the Pyrenees mountains, where individuals are more likely to use orographic uplift forces to travel across steep slopes; while in the flatter terrain in the Causses they should fly at higher altitudes above ground by exploiting thermals. Considering the distinct topography and meteorological conditions of the two study areas, we

hypothesized that (H4) vultures should allocate time to their activities differently. We predicted that (H4.1) the individuals in the Causses should leave their nocturnal roost (or their nest) later than in the Pyrenees, in order to wait for the formation of thermals to start foraging, whereas we predicted the latter to take advantage of orographic uplifts available earlier in the morning to depart from their roost. We also expected (H4.2) the Pyrenean vultures to spend more time on the ground than the individuals in the Causses as birds are expected to cope with worse meteorological conditions in the Pyrenees (drizzle and rainfall); hence, we also predicted that (H4.3) birds should use the flapping flight mode more often in the Pyrenees than in the Causses. We expected (H5) the energy costs of these large-soaring birds with a relatively high wing loading (Campbell, 2015), to be correlated with their time budget. We thus predicted that the daily energy expenditure at the population level would be mainly driven by the proportion of time spent flapping during the flight bouts, active flight being much more energetically-demanding in vultures (Duriez et al., 2014); we thus expected that the Pyrenean individuals showed higher daily energy expenditure than vultures in the Causses.

2. METHOD

2.1. Species studied

Griffon vultures are long-lived birds of the order Accipitriformes. To search for ephemeral and unpredictable carcasses of dead animals in their environment - mainly wild ungulates and livestock -, vultures developed a highly efficient gliding/soaring flight strategy (Harel et al., 2016a; Harel et al., 2016a; Harel et al., 2016) to search for unpredictable food resources at large distances with a minimum of time and energy expenditure (Duriez et al., 2014; Harel et al., 2016a), using both thermal and orographic updrafts depending on the landscape' features (Mandel et al., 2011). Because of their large wingspan (2.5-2.7 m) and body mass (8-10 kg), griffon vultures are unable to cover long distances using continuous flapping flight.

2.2. Study sites

The two study sites differed in their topographic characteristics, both meteorological and aerological conditions, and food distribution patterns. The Grands Causses region, southern

France (44.18 N, 3.08 E), is a semi-steppic landscape where sheep husbandry remains preponderant. Three main canyons separate large valleys and tabular mountains (from 700 to 1200 meters high) where more than 350 pairs of griffon vultures breed (Appendix A1). While the deep canyons are favourable to orographic uplifts (i.e. winds forced to deviate upwards along an obstacle), thermals (i.e. columns of rising air formed by the heating of the ground by sunlight) are likely to prevail above the large limestone plateaux. The Ossau valley, in the French Pyrenees (43.03 N, 0.24 W), is a mountainous landscape with traditional extensive husbandry practices. More than 120 pairs of vultures breed in the cliffs from 500 to 1200 meters high. The steep topography of the Ossau valley and the surrounding relief is very favourable to orographic uplifts. This region is characterized by a relatively humid climate, although thermals are also available to birds in sunny weather. While in the Causses livestock mortality provides food resources for vultures through the management of a hundred supplementary feeding stations (more details in Fluhr et al., 2017; Monsarrat et al., 2013), the Pyrenean population mainly depends on extensive husbandry. With the exception of occasional carcass-supply at a collective feeding station established in 2012 in Ossau, vultures are supposed to find food resources locally in the mountain pastures during summer, moving westward to the Basque Country or southward to Spain in winter.

2.3. Tracking of free-ranging vultures

We monitored adult vultures with 55 g solar-powered UvA-BiTS GPS loggers (<http://www.uvabits.nl>; Bouten et al., 2012): 15 individuals from 2010 to 2013 in the Causses and 17 individuals from 2014 to 2016 in the Pyrenees. The GPS locations were acquired at high temporal resolution – one GPS location every one to five minutes – when solar-battery power was high (mainly in summer) but only one GPS location every 10 to 60 minutes otherwise. The data were remotely transferred using ZigBee technology to a base station through a network of antennas installed around the colonies and the main feeding stations. In our study, we considered as foraging bouts all the trips outside the colony and the roosting areas.

The postures and the level of activity of each bird were obtained for 1 s using a 20 Hz tri-axial accelerometer integrated into the GPS device, just after each GPS location. Because such measurements are very demanding for memory and data transfer, they were mainly recorded between May and September, for a few consecutive days up to three consecutive weeks for

birds that were relatively faithful, hence likely to spend nights near the relay antennas for efficient data transfer.

2.4. Estimation of core and home range areas

We used kernel density estimation (KDE) to estimate the prospecting (i.e. removing phases during which a location was recorded at less than 50 m from the previous one) utilization distribution (UD) for each individual and each "season" (summer: May-September; winter: October-April). We computed both the core and the home range areas, respectively encompassed within the 50% and 95% of the UD isopleths. We used a movement-based KDE (Benhamou, 2011) to estimate UD for highly autocorrelated locations (recorded every one to ten minutes). For locations recorded at larger time intervals, we used the classical location-based with a smoothing value equal to $href/2$, as it appeared that this value provided the best smoothing (according to our own and (Monsarrat et al., 2013's tests). We also took into account the relief to estimate the areas of UD in the Pyrenees (an option available in Benhamou (2011)'s BRB/MKDE program that can apply to any KDE and based on ASTER digital elevation model), but not in the Causses where the landscape is globally flat.

2.5. Classification of free-ranging vultures' behaviours

We defined four classes of behaviours in two groups: on the ground (standing and eating), and in flight (flapping and gliding) (details in Appendix B). We carried out experiments involving captive or semi-captive individuals equipped with the same device as those used on free-ranging individuals, to create a "reference catalogue" associating the typical accelerometric signature of an individual while performing a given behaviour. For ground-related behaviours, we filmed four birds attending a feeding event in a large aviary (200m²) at the park of "Le Puy du Fou" (Les Epesses, France). For flying behaviours, we used two birds at the park "Le Rocher des Aigles" (Rocamadour, France), whose flights were filmed twice with on-board miniature video-cameras attached to the devices (Williams et al., 2015).

Then, for each class of behaviour we computed the frequency distribution of both the overall dynamic body acceleration (ODBA) in a vectorial form (hereafter referred to as ODBA_v; Gleiss et al., 2011) and the instantaneous ground speed (computed by the GPS unit) to determine the threshold values discriminating each behavioural class (Appendix B). We then annotated

each GPS location of the free-ranging vultures, for which acceleration data were available, by applying the predefined threshold values of $ODBA_v$ and ground speed to define the most likely behaviour of the bird at that moment.

2.6. Environmental annotation

We annotated the GPS locations with meteorological parameters using the Env-DATA track annotation tool of Movebank (Dodge et al., 2013). The longitudinal (u) and latitudinal (v) components of the wind recorded at 10 m above ground, along with the thermal and orographic updraft speeds, were tri-linearly interpolated based on weather data provided by the European Centre for Medium-Range Weather Forecasts (ECMWF) Global Atmospheric Reanalysis (spatial resolution of 0.75° , i.e. approximately 80 km, and temporal resolution of 3 or 6 hours) for each GPS location. We then determined the bird-wind angle by subtracting the wind direction to the bird heading at each location. Following Safi et al., (2013) recommendations, we computed the amount of wind-support (i.e. tailwinds) and crosswinds (i.e. side winds) using instantaneous GPS-based measures of the flight direction and speed of birds instead of computing these flight features from successive GPS locations.

2.7. Time and energy budgets

Once each recorded location of a free-ranging vulture for which acceleration data were available was annotated with a class of behaviour and environmental conditions, we computed energy-time budgets along with summary statistics related to the individuals' flight. In order to get consistent results, we only considered days for which we recorded locations for at least eight hours with a minimum rate of 1 location per 20 minutes. We discriminated the various behavioural classes using acceleration data to compute the time budget. We also discriminated between the behaviours in the vicinity of the known communal roosts and nests and the behaviours recorded outside these areas. For each bird and each day, we computed the number of occurrences of each class of behaviour. We also computed the number of daily flight bouts, hence so as to infer the number of 'take-off/landing'. As a proxy of energy expenditure, we computed the mean $ODBA_v$ of the individual while flying vs on the ground (outside the roosting and nesting areas). To estimate a daily time and energy budget at the 'population' level, we first computed the relative proportion of time spent gliding, flapping, eating and resting per day by combining all the individuals' time-budgets per study area ($n =$

12 in the Grands Causses, n = 12 in the Pyrenees). In a second step, we approximated the daily energy expenditure of vultures in both regions, by multiplying the proportion of time spent in each class of behaviour and the corresponding amount of energy expenditure empirically measured (from heart rates) on captive griffon vultures (gliding = 2.03 W.kg⁻¹, flapping = 4.39 W.kg⁻¹, running = 4.21 W.kg⁻¹, resting = 2.03 W.kg⁻¹; (Duriez et al., 2014).

2.8. Flight movement parameters

We computed a set of movement parameters to summarize the daily flight activity of vultures. We identified both the first and the last phases of flight, so that we could determine the location of the individual's 'nocturnal' roost(s), along with the time of departure and arrival from and to this (these) site(s). We computed the daily distance travelled by summing the distances between the successive GPS locations recorded all day long. We also computed the daily displacement as the bee-line distance between the roosts of 'first' departure and 'last' arrival. The maximum displacement distance was computed as the bee-line distance between the departure roost and the farthest location of the day. We also computed the daily mean speed (total distance travelled per day divided by the total time spent in flight, hereafter called 'cross-country speed') of the bird and its mean altitude above the ground along its foraging trip. The path tortuosity was measured as a straightness index (SI) (Benhamou, 2004), dividing the bee-line distance between the departure and the arrival locations by the distance travelled. We assumed that vultures performed locally oriented path with a more or less high degree of randomness, depending on whether individuals were searching for more or less (un)predictable food resources, or flying from/to their colony regularly as central-place foragers. We also calculated the SI for each flight bout to obtain straightness estimates at a finer scale.

Table 1. Comparison of home ranges' size (km²) between vultures in the Causses (n=12) versus in the Pyrenees (n=12) (mean \pm SD), in summer vs in winter. Both the core and the home range areas, respectively encompassed within the 50% and 95% of the utilization distribution isopleths (UD 50 and UD 95) are presented.

Home range size	Causses	Pyrenees	T-test	p value
Summer				
UD 50	175.02 \pm 101.96	206.18 \pm 154.64	-0.68	0.50
UD 95	1501.27 \pm 815.36	2302.41 \pm 938.42	-2.64	< 0.05
Winter				
UD 50	175.02 \pm 101.96	206.18 \pm 154.64	-4.05	< 0.01
UD 95	1501.27 \pm 815.36	2302.41 \pm 938.42	-3.18	< 0.01

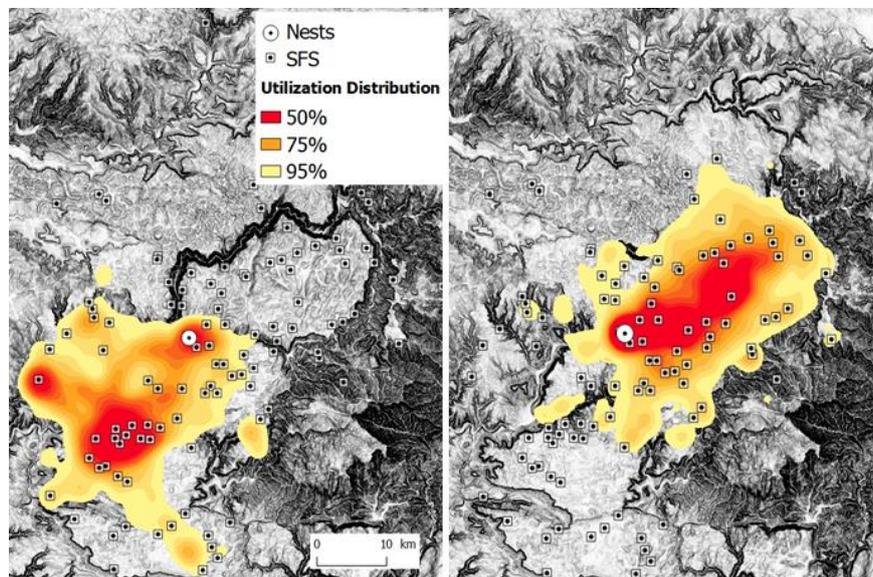


Fig. 1. Example of the home ranges of two adult Griffon vultures in the Causses.

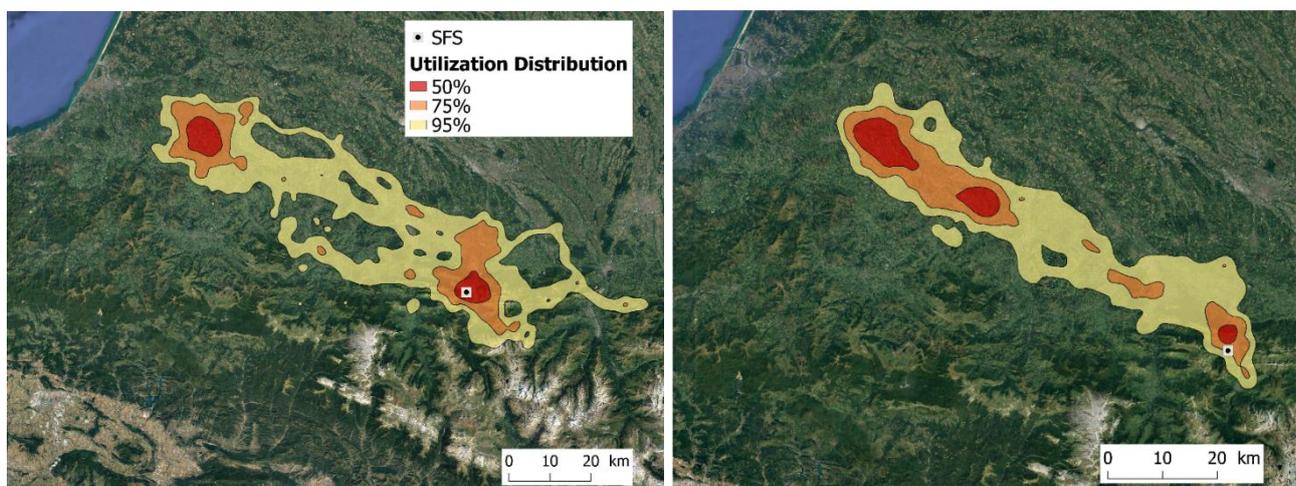


Fig. 2. Example of the home ranges of two adult Griffon vultures in the Pyrenees.

2.9. Statistical modelling of the effect of environmental conditions on flight

We estimated the relation between the following external factors: the availability of tailwind, crosswinds, and both thermal and orographic uplifts, and the following flight parameters: flight duration, daily distance travelled, and altitude above ground. For each aerological parameter, we considered its cumulative effect at a daily scale (i.e. by summing the values recorded during the flight), and its mean impact on the flight parameters (i.e. by averaging the values for each day). We built linear mixed effects models (LMM; lmer package lme4) (Zuur et al., 2009), considering the individual as a random factor since the daily tracks of a focal bird may not be independent. The effect of the aerological variables was tested for each flight parameter, separately. All the statistical analyses were performed using R (v3.2.2; R Core Team, 2015). The results provided below as $x \pm y$ correspond to mean \pm standard deviation based on between-individual variation.

3. RESULTS

3.1. Home ranges (H1.1 - 1.3)

Vultures showed larger prospecting ranges in the Pyrenees than in the Causses (H1.1), regarding the size of both the core area (within 50% UD isopleths, UD50) and the whole home range (within 95% UD of isopleths, UD95), in both seasons. In summer, UD50 and UD95 were in average 15% and 35% larger in the Pyrenees than in the Causses, respectively (Table 1). In winter, UD50 and UD95 were in average 74% and 72% larger in the Pyrenees than in the Causses, respectively (Table 1).

In both regions, the size and the shape of the home ranges varied between the individuals. In the Grands Causses, whereas all the tracked vultures were breeders, the home ranges were not centred on the nesting area but extended towards different directions depending on the individuals (Fig. 1). The core areas always encompassed the vultures' nests, and a more or less large proportion of the canyons and of the supplementary feeding stations, depending on the individuals. Whereas a few vultures showed a single core area, most of them spent half of their activities within distinct areas centred either on the colony or on SFS,

Table 2. Comparison of flight parameters, time and energy budgets between vultures in the Causses (n=12) versus in the Pyrenees (n=12) in summer (mean + SD). * *Ground, outside the nesting and roosting areas.*

	Grands Causses	Pyrenees	Student t-test	p value
Daily activities and Time budget				
Ground vs Flight (%)	15.74 ± 3.06	43.61 ± 11.72	-9.77	< 0.01
Ground* vs Flight (%)	14.82 ± 3.45	46.24 ± 10.38	-8.17	< 0.01
Ground* vs Roosting (%)	51.64 ± 10.18	72.93 ± 15.99	-3.89	< 0.01
Ground* duration (h)	1.01 ± 0.25	3.92 ± 1.60	-6.24	< 0.01
Flight duration (h)	5.45 ± 0.51	3.89 ± 1.08	4.49	< 0.01
Flight with flapping (%)	54.01 ± 3.66	24.46 ± 8.26	11.33	< 0.01
Flapping vs Soaring (%)	12.04 ± 1.11	8.83 ± 2.32	4.34	< 0.01
Ground* with eating (%)	62.07 ± 9.03	29.70 ± 10.39	8.15	< 0.01
Eating vs Standing (%)	32.99 ± 6.92	10.28 ± 3.22	10.30	< 0.01
Daily flight parameters				
Time of take-off (decimal, UTM)	7.60 ± 0.22	6.85 ± 1.07	2.38	< 0.05
Time of landing (decimal, UTM)	16.15 ± 0.40	16.85 ± 0.80	-2.74	< 0.05
Number of flight phases	5.05 ± 0.86	9.45 ± 2.29	-6.24	< 0.01
Total duration (h)	5.45 ± 0.51	3.89 ± 1.08	4.49	< 0.01
Total distance travelled (km)	130.16 ± 9.66	56.75 ± 15.16	14.15	< 0.01
Roost displacement (km)	9.59 ± 2.40	16.79 ± 4.41	-2.18	0.05
Maximum displacement (km)	28.26 ± 6.38	22.85 ± 10.09	1.57	0.13
Cross-country speed (km.h ⁻¹)	48.93 ± 2.69	40.22 ± 3.32	7.06	< 0.01
Altitude above ground (m)	366.25 ± 40.10	212.31 ± 26.44	11.10	< 0.01
Straightness Index	0.38 ± 0.02	0.26 ± 0.03	11.46	< 0.01
Intra-phase parameters				
Ground duration (out of roosts) (h)	0.55 ± 0.20	0.65 ± 0.14	-6.24	< 0.01
Flight duration (h)	1.35 ± 0.25	0.57 ± 0.07	8.49	< 0.01
Distance travelled (km)	29.68 ± 4.52	16.45 ± 4.41	7.26	< 0.01
Straightness Index	0.37 ± 0.03	0.51 ± 0.05	-7.82	< 0.01
Energy expenditure				
Ground* ODBA _v	0.15 ± 0.03	0.07 ± 0.03	6.52	< 0.01
Flight ODBA _v	0.11 ± 0.01	0.10 ± 0.01	4.84	< 0.01
Gliding (W.Kg ⁻¹ .day ⁻¹)	150.6	99.6		
Flapping (W.Kg ⁻¹ .day ⁻¹)	44.4	20.8		
Eating (W.Kg ⁻¹ .day ⁻¹)	21.8	20.0		
Resting (W.Kg ⁻¹ .day ⁻¹)	24.5	84.1		
Total (W.Kg ⁻¹ .day ⁻¹)	241.4	224.5		

separated up to 70 km from each other. In the Pyrenees, the home ranges extended mainly along an E-W axis, from the Ossau Valley to the Basque Country (Fig. 2). The Pyrenean individuals showed home ranges including two main, far apart core areas, one located around the Ossau Valley, and another one situated in the Basque Country (H1.2) (Fig. 2).

As predicted, vultures' home ranges varied across seasons in both study areas (H1.3). In the Causses, UD50 were 44% smaller in winter than in summer, whereas in the Pyrenees UD50 were 46% larger in winter than in summer (H1.3) (Table 1). In the Causses, UD95 were 31% smaller in winter than in summer, whereas in the Pyrenees UD50 were 39% larger in winter than in summer (H1.3) (Table 1).

3.2. Movement parameters (H2.1 – 2.3)

Whereas vultures covered 2.2 * larger daily distances in the Causses than in the Pyrenees (130.2 ± 9.7 km vs 56.7 ± 15.2 km) (H2.1), the individuals flew within similar distances of their roost of departure (maximum displacement: 28.3 ± 6.4 km vs 22.9 ± 10.1 km; Table 2 and Fig. 3) (H2.2). The Pyrenean individuals flew at lower cross-country speed (48.9 ± 2.7 km.h⁻¹ vs 40.2 ± 3.3 km.h⁻¹), at lower altitude (212.3 ± 26.4 m vs. 366.3 ± 40.1 m; Table 2 and Fig.3), and showed higher index of straightness (SI) during their flight bouts (0.51 ± 0.15 vs 0.37 ± 0.03 ; Table 2 and Fig.4) (H2.3).

3.3. The effect of environmental conditions on flight movements (H3.1 – 3.2)

We found significant positive effects of both the daily cumulative and the daily mean of thermal uplift speed on vultures' daily flight parameters, regardless the study area (Fig. 5 and Table 3) (H3.1). The daily flight duration was positively related to the daily cumulative thermal speed ($\beta = 0.55$, $p < 0.001$; Fig.7, Fig. 6 and Table 3) (H3.1). We also found a significant positive relationship between the daily cumulative thermal uplift speed and both the daily distance travelled ($\beta = 31.11$, $p < 0.001$) (H3.1) and the altitude above ground during flight ($\beta = 61.75$, $p < 0.001$; Fig 5 and Table 3). The daily distance travelled was negatively correlated with the daily cumulative tailwind ($\beta = -10.21$, $p < 0.001$) and orographic uplift speed ($\beta = -8.38$, $p < 0.001$; Fig 5 and Table 3). The flight height above ground was positively related with the daily thermal speed ($\beta = 61.75$, $p < 0.001$) and negatively linked with orographic uplift speed ($\beta = -51.45$, $p < 0.001$; Fig 5 and Table 3) (H3.2).

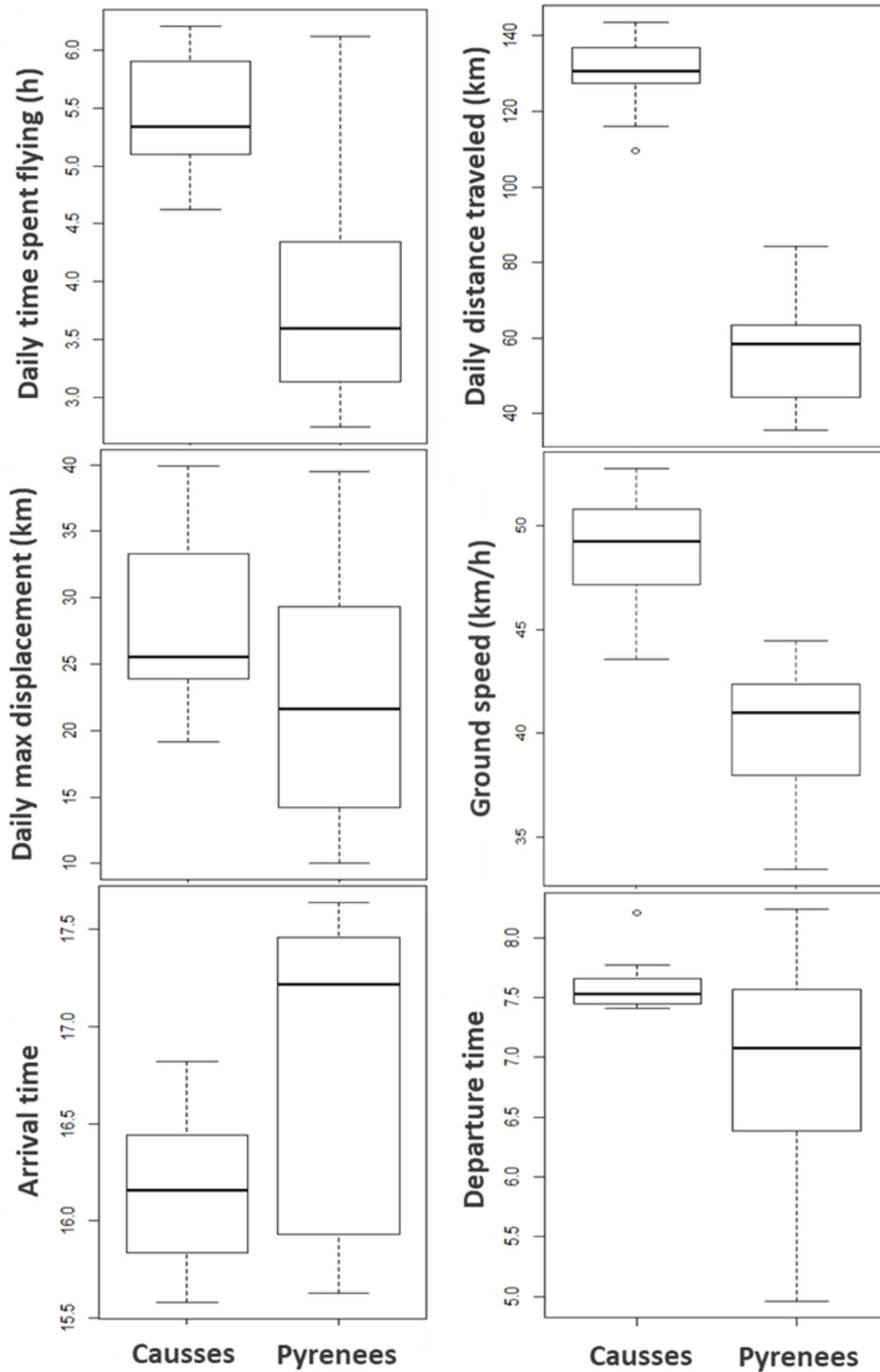


Fig. 3. Significant differences in the daily flight parameters of free-ranging griffon vultures tracked in the Causses (n = 12) versus in the Pyrenees (n = 12).

We found no significant effect of daily crosswind and vultures' flight parameters (Fig. 5 and Table 3).

3.4. Time and energy budgets (H4.1 – 4.3; H5)

Whereas birds in the Causses spent 1.4 * more time flying per day and twice more time per flight bout than birds in the Pyrenees, they started flying one hour later in the morning and went back to their nocturnal roost half an hour earlier in the evening (Table 2; Fig. 3 and Fig. 4) (H4.1). The Pyrenean vultures spent almost half of their daily time budget on the ground (outside the roosting and the nesting areas), i.e. three times more than the individuals in the Causses (Table 2 and Fig. 7) (H4.2). While on the ground, the proportion of time eating was three times larger in the Causses than in the Pyrenees (Table 2, Fig. 7) (H4.2). On average, the Pyrenean individuals took-off 9.5 ± 2.3 times a day, almost twice than in the Causses (Table 2 and Fig. 4). The birds used the flapping mode 26% more in the Causses than in the Pyrenees (H4.3) (Table 2 and Fig. 4).

Vultures in the Causses expended higher amount of energy than the Pyrenean individuals while being on the ground (outside the nesting and roosting areas; $ODBA_v = 0.15 \pm 0.03$ vs 0.07 ± 0.03) and during flight ($ODBA_v = 0.11 \pm 0.01$ vs 0.10 ± 0.01 ; Table 2 and Fig. 8) (H5). Regarding the daily time budget at the 'population' level, the Pyrenean vultures spent lower energy expenditure than the individuals in the Grands Causses (estimated to 224.5 vs 241.5 $W.kg^{-1}.day^{-1}$; Fig. 7 and Table 1).

4. DISCUSSION

4.1. Inter-population variability in home range patterns

As predicted (H1.1), vultures showed smaller core and home range areas in the Causses than in the Pyrenees. In the Causses, birds oriented their foraging movements around a central place (i.e. the nest or the main roosting area) and visited the specific areas where they had a high probability to find food, as observed in other central-place foragers such as albatrosses (Pinaud and Weimerskirch, 2007). In the Pyrenees, vultures used home ranges including two main core areas: a first core located around the Ossau Valley, and a second core generally in the Basque Country. These dual cores reflected that birds commuted between two main

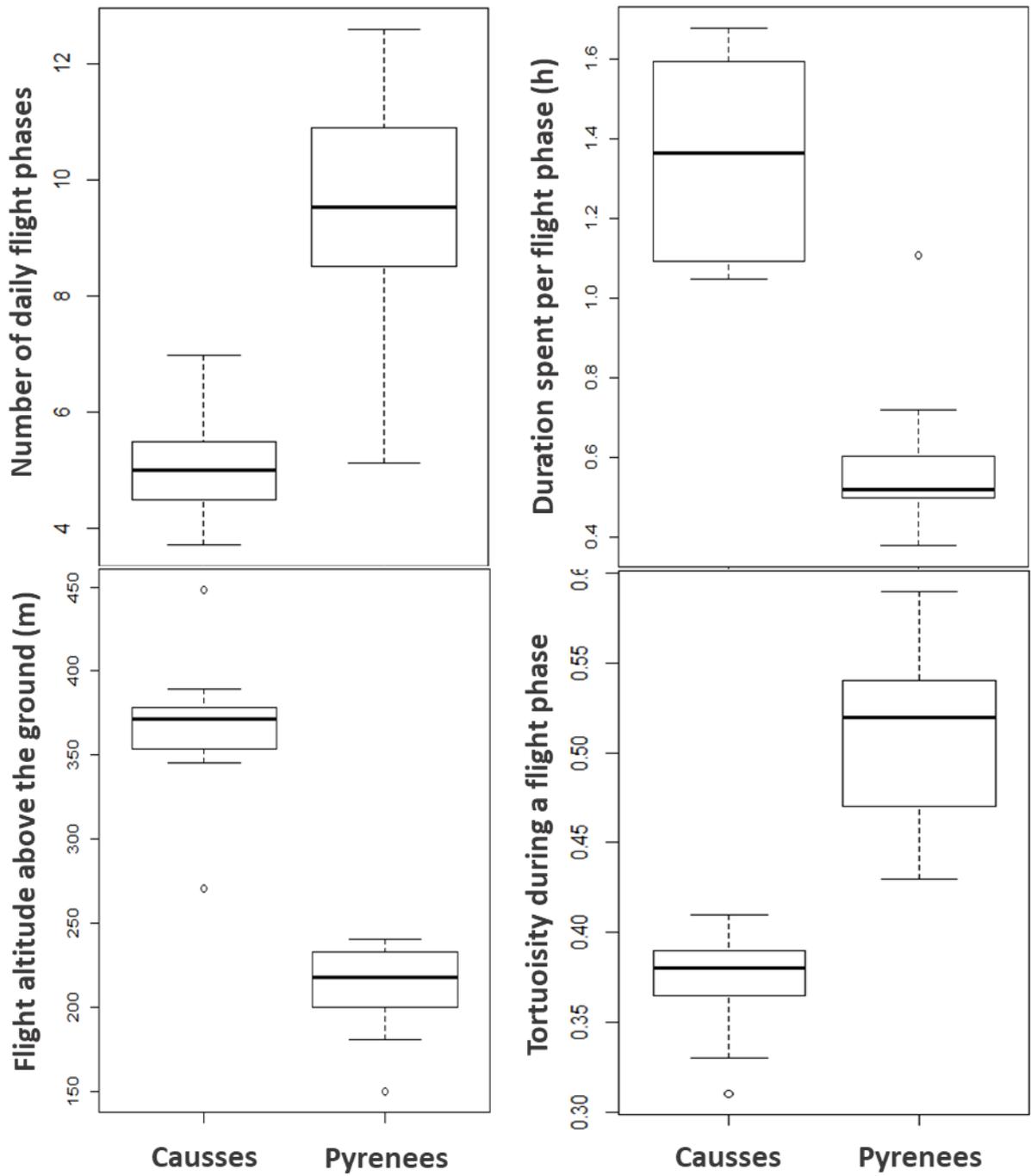


Fig. 4. Significant differences in the vultures' flight parameters at the scale of flight bouts between the individuals in the Causses (n = 12) versus in the Pyrenees (n = 12).

areas, at c. 80 km distance, not necessarily behaving as strict central-place foragers. Commuting movements between neighbouring areas were also found in Griffon vultures in Europe, as a response to different scenarios of domestic carcasses availability (e.g. in Spain, (Margalida and Colomer, 2012) in Italy and Croatia towards the Austrian Alps, (Susic, 2000). Rüppell's vultures (*Gyps rueppelli*) and Andean condors (*Vultur gryphus*) have also found to perform commuting, the later crossing over the Andean Cordillera daily to reach their feeding areas (Kendall et al., 2014; Lambertucci et al., 2014). According to their models, Margalida and Colomer (2012) suggested that food shortages constrained Griffon vultures to shift or increase their spatial distribution to search for suitable alternative areas where food resources are sufficient. Such processes are very likely to explain the larger range of vultures in the Pyrenees.

As predicted (H1.2), we found that vultures' home ranges were season-dependent. In the Causses, vultures used smaller home ranges in winter than in summer, likely to reflect worse weather (e.g. rain) and aerological conditions (e.g. thermal uplift less strong and available) limiting their movements. Our results are in agreement with the relationship (Dodge et al., 2014) found between home range size of Turkey vultures and local temperatures (positively correlated with thermal uplifts) in the breeding areas. Moreover, vultures in the Causses were not constrained to search for food far away from the colony since SFS were supplied with carcasses throughout the year in the vicinity of the colony, especially during the lambing season in winter, with higher livestock mortality (Bosè and Sarrazin, 2007). Conversely, vultures used larger home ranges in winter in the Pyrenees, likely to reflect the seasonality of husbandry practiced in the region (Cassaigne, 2013). Our results suggest that, whereas the Pyrenean vultures can find food resources locally in the mountain pastures in summer (i.e. during the period of transhumance), they have to visit wider areas extending west, east and/or south in winter, to increase their chance to find food. In the French Pyrenees, there are large populations of wild ungulate (e.g. Pyrenean chamois *Rupicapra pyrenaica*, Red deer *Cervus elaphus*) and carrions provided by natural mortality or hunting practices should be part of the diet of vultures (Margalida et al., 2011). (Mateo-Tomás and Olea, 2010) showed that griffon vultures in the Cantabrian Mountains (Spain) adjusted their ranges to hunting areas, both spatially and temporally.

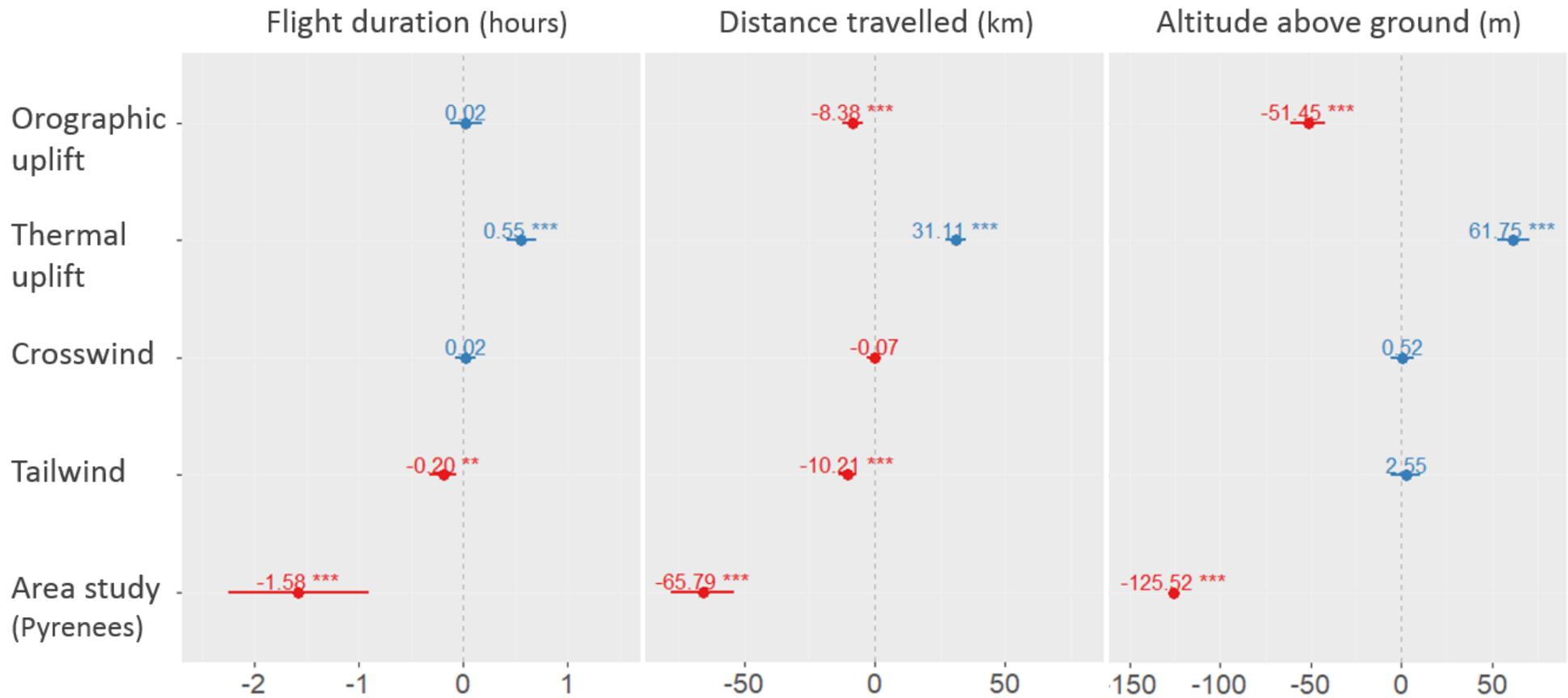


Fig. 5. The effect of environmental factors on vultures' flight parameters during summer (n = 12 individuals in the Causses and n = 12 in the Pyrenees). Each graphic shows the estimated coefficients (of linear mixed models) of the aerological variables in relation to a given flight parameter. Blue and red represent the negative vs the positive relation between the focal environmental factor and the flight parameter.

4.2. Inter-population variability in the daily flight movements

Contrary to our expectations (H2.1), vultures travelled significantly larger daily distances in the Causses than in the Pyrenees, in relation to a larger amount of time spent flying and higher cross-country speeds. We suppose that birds in the Causses spent extra time flying thanks to better meteorological and aerological conditions than in the Pyrenees, allowing them to use the energy-saving thermal soaring flight mode for extended time-windows.

Our results also invalidated our prediction (H2.2) that the Pyrenean vultures would spend more time searching for carcasses and would patrol their environment at larger distances from their roost to increase the probability to find a dead animal, considering the unpredictability of the spatio-temporal distribution of non-managed food resources. Yet, since most of the vultures tracked in the Pyrenees were non-breeders or failed-breeders, the movement patterns we observed may reflect a release of the constraint to find food for their chick, hence no need to return to the nest and no restriction of the time in flight. Moreover, attending one feeding event a day, even fasting for several days, had already been reported in non-breeder griffon vultures (Spiegel et al., 2013).

Although vultures covered larger daily distances in the Causses, they showed similar daily maximum displacements than the Pyrenean individuals. This finding, and the fact that, as mentioned above, vultures exploited smaller ranges in the Causses, may be related to the higher density of food resources available through the network of SFS in the Causses. The lower value of straightness index of flight bouts for vultures in the Causses support our prediction (H2.3) that these individuals would be more prone to perform tortuous flight in a context of supplementary feeding. Our results corroborated recent findings that vultures are more likely to behave routinely when food is spatially and temporally predictable (Fluhr et al. 2017) and to update the information about the availability of carcasses and/or about the behaviour of their conspecifics (Harel et al., 2017). At the daily scale (i.e. the SI computed by including all the flight bouts of the day), the higher value of SI in the Pyrenean vultures may reflect the commuting flights they undertook between the Ossau valley and the Basque Country assumed to increase their chance to find food and/or better aerological conditions.

Table 3. The effect of environmental factors on vultures' flight parameters during summer, including the individuals of both study areas (n = 12 individuals in the Causses, n = 12 in the Pyrenees). Each row shows the estimated coefficients (β) of the linear mixed models (Lmm) for each factor. R^2_m and R^2_c represent the marginal and the conditional squared correlation, respectively. Light and dark grey rows respectively show the estimated coefficient taking into account the daily cumulative vs the daily mean effect of each environmental factor (i.e. the daily sum vs daily mean of the coefficients of each aerological factor). * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Dependent variable	Area study	Tailwind	Crosswind	Thermal uplift	Orographic uplift	R^2_m	R^2_c
Duration (h)	-1.58***	-0.20***	0.02	0.55***	0.02	0.25	0.37
Distance (km)	-65.79***	-10.21***	-0.07	31.11***	-8.38***	0.94	0.99
Altitude (m)	-125.52***	2.55	0.52	61.75***	-51.45***	0.88	0.99
Duration (h)	-1.79***	-0.16***	-0.05	0.06	-0.03	0.19	0.30
Distance (km)	-72.04***	-6.14***	-0.75	12.20***	-4.19**	0.98	0.99
Altitude (m)	-117.13***	7.44**	3.03	33.32***	-34.84***	0.91	0.99

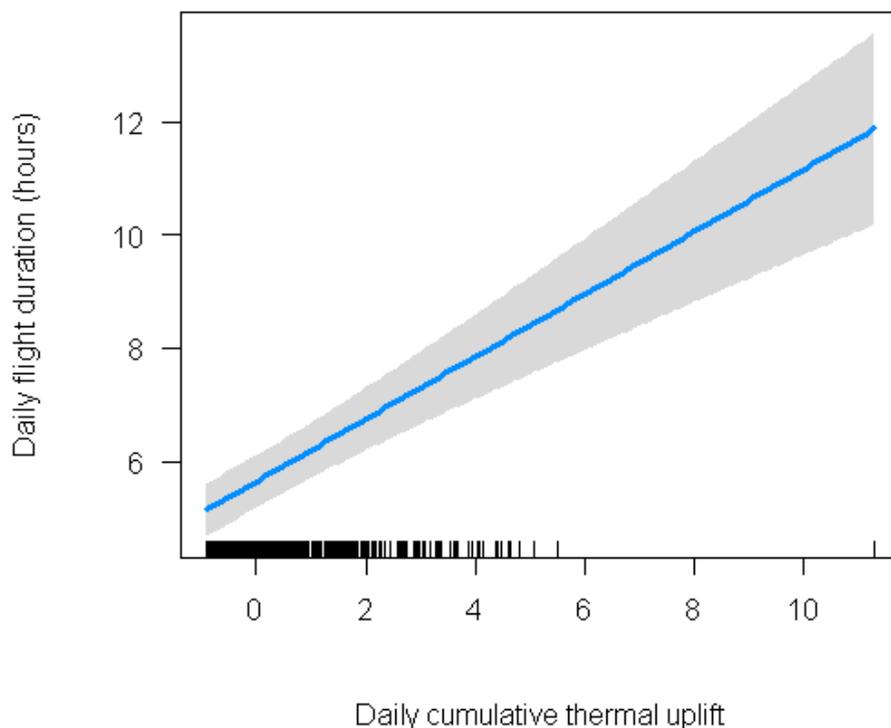


Fig. 6. LMM predicted vultures' flight duration (with a 95% confidence interval) as a function of the daily availability of (scaled) cumulative thermal uplift, in summer (n = 12 individuals in the Causses and n = 12 in the Pyrenees). Each black line represents a daily flight.

4.3. Environmental drivers of daily flight movements

As expected (H3.1 and H3.2), the variations recorded in vultures' flight parameters were related to the local aerological conditions, corroborating recent findings among flying organisms (Safi et al., 2013; Hernández-Pliego et al., 2017; Poessel et al., 2017; Vansteelant, Kekkonen and Byholm, 2017). More specifically, we found a positive effect of the daily cumulative thermal uplift speed on birds' daily flight duration and distance travelled. The lower flight altitude of the Pyrenean birds should reflect their use of orographic uplift (slope-soaring) created above the contours of the mountainous terrain, hence taking advantage of the favourable aerological conditions close to the ground. The negative effects of the daily cumulative orographic uplift speeds on the flight altitude of vultures in the Pyrenees corroborate our prediction (H3.2). Conversely, the higher flight altitude of birds in the Causses is likely to reflect their preferential use of thermals to cover larger distances, as shown by the positive effect of the daily cumulative thermal uplift speed on both vultures' flight altitude and the daily distance they travelled. The significant effects of both types of uplift on vultures' flight parameters regardless the study area show that birds rely on orographic as well as thermal soaring in the Causses and in the Pyrenees, with a preferential use that should depend on the landscape and on the aerological conditions encountered. Similar results were recently found in the California Condor (Poessel et al., 2017).

Contrary to our expectation (H3.1) we did not find a significant negative effect of crosswinds on vultures' flight parameters, which was shown in recent studies in birds (Amélineau et al., 2014; Klaassen et al., 2011; Vansteelant et al., 2017). Considering both the heterogeneity and the complexity of the topography in the study areas, the prediction of the local wind and uplift forcing is very challenging. Furthermore, the coarse resolution of the environmental data we used to annotate the GPS locations may explain the lack of significant effects of wind conditions on the individuals' daily flight parameters. Aerological events, possibly changing every minute (Shepard et al., 2016), are much more dynamic than the 3-hour time window we used to estimate the wind components. The next step would be to estimate both the aerological conditions at finer spatio-temporal scales, following (Bohrer et al., 2012).

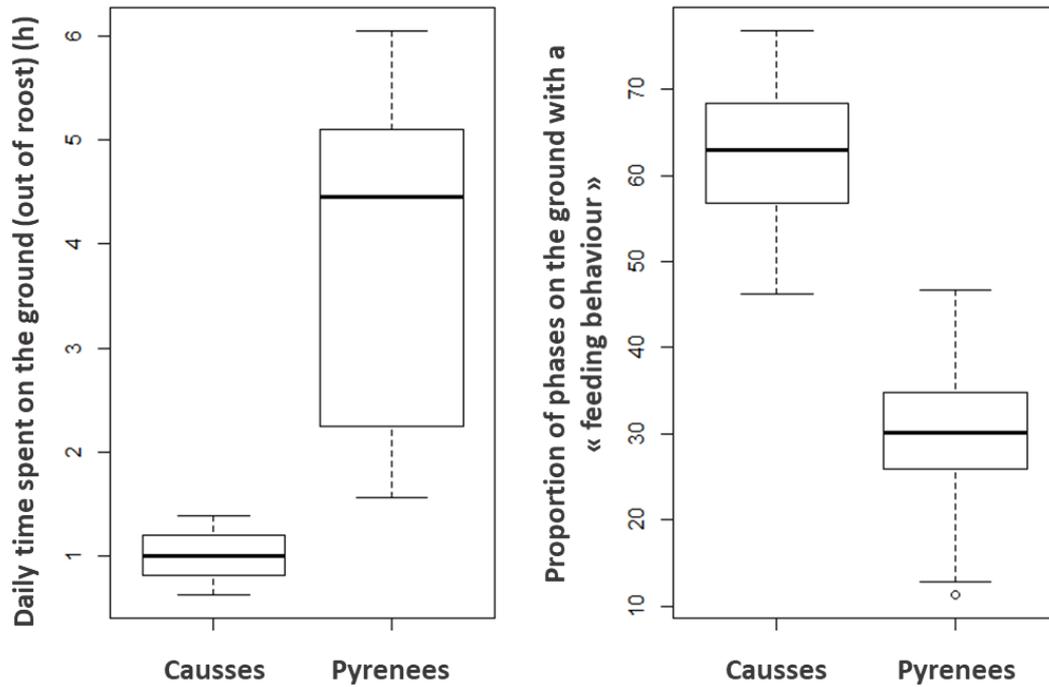


Fig. 7. Significant differences of time budgets on the ground between individuals in the Causses (n = 12) *versus* in the Pyrenees (n=12). Proportion are given in %.

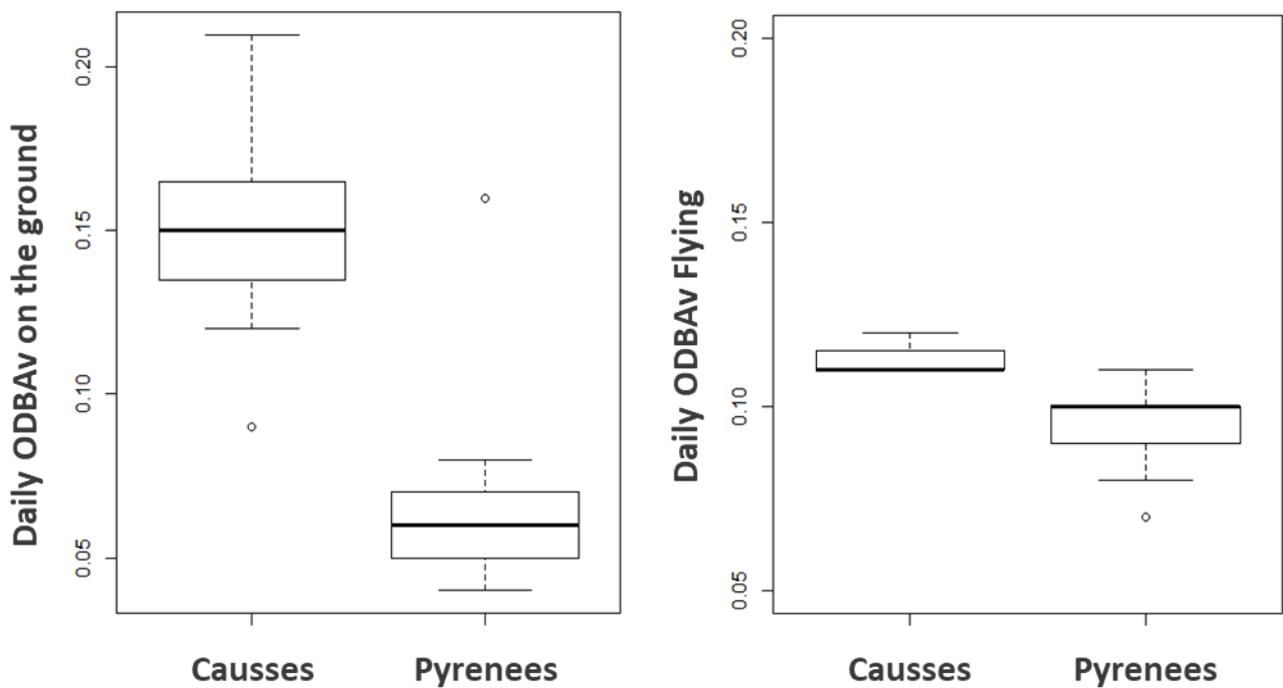


Fig. 8. Significant differences of energy-budgets on the ground and while flying between individuals in the Causses (n = 12) *versus* in the Pyrenees (n=12).

4.4. Inter-population variations in time and energy budgets

Our results highlighted that each population used distinct strategies by allocating time and energy differently to their daily activities (H4.1 and H4.2), very likely to reflect the different local environmental conditions and their internal state (here, the difference of breeding status; (Nathan, 2008)). As expected (H4.1), we showed that the Pyrenean individuals took-off earlier from their departure roost in the morning, and reached their nocturnal roost later. These findings should reflect the differences in topography between the two study areas, inducing specific regional aerological conditions the individuals have to cope with. While in summer thermal updrafts tend to take place in the late morning (because of the smaller differences between the air and the ground temperatures), orographic updrafts tend to establish earlier and to last later in the evening. These hypothetical distinct patterns of wind and uplift availability within the two regions may explain the different flight schedules of the individuals. It may also be related to the finding that hungry vultures tend to depart earlier from their roost than the satiated individuals (Spiegel et al., 2013).

While the Pyrenean birds spent half of their time on the ground, the individuals in the Causses spent only 15% of their time standing out of the roosting or nesting areas (H4.2). Such differences in time investment on the ground vs in flight may again reflect distinct breeding status of the individuals between the two study areas. As breeders, Caussean vultures have to forage not only to fulfil their own energy requirements but also their offspring's demands. Sunnier weather conditions in the Causses could also explain the higher proportion of time the Caussean birds investigated in flight, and conversely. Moreover, Caussean vultures were found to eat more often and to expend more energy during the phase they spent on the ground. We supposed that the individuals in the Causses mainly land outside the roosting areas to eat, whereas the Pyrenean vultures could also be constrained to land more often because of less favourable weather conditions. Likely to attend feeding events at SFS, vultures in the Causses may eat more often but may also invest more energy to gain access to the carcasses by competing with conspecifics (Duriez et al., 2012).

Contrary to our expectations (H4.3), we found that the individuals in the Causses used a significantly higher proportion of time flapping than the Pyrenean birds, and performed less

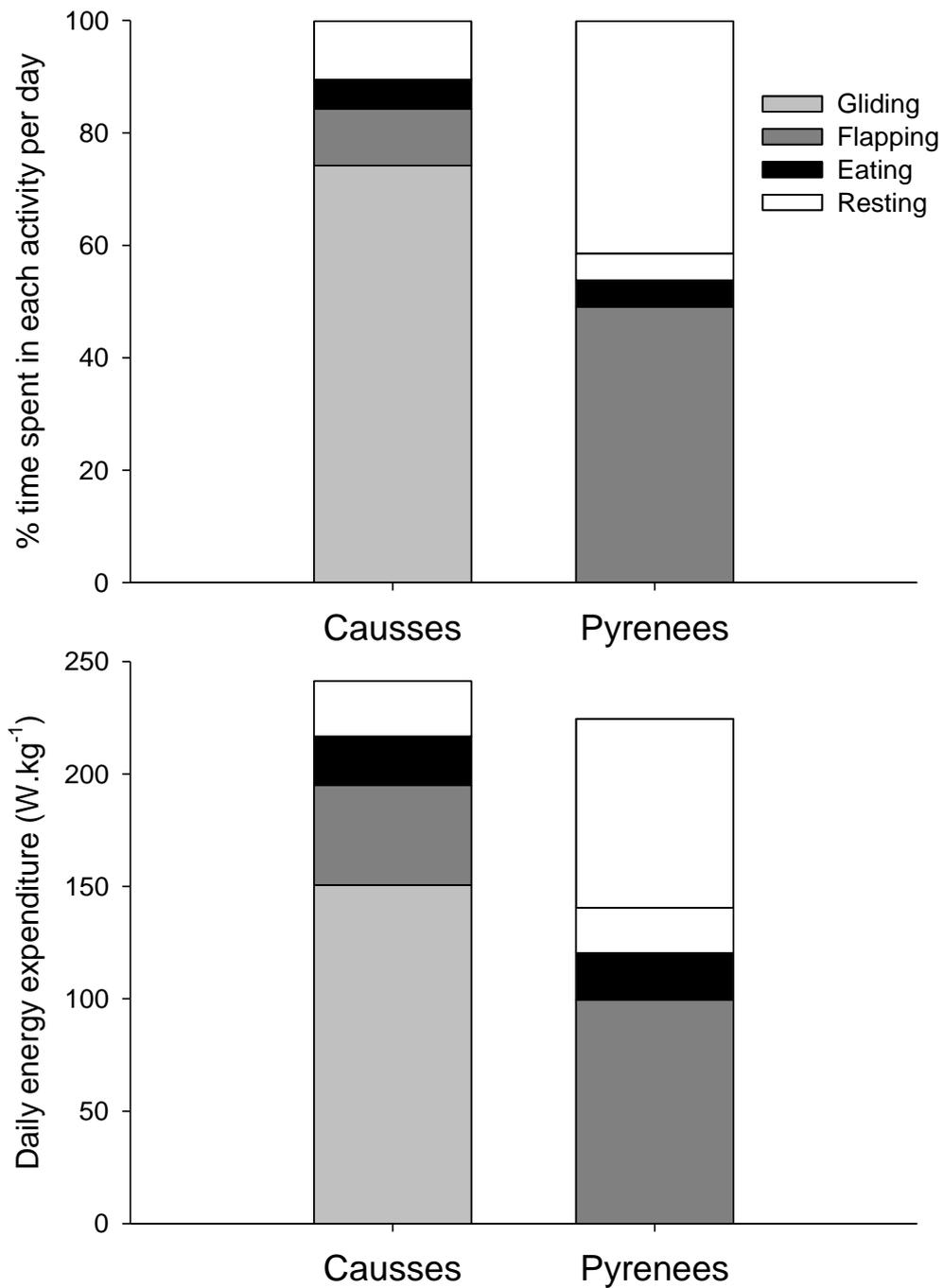


Fig. 9. Daily time- and energy-budgets of the vultures in the Causses (mean values estimated from $n = 12$) versus in the Pyrenees ($n = 12$).

numerous but longer flight bouts. We could hypothesize that the Pyrenean vultures managed to take-off and land without flapping, taking advantage of steep slopes along the mountain ridges, contrary to the individuals in the Grands Causses that should mostly use flapping to take off from a relatively flat ground (i.e. the large plateaus) except when roosting in the canyons.

Overall, we found that the individuals in the Causses spent slightly higher daily energy expenditure than the Pyrenean vultures (H5). This should be linked to the breeding status of the former *versus* non-breeding status of the latter. Nevertheless, it is generally assumed that breeding birds spend much more energy than non breeders (typically twice or more) (Drent and Daan, 1980). Indeed, breeders should invest more time flying making more daily foraging bouts, and more energy on the ground by competing with conspecifics to access high-quality food (Duriez et al., 2012). Nevertheless, the small difference in energy expenditure we found between the two populations would rather reveal that either the breeding vultures from Causses are very efficient at saving energy; either non-breeders from the Pyrenees struggle to find food in a depleted environment.

4.5. Perspectives

It may be interesting to compare the utilization distribution (UD) while flying with the individual's energy landscape, as proposed by Scharf et al., (2016). These authors highlighted a negative relationship between the proportion of time spent within an area and the amount of energy the animal spent there. We expect similar results in vultures, with highly energetically-demanding behaviours such as take-off or flapping flight, negatively related with the time invested within these activities. Nevertheless, such relations have to be explored carefully. In scavengers, the individuals use a lot of energy while interacting with conspecifics and other competitors during a feeding event. Hence, the sites where vultures spend a higher proportion of time (e.g. at SFS) are likely to lead to variable levels of energy expenditure depending on the level of interaction/competition between the individuals aiming to access to the food. Information about the true access to the carcass and about the food intakes are thus necessary to estimate the true energy balance of tracked birds, then to highlight the relation between their UD and the energy landscape.

The comparison of vultures' movement patterns and both their time and energy budgets under distinct environmental conditions provides a good opportunity to better understand their foraging strategies and the underlying key factors and processes. As suggested by Harel et al. (2016), the differences we observed in vultures' flight parameters and their time and energy investments within daily activities between the two areas, should reflect responses to particular dilemmas (e.g. breeding status) and external factors (e.g. food resources availability) the individuals are coping with. Moreover, information about the amount of food intake of vultures we tracked would be necessary to assess and compare their daily energy balance between the two study areas. To achieve such a goal, we need to record GPS locations and acceleration data at higher resolution, in addition to focal observations during feeding events. Such data would also allow us not only to get accurate information about the vultures' movements, but also to determine accurate values of the environmental conditions in remote and/or difficult sites to access (e.g. canyons and mountainous areas) (Treep et al., 2015). Hence, recording GPS and ACC data at higher spatio-temporal resolution would allow us to better understand the differences in the movement patterns of birds between the two areas, and to highlight the underlying determinant mechanisms.

Acknowledgements

We thank staffs from the Parc National des Pyrenees, the Parc National des Cevennes, the "LPO-Grands-Causse", and "la Maison des Vautours" for their help in the field. The project was funded by ANR Softpop carried out by François Sarrazin and Carmen Bessa-Gomes. JF was funded by Doctoral School Gaia and French national parks (PNC, PNP, PNF).

Data Accessibility

Data used are visible and available to download upon request, in Movebank repository, in the studies "Eurasian Griffon vulture in France (Grands Causse)" and "Eurasian Griffon vulture in France (Pyrenees)".

Supplementary data

The Appendix A can be found p195 in the appendix 4 at the end of the PhD thesis.

Chapitre 5: Prise de décision chez un grand planeur : compromis entre temps, énergie et risque à différentes échelles spatio-temporelles

Dans les deux chapitres précédents, nous avons mis en évidence l'influence des conditions environnementales (disponibilité et prévisibilité des ressources alimentaires, conditions météorologiques) et du statut de reproduction sur l'utilisation de l'espace, les comportements et les dépenses énergétiques aux niveaux individuel et populationnel, chez le vautour fauve dans les Grands Causses et dans les Pyrénées. Le chapitre suivant a pour objectif d'étudier les prises de décision individuelles en termes de résolution du compromis risque-temps-énergie, en réponse au niveau d'incertitude quant aux conséquences de leurs déplacements (e.g. départ de la colonie pour trouver des ressources alimentaires vs retour à la colonie). Il est ici question de mettre en évidence les mécanismes liés à la minimisation des risques et des coûts temporels et énergétiques des vautours en déplacement à plusieurs échelles spatio-temporelles.

Résumé : Selon la théorie de la sélection naturelle, les animaux réalisent des compromis entre risques encourus, temps et énergie dépensés d'une part, et sécurité, nourriture et autres gains obtenus par leurs déplacements, d'autre part. En intégrant des aspects de la biomécanique de vol, de l'écologie du déplacement et du comportement, nous avons étudié comment les oiseaux prennent la décision de se déplacer. Nous avons analysé les variations des trajets en vol à plusieurs échelles spatio-temporelles. Un suivi télémétrique couplé au recueil de données d'accélérométrie de vautours fauves eurasiens (*Gyps fulvus*) en Israël et en France, nous avons étudié les prises de décision des individus en termes de vol plané-glissé (*soaring-gliding*) en comparant les vols entrants *versus* sortants (vers ou à partir d'un reposoir central, respectivement), et les déplacements de prospection alimentaire à l'intérieur du domaine vitaux (jusqu'à 300 km) vs les déplacements à longue distance (plus de 300 km). Nous avons mis en évidence que les déplacements à longue distance et les vols entrants présentent des caractéristiques similaires, comparativement à celles de leurs homologues: les individus réduisent la durée de leurs déplacements en effectuant des vols plus efficaces en termes de plané-glissé, réduisent leur dépense énergétique en minimisant le vol battu, et prennent davantage de risques en augmentant leur angle d'incidence de vol pendant leurs phases de transition entre deux ascendances thermiques. Nous avons montré que l'âge, le statut de reproduction, les conditions aérologiques et l'altitude de vol (mais pas le sexe) influencent les décisions de l'individu en termes de temps et d'énergie investis pendant les phases de vol. Nous supposons en outre que les individus confrontés à des compromis temporels, énergétiques et liés à la prise de risque lors de leurs déplacements prennent des décisions similaires dans un large éventail de contextes écologiques et d'échelles spatiales, vraisemblablement en raison de l'incertitude quant aux conséquences de leur déplacement.

Mots clés : Ecologie du déplacement, Biotélémétrie, Ascendances thermiques, Suivi GPS, Indice de prise de risque en vol, Efficacité du vol plané.

Decision-making by a soaring bird: time, energy and risk considerations at different spatio-temporal scales

Roi Harel, Olivier Duriez, Orr Spiegel, Julie Fluhr, Nir Horvitz, Wayne M. Getz, Willem Bouten, François Sarrazin, Ohad Hatzofe and Ran Nathan

¹ Movement Ecology Laboratory, Department of Ecology, Evolution and Behavior, Alexander Silberman Institute of Life Sciences, The Hebrew University of Jerusalem, Edmond J. Safra Campus, Jerusalem 91904, Israel

² CEFE UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, EPHE, 1919 route de Mende, 34293 Cedex 05, Montpellier, France

³ Department of Environmental Science and Policy, University of California, Davis, CA 95616, USA

⁴ Department of Environmental Science, Policy and Management, University of California, Berkeley, CA 94720, USA

⁵ School of Mathematical Sciences, University of KwaZulu-Natal, Private Bag X54001, Durban 4000, South Africa

⁶ Computational Geo-Ecology, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, University of Amsterdam, Science Park 904, 1094 XH Amsterdam, The Netherlands

⁷ CESCO UMR 7204, MNHN-CNRS-UPMC, 55 rue Buffon, 75005, Paris, France

⁸ Science Division, Israel Nature and Parks Authority, Jerusalem, Israel

Article original publié dans la revue *Philosophical Transactions B*, dans le numéro thématique « Moving in a moving medium : new perspectives on flight »

Harel R, Duriez O, Spiegel O, Fluhr J, Horvitz N, Getz WM, Bouten W, Sarrazin F, Hatzofe O, Nathan R. 2016. Decision-making by a soaring bird: time, energy and risk considerations at different spatio-temporal scales. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 371. doi:10.1098/rstb.2015.0397.

Notes au lecteur: Dans le cadre de cette étude j'ai participé au recueil des données des Causses, au prétraitement de ces données (découpage des déplacements des vautours du/vers la colonie et identification des phases d'alimentation au sol), aux discussions avec nos collègues israéliens et aux relectures de l'article.

Les annexes de l'article sont disponibles en annexe 4 du présent manuscrit p182.

Research



Cite this article: Harel R *et al.* 2016 Decision-making by a soaring bird: time, energy and risk considerations at different spatio-temporal scales. *Phil. Trans. R. Soc. B* **371**: 20150397.
<http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0397>

Accepted: 20 June 2016

One contribution of 17 to a theme issue 'Moving in a moving medium: new perspectives on flight'.

Subject Areas:
behaviour, biomechanics, ecology

Keywords:
movement ecology, biotelemetry, convective thermals, GPS tracking, risk-aversion flight index, soaring–gliding efficiency

Author for correspondence:
Roi Harel
e-mail: roi.harel@mail.huji.ac.il

Electronic supplementary material is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0397> or via <http://rstb.royalsocietypublishing.org>.

Decision-making by a soaring bird: time, energy and risk considerations at different spatio-temporal scales

Roi Harel¹, Olivier Duriez², Orr Spiegel^{1,3}, Julie Fluhr², Nir Horvitz¹, Wayne M. Getz^{4,5}, Willem Bouten⁶, François Sarrazin⁷, Ohad Hatzofe⁸ and Ran Nathan¹

¹Movement Ecology Laboratory, Department of Ecology, Evolution and Behavior, Alexander Silberman Institute of Life Sciences, The Hebrew University of Jerusalem, Edmond J. Safra Campus, Jerusalem 91904, Israel

²CEFE UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, EPHE, 1919 route de Mende, 34293 Cedex 05, Montpellier, France

³Department of Environmental Science and Policy, University of California, Davis, CA 95616, USA

⁴Department of Environmental Science, Policy and Management, University of California, Berkeley, CA 94720, USA

⁵School of Mathematical Sciences, University of KwaZulu-Natal, Private Bag X54001, Durban 4000, South Africa

⁶Computational Geo-Ecology, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, University of Amsterdam, Science Park 904, 1094 XH Amsterdam, The Netherlands

⁷CESCO UMR 7204, MNHN-CNRS-UPMC, 55 rue Buffon, 75005, Paris, France

⁸Science Division, Israel Nature and Parks Authority, Jerusalem, Israel

id RH, 0000-0002-9733-8643; OD, 0000-0003-1868-9750; OS, 0000-0001-8941-3175; WMG, 0000-0001-8784-9354; WB, 0000-0002-5250-8872; RN, 0000-0002-5733-6715

Natural selection theory suggests that mobile animals trade off time, energy and risk costs with food, safety and other pay-offs obtained by movement. We examined how birds make movement decisions by integrating aspects of flight biomechanics, movement ecology and behaviour in a hierarchical framework investigating flight track variation across several spatio-temporal scales. Using extensive global positioning system and accelerometer data from Eurasian griffon vultures (*Gyps fulvus*) in Israel and France, we examined soaring–gliding decision-making by comparing inbound versus outbound flights (to or from a central roost, respectively), and these (and other) home-range foraging movements (up to 300 km) versus long-range movements (longer than 300 km). We found that long-range movements and inbound flights have similar features compared with their counterparts: individuals reduced journey time by performing more efficient soaring–gliding flight, reduced energy expenditure by flapping less and were more risk-prone by gliding more steeply between thermals. Age, breeding status, wind conditions and flight altitude (but not sex) affected time and energy prioritization during flights. We therefore suggest that individuals facing time, energy and risk trade-offs during movements make similar decisions across a broad range of ecological contexts and spatial scales, presumably owing to similarity in the uncertainty about movement outcomes.

This article is part of the themed issue 'Moving in a moving medium: new perspectives on flight'.

1. Introduction

Individuals typically respond to changes in their internal state [1,2] and environment [3,4] by changing their location or behaviour, presumably trying to maximize benefit and minimize the associated costs of time or energy, under the constraints associated with motion and navigation capacities [5]. Superimposed on these plastic responses are innate variations in the tendency of individuals to take risks such as predation, exhaustion, or failure to find food that might lead to starvation [6]. Decisions about when, where and how to move (i.e. the movement mode) can affect their performance, and ultimately fitness. For instance, soaring–

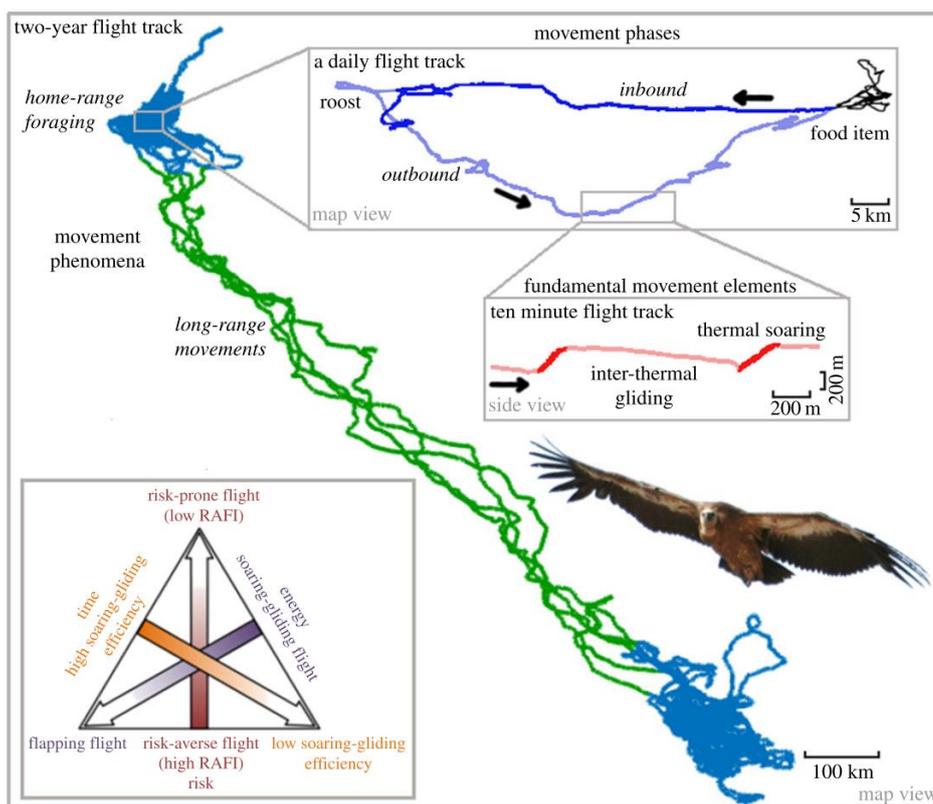


Figure 1. A description of a vulture's track over three spatio-temporal scales, illustrating some basic concepts of soaring–gliding flight. A large-scale movement track reveals different movement phenomena (home-range foraging and long-range movements). Nested within foraging are movement phases, inbound and outbound flights, from and to the central place (roost), respectively. At finer scales, movement phases comprise different fundamental movement elements (thermal soaring and inter-thermal gliding). The triangle on the bottom left represents the trade-off between minimizations of time, energy and risk for soaring–gliding birds. Each of these components is estimated by a proxy, soaring–gliding efficiency, flapping activity and risk-aversion flight index (RAFI), respectively. Arrows represent gradients starting from the best minimization for each component; best time minimization: vultures exhibit high soaring–gliding efficiency resulting in fast cross-country speed; best energy minimization: vultures soar and glide without wing flaps; best risk minimization: vultures glide relatively slowly between thermals (high RAFI).

gliding flight is an energetically efficient movement mode because it decreases energy expenditure by using external energy resources [7–9]. Individuals gain altitude by soaring on ascending air currents, and then glide to achieve horizontal displacement. These ascending currents could be generated by topography or by thermal convective currents (air close to the ground heated by solar radiation). Soaring–gliding species (mostly large birds) spend most of their time foraging within their home range (or in their wintering grounds), with movement at this scale motivated by a diverse set of needs [10,11]. Yet, soaring–gliding flight has been investigated mostly by observing differences among species, and mostly limited to the context of long-distance migration [12–15]. While traditional tracking methods allow biologists to describe space-use patterns of individuals, recent technological advances provide the means to approach the short time-scales at which decision-making takes place. This progress, together with the development of tools for relating movement paths to associated behaviours [16–18] and with environmental factors [19], enables examination of how intrinsic and extrinsic factors affect decision-making and the resulting movement path [20,21].

The dependence of soaring flight on environmental resources places the individual under trade-off constraints of time, energy and risk. In general, flying slower is less risky and energetically cheaper (to a certain minimum speed required for

staying aloft). Shifting from soaring to flapping flight elevates energetic costs but does not necessarily imply faster movement or less risky flight. Similarly, variation in risk-sensitive behaviour is not distinctly related to either energy and time minimization and can lead different outcomes. Thereby, a soaring–gliding animal can alter its flight in different ways, with variable consequences for minimizing time, energy and risk. We thus suggest relaxing the common conceptions that energy and time minimization represent two opposing ends of the same axis, and that risk merely reflects one of these two basic costs. Here, we propose three proxies (soaring–gliding efficiency, flapping activity and risk-averse flight behaviour) to represent minimization of time, energy and risk, respectively (figure 1). We define each of these proxies to directly reflect each component, and to make them conceptually independent from each other.

(a) Time: soaring–gliding efficiency

Time minimization does not exclusively depend on either climbing or gliding performance, but on how both phases jointly determine cross-country speed; essentially, a glider should strive to decrease time spent in thermals with respect to the displacement obtained during inter-thermal gliding [22]. A bird that glides faster between thermals might achieve a slower cross-country speed if it spends too much time climbing a

thermal, compared with a slower inter-thermal glider that spends shorter durations in thermals. Here, we introduce for the first time, to the best of our knowledge, the use of soaring–gliding efficiency (calculated as inter-thermal displacement divided by climbing time), a well-known metric in human glider competitions [22], as a useful time-minimization metric for studies of soaring birds. Essentially, soaring–gliding efficiency and cross-country flight speed (calculated overall displacement divided by overall time) constitute two different parameters that are highly correlated; yet, they are not synonymous but reflect, respectively, the decision-making process and its outcome.

(b) Energy: flapping activity

Flapping flight dramatically influences energy balance because it requires high-energy expenditure: up to a 20-fold rate increase in birds compared with the basal metabolic rate [23]. Because flapping flight is less restricted to specific environmental conditions needed for soaring–gliding flight, it can also save time either by relaxing the need to spend time soaring in thermals or by providing flight opportunities when the soaring conditions are not good enough. Yet, flapping flight tends to be slower than soaring–gliding flight for relatively large birds [24]. Therefore, flapping rate is expected to have a non-trivial relationship with cross-country flight speed, especially for large soaring–gliding birds.

(c) Risk: risk-averse flight index

The relationship between flight speed and sink rate is portrayed by the glide polar [25]. There is an inherent association between horizontal speed and sinking rate, and a bird can adjust its wing shape to minimize sink or maximize displacement. When a gliding bird sinks faster, it runs the risk of being forced to land or to perform costly flapping flight at lower altitudes to reach the nearest thermal [26]. Two specific speeds on the glide polar are the best-glide speed that minimizes altitudinal loss per unit of forward distance and the optimal ('MacCready') speed that maximizes cross-country speed by adjusting airspeed to the rate of ascent in thermals [27]. These speeds are integrated within a risk-averse flight index (RAFI), which is the ratio of actual to theoretical risk-averse gliding airspeed in inter-thermal gliding [26]. RAFI measures the level of risk aversion; hence, more risk-prone flights with faster sinks are indicated by lower RAFI values. We note, however, that a faster sink between thermals does not necessarily imply a faster cross-country speed, because a bird taking a more risk-prone flight might fail to find a suitable thermal, and might thus be forced to land or switch to potentially slower flapping flight.

The movement track of an individual has nested flight modes across several spatio-temporal scales [28]. Over large scales, long-range movements are characterized by directional movements between geographically separated regions (e.g. migration or long-distance dispersal); during these movements, individuals are challenged to traverse long distances with an ensuing need to minimize energetic cost of transport [29], overall time [30], or a weighted combination of these two under risk-avoidance constraints. In contrast, home-range foraging movements are motivated by a need to obtain food within a restricted region, and a time minimization imperative is less likely to be operating than during long-range movements [31]. At this intermediate scale, foraging trips contain different movement phases, which are sequences of steps associated with the fulfilment of a particular set of goals [5]. For central-

place foragers, a simple dichotomy is to separate outbound flights, primarily motivated by food finding, from inbound flights, motivated to return back to the roost/nest [32]. Each of these phases, in turn, contains repeated and homogeneous small-scale segments called fundamental movement elements [28], such as thermal soaring and inter-thermal gliding used by soaring birds (figure 1).

To explore the trade-offs between time, energy and risk, we tracked year-round movements of Eurasian griffon vultures (*Gyps fulvus*) in Israel and France. These vultures are obligate scavengers that rely almost exclusively on soaring–gliding flight. We hypothesized that vultures optimize flight performance by considering time, energy and risk factors in a context-dependent manner that varies with the internal state of the individual and the external factors of its local environment. We predicted that when moving towards a known destination, individuals will fly faster and more efficiently in terms of both (i) time minimization and (ii) energy minimization, and (iii) will take more risks compared with individuals who fly to less known destinations. To test this first set of predictions we compared long-range movements versus home-range foraging (at large spatial scales), and inbound flights versus outbound flights (at intermediate spatial scales). Both long-range movements and inbound flights reflect known destinations (migration direction, roost), whereas home-range foraging and outbound flights consist mostly of search flights with an unknown destination site (e.g. a carcass). To further elucidate the potential mechanisms underlying soaring–gliding flight decisions, we examined the effects of variation in the internal state of the individual (breeding status, age and sex) and external conditions (wind velocity) over movements at these two scales. As a second set of predictions, we predicted that: (i) older, more experienced individuals will show better flight performance than juveniles; (ii) because Eurasian griffon vultures exhibit no sexual dimorphism or sex-related behavioural difference [33], we do not expect flight decisions to depend on sex (as it would if only one sex made long-range forays); (iii) time constraints for breeding individuals will be stronger, owing to the need to engage in nesting and food provisioning activities; (iv) individuals will be more risk prone during favourable environmental conditions (e.g. tailwinds) and risk-averse under unfavourable environmental conditions (e.g. head wind, low thermal availability).

2. Methods

(a) Study species and sites

The Eurasian griffon vulture (*G. fulvus*; *Hablizl* 1783) is a large raptor (6–11 kg) with relatively high wing loading that is favourable for obtaining high inter-thermal gliding speed, but limits the ability to use weak thermals and increases the energetic cost of flapping flight compared with smaller soaring–gliding species [34,35]. Eurasian griffon vultures can be considered as partial migrants during the first years of life, becoming mostly sedentary after first breeding, though some adults eventually engage in long-range forays presumably reflecting unsuccessful breeding attempts [36,37]. These two movement phenomena that are characterized by directional movements between geographically separated regions were grouped in our analysis under long-range movements. Because predators rarely threaten vultures during flight, their in-flight decisions are probably motivated by time and energy considerations and the need to encounter suitable rising air currents. Furthermore, being exclusive scavengers, vultures can swallow 1.5 kg of meat during

Table 1. Comparisons of movement properties between GPS tracking datasets (mean \pm s.d.).

	Israel low-resolution	Israel high-resolution	France high-resolution
tracked individuals (#)	38	19	8
sex ratio (male : female : unknown)	11 : 19 : 8	5 : 7 : 7	2 : 4 : 2
age group (less than 2 months : older)	9 : 29	9 : 10	0 : 8
age (years)	7.5 \pm 4.1	5.3 \pm 3.4	15.0 \pm 7.5
breeding (individuals)	—	8	7
tracking duration (days)	106 \pm 100	29.9 \pm 29.1	8.9 \pm 9.5
body mass (kg)		8.16 \pm 0.64	8.46 \pm 0.99
folded wing (mm)		725 \pm 25	716 \pm 18
<i>daily tracks characteristics</i>			
daily distance travelled (km)	90 \pm 30	160 \pm 110	141 \pm 92
straightness of the daily path	0.35 \pm 0.06	0.6 \pm 0.13	0.65 \pm 0.04
daily maximum displacement (km)	30.4 \pm 13.4	32.5 \pm 15.3	23.8 \pm 11.6
flight altitude above ground (m)	442 \pm 124	462 \pm 58	338 \pm 75
<i>movement phenomena (days)</i>			
long-range movements	86		
home-range foraging	6903		
<i>movement phases (events)</i>			
inbound flights			230
outbound flights			549
<i>fundamental movement elements</i>			
linear soaring (events per individual)	207 \pm 293	15.8 \pm 18.1	2.3 \pm 1.5
thermal soaring (events per individual)	1229 \pm 1115	194 \pm 267	88 \pm 162
inter-thermal glides (events per individual)	1291 \pm 1461	217 \pm 261	78 \pm 143
climb rate (vertical speed) (m s^{-1})	1.2 \pm 0.7	1.2 \pm 1.0	1.4 \pm 0.9
inter-thermal glide speed (m s^{-1})	16.7 \pm 1.1	16.6 \pm 1.9	16.2 \pm 2.9

a meal, which can increase their body mass by 10–20% and may affect their flight performance and decisions. In our study sites, vultures breed from January till August [38], and as central place foragers, typically return to the same roost (or nest) before the end of each foraging day.

In this study, we combine two datasets obtained at distinct regions that differ in their topographic structures, atmospheric conditions and food distribution patterns: the Negev desert in Israel (30.8° N, 34.8° E) and the Grands Causses (semi-steppe tabular mountains) in France (44.1° N, 3.0° E). No genetic [39] or morphometric (table 1) differences were found between the populations. In Israel, the population size was approximately 50 pairs, and estimated foraging range is 12 000 km² (mean 95% kernel distribution estimator) [36]. In France, the population size was more than 350 pairs in 2012, and foraging range is 10 000 km² (mean 95% kernel distribution estimator) [33]. In both regions, food resources are mainly provided at feeding stations (116 tonnes of carcasses per year deposited at 25 stations in Israel compared with 111 tonnes per year at 100 stations together with unknown biomass of carcasses found in the wild in France; see details in electronic supplementary material, S1).

(b) Tracking data

Vultures in Israel were tracked using global positioning system (GPS; including accelerometer) transmitters (e-obs GmbH, Munich, Germany), deployed with a body-loop harness (for

more details regarding trapping, biometry and molecular sexing, see [1,36]). Vultures in France were tracked using GPS transmitters (UvA-BiTS, Amsterdam, The Netherlands) [40] deployed with a leg-loop harness [41,42]. No adverse effects on behaviour (either breeding or survival rate), were observed during the study. Data were collected in the daytime only, with a duty cycle of approximately 13 h in both regions, and a subset of tracks were sampled at relatively high resolution. First, we used tracks (Israel and France) sampled continuously all day at 1–3 s intervals (hereafter high-resolution data) during flight, as determined onboard by a threshold instantaneous speed value (more than 2 m s⁻¹). Second, we used tracks (Israel) sampled at 1 min intervals (hereafter low-resolution). In addition, triaxial acceleration (ACC) data were sampled in Israel every 1 or 5 min with 10 Hz bursts lasting 3.8 s, to identify flapping and feeding behaviours [1,16]. Flight altitudes above ground level (i.e. ‘absolute altitude’ in aviation terminology) were calculated by subtracting ground elevation (referenced to the WGS84/EGM96 geoid) and the estimated difference between the geoid and ellipsoid for each GPS sample (referenced to the WGS84 ellipsoid). The ground elevation map was based on approximately 30 m resolution ASTER GDEM data (https://lpdaac.usgs.gov/data_access/data_pool), and negative altitude above ground level values (frequently occurring near gorges) were set to be zero. To explore the effect of environmental conditions on flight decisions, we annotated the tracks with meteorological data using the regional atmospheric modelling system [43]

(see electronic supplementary material, S2 for details on track annotation with environmental data).

(c) Track segmentation and identifying path characteristics

In the high-resolution dataset, we identified the fundamental movement elements using a two-step process. First, we identified thermal soaring elements by searching for self-intersections of the path in two dimensions (indicating loops or circles on a horizontal plane). Because a typical thermal circle takes approximately 15 s, we set a minimum of 45 s and positive net altitudinal gain for elements defined as thermal soaring. Second, we identified inter-thermal gliding and linear soaring elements that contained at least 90% of the fixes with either positive or negative altitudinal change, respectively; we also excluded other elements that failed to satisfy either of these conditions. Linear soaring elements were below 10% of the soaring elements and were excluded from the analyses. In our analyses, we focused on subsets of the data that were longer than 120 s (i.e. made up of a sequence of the same fundamental movement elements, such as in extended gliding or continuous thermal climbing) in contrast to, say, flights that mixed climbing and gliding into a fundamental movement element. We logged the type of each fundamental movement element (thermal soaring or inter-thermal gliding), its mean vertical speed (commonly abbreviated 'climb rate' if more than zero and 'sink rate' if less than zero), flight altitude at the beginning of the segment, ground speed, airspeed, tail and side wind components, variance of the wind vector over the specific movement phase.

In the low-resolution dataset, we used the distribution of vertical speed (V_z) and the distance between adjacent GPS locations (D) in order to classify the three fundamental movement elements: (i) thermal soaring is characterized by circular flights with altitude gain ($V_z > 0 \text{ m s}^{-1}$, $D < 500 \text{ m}$ within a minute); (ii) inter-thermal gliding by relatively directional flights with altitude loss ($V_z < 0 \text{ m s}^{-1}$) and (iii) linear soaring is a directional flight with zero or positive altitude gain ($V_z > 0 \text{ m s}^{-1}$, $D > 500 \text{ m}$). Low-resolution daily tracks were classified into home-range foraging or long-range movements based on the distance from the mode main roost of the population [36], and based on daily travel distance (DTD) and the straightness of the daily path (SDP) which was calculated as the maximum daily displacement divided by the distance travelled from roost to the location of maximum daily displacement.

We classified home-range foraging (distance to mode roost smaller than 300 km, DTD smaller than 200 km and SDP larger than 0.5) and long-range movements (distance to mode roost greater than 300 km, DTD larger than 200 km and SDP larger than 0.7). Foraging movements were observed at the high-resolution dataset focusing on days with a foraging effort (DTD > 15 km). Feeding events were defined based on ACC identification of feeding behaviour in Israel and by recognizing stops on the ground in feeding station or outside the roosts area in France. Here, we distinguished between outbound flights in which individuals started from a roost/nest and ended in a feeding event and inbound flights where individuals started from a feeding place and were directed towards a recently visited roost (return trip).

(d) Data analysis, model comparison and selection

To understand the differences in vulture flight we focused on three decision-making proxies: (i) soaring–gliding efficiency, as a proxy for time minimization, was estimated by calculating the distance travelled when gliding divided by the preceding thermal soaring duration (i.e. soaring–gliding efficiency); (ii) flapping activity, as a reverse proxy for energy minimization, was estimated whether a flight segment included flapping flight; and (iii) the RAFI as a proxy for risk minimization. RAFI values are based on the glide

polar that was calculated using average values for the species of body mass, wing area and wingspan [25] (see table 1). A RAFI value of zero represents risk-prone flight behaviour with higher airspeed, and a value of unity stand for risk-averse flight behaviour [26]. However, birds may fly non-optimally (i.e. out of the range of the best glide to 'MacCready' speed) and therefore the values are not limited to this interval (0–1). We also verified our assertion (see §1) that cross-country speed should correlate with soaring–gliding efficiency, but not with the other two proxies (electronic supplementary material, figure S1).

To investigate the factors affecting vultures' decisions, we analysed separately the high- and low-resolution datasets using general linear-mixed models (GLMM) with a multimodal-model inference framework. The response variables were the three decision-making proxies, and the predictors consisted of external factors reflecting wind conditions (tailwind, side wind and variance of the wind velocity over the movement phase), internal factors, such as age (juveniles under two months, representing individuals that may exhibit inferior flight skills, and older than two months), sex (M, F, unknown) and breeding status (breeding and non-breeding), and categorical classification of movement type to home-range foraging versus long-range movements, and inbound versus outbound flight. Soaring–gliding efficiency and RAFI were modelled using a Gaussian distribution, and flapping activity was modelled using a binomial distribution. No significant correlations were found among the proxies (electronic supplementary material, figure S1). We also accounted for variation in flight altitude, gliding speed and climb rate: these parameters also reflect decision-making, but cannot be directly associated with either time, energy or risk minimization; hence, we explored their relationships with the decision-making proxies and their variation across movement phenomenon and movement phase. We used two-sample *t*-tests for testing differences in DTD, daily maximum displacement and flight altitude between the regions (electronic supplementary material, figure S2). Models were ranked based on Akaike's information criterion (AICc), and goodness of fit of the best model was evaluated with marginal and conditional R^2 [44]. Statistical analyses were performed using R v. 3.2.2 statistical software (R Development Core Team 2009) with lme4 package [45].

3. Results

In the low-resolution dataset, we tracked 38 individuals over 105.9 ± 99.9 days. In the high-resolution dataset, we tracked 19 individuals over 29.9 ± 29.1 days in Israel (2010–2015) and eight individuals over 8.9 ± 9.5 in France (2011–2012). These datasets jointly represent a total of 4.4 million GPS fixes during flight (see table 1 for summary statistics).

(a) Long-range movements versus home-range foraging

Gliding speeds during inter-thermal glides and climb rates in thermal soaring were higher during long-range movements than during home-range foraging (figure 2). Results from the GLMM models for the decision-making proxies show that during long-range movements vultures (i) had higher soaring–gliding efficiency (figure 3a); (ii) flapped less frequently (figure 3b); and (iii) displayed lower RAFI values (i.e. more risk-prone flight) compared with home-range foraging (figure 3c). Furthermore, compared with home-range foraging, the mean daily flight altitude was higher during the long-range movements (figure 4a). Inexperienced individuals (less than two months of flight) exhibited lower soaring–gliding efficiency, more flapping activity and slightly lower RAFI compared with older individuals. Sex had no significant

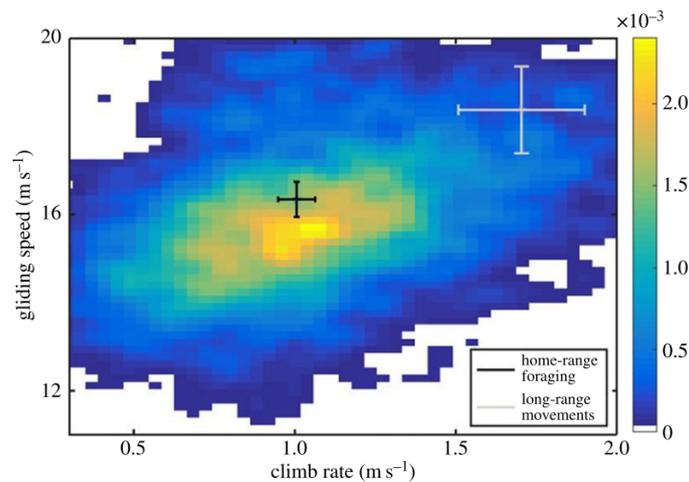


Figure 2. Probability–density plot of the daily gliding ground speed, as a function of the daily climb rate during thermal soaring (yellow colours represent higher probabilities). The 95% confidence intervals around the mean for home-range foraging (black) and long-range movements (grey) are presented. The figure is based on the low-resolution dataset collected in Israel.

effect on either of the proxies (table 2 and electronic supplementary material, S3).

(b) Inbound versus outbound flights

At intermediate scale, we focused on the different movement phases within foraging, using the high-resolution dataset. During inbound flights, individuals showed higher soaring–gliding efficiency, less flapping activity and were more risk-prone (figure 5a) compared with outbound flights (table 3 and electronic supplementary material, S4). Outbound flights were longer than inbound flights, with a mean DTD of 87.5 ± 61.5 km and 51.2 ± 29.9 km, respectively. Overall, the foraging patterns in the two studied regions were quite similar (table 1). Vultures in France travelled at lower flight altitudes than in Israel (ca 340 versus 460 m, respectively, table 1; two-sample t -test, $t_{18,7} = 4.6$, $p < 0.001$) and remained closer to their starting point (daily maximum displacement of 24 versus 33 km, respectively, table 1; $t_{18,7} = 2.3$, $p = 0.02$; see also electronic supplementary material, figure S3), but there were no differences in DTD ($t_{18,7} = 1.3$, $p = 0.2$) and ground speed ($t_{18,7} = 1$, $p = 0.3$).

Older individuals tended to take less risk (higher RAFI) than juveniles. Also at this scale, sex had no significant effect in any of the proxies (table 3 and electronic supplementary material, S4). Breeding individuals did not show higher soaring–gliding efficiency than non-breeding birds, but were more risk-prone and flew at lower flight altitudes (figure 5b). Individuals showed lower RAFI values when flying with stronger tail or side winds, but higher values in conditions of high variance in wind speed. Flight altitude showed a positive relationship with the achieved climb rate (power-law coefficient, $a = 0.49 \pm 0.13$, $b = 0.21 \pm 0.06$, $R^2 = 0.11$; figure 4b), had a positive effect on soaring–gliding efficiency and a negative effect on RAFI (table 3).

4. Discussion

We examined the decision-making process of large terrestrial birds specialized in soaring–gliding flight and its consequences

for flight performance by analysing movement tracks over several spatio-temporal scales. We introduce a simple framework to analyse the three major costs of soaring flight, using three different, uncorrelated proxies, one for each type of cost. Proxy values were estimated using a dataset of unprecedentedly high temporal resolution to evaluate vultures' context-dependent decisions across multiple scales, and to assess how changes in the internal state of individuals and external conditions affect these decisions. Overall, individuals considered time, energy and risk trade-offs in a fairly consistent way across different spatio-temporal scales, ranging from minute-long local thermal soaring–gliding cycles to long-range flights spanning hundreds of kilometres. We attribute the consistency across a range of scales, as we further explain below, to similarity in the uncertainty in movement outcomes at these different scales. To the best of our knowledge, this is the first time that this type of analysis has been carried out across such a range of scales in soaring birds, presumably because the movement data of sufficient detail and duration have not been available in the past.

(a) Comparison of decision-making proxies between movement phenomena and phases

During long-range movements, vultures minimized both time (higher soaring–gliding efficiency; i.e. gained longer forward displacement in relation to time spent climbing in thermals) and energy expenditure (less flapping activity), and flew in a more risk-prone manner (lower RAFI) than during home-range foraging (figure 3). During such migration and long-range forays, vultures presumably traverse unknown landscapes though in a known direction. The motivation in these flights is probably to complete the journey as fast as possible [30], as suggested for short- and long-distance migratory raptors, thereby opting to take risks associated with high gliding speed [14]. Furthermore, during these long-range movements, vultures feed less frequently [36], highlighting the importance of reducing energy expenditure during these periods of low intake. The tendency to minimize time or energy may not be exclusive of one another and may be affected by motivation, such as in the case

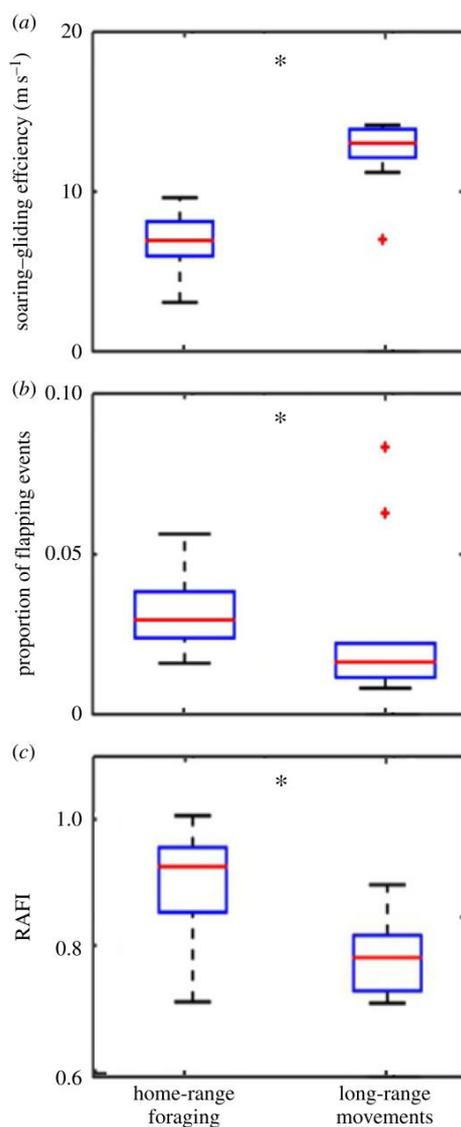


Figure 3. Differences in time-, energy- and risk-related proxies for soaring–gliding decision-making between two large-scale movement phenomena. (a) Soaring–gliding efficiency measured by dividing cross-country distance during inter-thermal glides by the time soaring in thermals; (b) proportion of flapping events and (c) the estimated RAFI (higher values indicate risk-averse flight behaviour). The boxplots represent averaged individual data of daily means with population median (red line), 1.5 interquartile distance (whiskers) and outliers (red crosses). See table 3 for statistical modelling of these currencies (asterisks indicate significant statistical differences with $p < 0.05$). The figure is based on the low-resolution dataset.

of spring versus autumn migration [15]. By contrast, during home-range foraging, individuals search for food in familiar landscapes. Despite reliance on feeding stations, food locations are rather unpredictable, because carcass drop-off is variable in time and place (see electronic supplementary material, S1) [1,33]. Therefore, food search might take time, forcing individuals to remain aloft while minimizing energy expenditure and to favour a more risk-averse flight behaviour. Yet, the relatively high availability of food within the home range probably relaxes the acute need to minimize energy expenditure experienced during long-range movements.

These explanations are further strengthened by considering the higher flight altitudes during long-range movements compared with home-range foraging. Flying at higher altitudes offers an insurance from possible costs that may rise during risk-prone flights: when flying high, a bird has more time to act before reaching the ground [26], and flying high is associated with an increased climb rate (figure 4b), presumably reflecting better conditions or increased options in choosing stronger thermals to reach overall higher cross-country speeds [46]. Vultures foraging within their home range, however, fly primarily to locate food on the ground. Hence, they may fly at relatively low altitudes (between 300 and 400 m) [47], as also shown in an interspecific comparison of vultures foraging, where a negative relationship between flight altitude and ground speed was found [48]. The higher flapping activity during home-range foraging may also reflect higher expected food intake. Alternatively, frequent flapping may not be related to actual cross-country flight and might result from more landing and take-off events at feeding sites, which often require flapping bouts before finding a suitable thermal. We also note that individuals flapped mostly at the beginning of inter-thermal glides (electronic supplementary material, figure S4), and not at the end of the segment, as would be expected if individuals take excessive risk and fail to find the next thermal. The flapping bouts we observed might act like wing tucks proposed to reflect fine-scale adjustments to turbulent gusts [49] or intensive sink when leaving thermals.

The above-mentioned differences at the larger scale are mirrored at our intermediate scale, despite the difference in the spatio-temporal scale itself. As with the long-range movements, foraging birds taking inbound flights minimized both time and energy, and flew in a more risk-prone manner compared with outbound flights (table 3). We suggest that these differences reflect relaxation from the need to search for food that characterize outbound but not inbound flights, coupled with certainty about the movement destination in the latter but not the former case. As for long-range movements, when vultures flew in a more risk-prone manner, we would have expected higher flight altitudes during inbound flights compared with outbound flights, but we did not find such differences. This could be explained by the expected effect of additional food load of foraging birds returning to their central place after feeding (inbound flights). Heavier birds should climb more slowly in thermals and sink faster while gliding; hence they are expected to fly at lower altitudes in home-range foraging than in long-range movements. Because extra weight also yields faster airspeed when gliding, individuals may compensate for this food-load handicap and for the associated longer time required to climb thermals by faster gliding; this explains our finding that soaring–gliding efficiency was actually higher during inbound flights. Similar compensation was found in dynamic soaring seabirds that change their behaviour to account for wind drift and extra meal-load during inbound flights [50]. While no significant variation in flight decisions was found between inbound and outbound flights in other studied terrestrial soaring birds (the lesser kestrels [32]), foraging-related flight decisions await further investigation.

(b) Internal and external factors explaining variation in decision-making proxies

The effect of individual's age was consistent across scales. Vultures in their first two months of flight showed lower

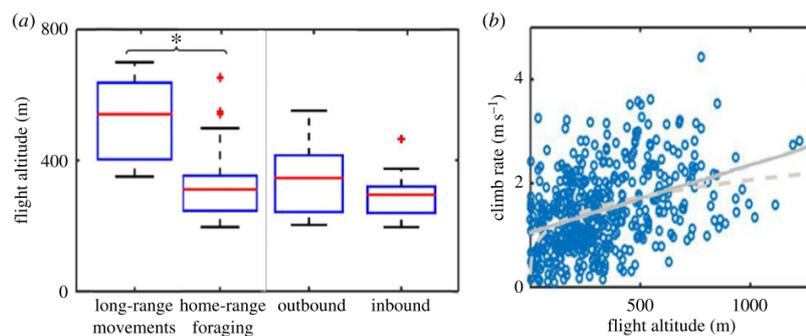


Figure 4. Variation in flight altitude above ground across different scales. (a) During long-range movements individuals showed higher mean flight altitude compared to home-range foraging movements (large-scale analysis based on the low-resolution dataset). No significant differences were found between the movement phases (inbound and outbound flights, based on intermediate scale analysis of the high-resolution dataset). The boxplots represent averaged individual data of daily means with median (red line), 1.5 interquartile distance (whiskers) and outliers (red crosses). Asterisks indicate significant statistical differences. (b) A positive trend was observed between flight altitude and climb rate at thermal soaring elements (based on the high-resolution dataset). The solid line is a linear fit and the dashed line is a power-law fit.

Table 2. Soaring–gliding decision-making at different movement phenomena based on the low-resolution dataset collected in Israel. Vultures made different decisions during long-range movements and home-range foraging as indicated by the strongest effect movement phenomena have on each of the dependent variables. The estimates and t -Wald values for the different effects on the response variables (Y; columns) were modelled using GLMMs with individual's identity and time of day as random factors. Model fitted was Y approximately $0 + (1 | \text{individual}) + (1 | \text{time}) + \text{movement phenomena} + \text{age} + \text{sex} + \text{altitude}$. $N = 11\,332$ observations from 38 birds. The reference categories were home range for movement phenomena, juveniles for age and females for sex. Significance codes are: n.s., not significant, *0.01–0.05, **0.001–0.01, ***<0.001. For full model results, see electronic supplementary material, S3.

fixed effects	soaring–gliding efficiency		flapping activity		RAFI	
	estimate	t -Wald	estimate	t -Wald	estimate	t -Wald
movement phenomena	1.10	21.3***	−2.02	−3.9***	−0.49	10.5***
age	0.28	2.6**	−0.74	−6.3***	0.16	8.5***
sex	0.15	1.3 n.s.	−0.24	−1 n.s.	0.01	0.3 n.s.
flight altitude	0.59	19.1***	−0.09	−1.7 n.s.	−0.07	−11.7***

soaring–gliding efficiency, used more flapping and had higher RAFI. These differences indicate suboptimal flight performance, probably owing to the need for young birds to learn the difficult technique of soaring–gliding flight [51]. The effect of such differences may be enhanced at larger scales with other age-related differences, such as better migratory performance [52], or superior navigation capacity of adult birds [4,15,53], which may affect survival rates [52]. Sexes did not differ in their flight performance, as expected for this species with similar morphology and chick rearing behaviours [33]. Breeding individuals were slightly more risk-prone, mainly at low-flight altitudes than non-breeders (figure 5), but overall we did not find significant differences in time, energy and risk considerations between breeding and non-breeding birds. This finding is surprising, because breeding entails strong demands on vultures, as it does on most bird species, especially in food provisioning stages [54]. Breeding individuals may increase their overall food intake in order to meet their nestling needs by altering either their behaviour during feeding (being more aggressive and dominant at feeding events, decreasing duration of rests), or activity hours (making few foraging bouts in a day). Overall, these behaviours are expected to result in higher energy expenditure than non-breeding individuals [55,56].

Movement decisions were affected by local environmental conditions. During inter-thermal gliding, individuals took more risk with increased tailwinds, presumably because ground speed was higher and the probability of reaching the next thermal increased. The finding of frequent risk-prone flight in side winds may be attributed to minimizing the drift resulting from side winds [57,58]. In addition, as expected, higher environmental unpredictability (measured by variance in wind velocity) was associated with more risk-averse flight. The response of raptors to variation in environmental resources has also been found in golden eagles (*Aquila chrysaetos*) that change their flight strategy over the migratory season [59]. It has been shown in another specialized (dynamic) soaring–gliding bird, the wandering albatross (*Diomedea exulans*), that climate change resulted in changes in wind patterns that increased flight efficiency which, in turn, has increased their breeding success over the past 20 years [60]. Future studies should determine how soaring–gliding birds recognize changes in their environments, and whether or not they use them differently.

To better understand how individual vultures cope with the challenges and trade-offs they face during flight, we need to characterize how context affects variation in their movement patterns at different scales. A mechanistic

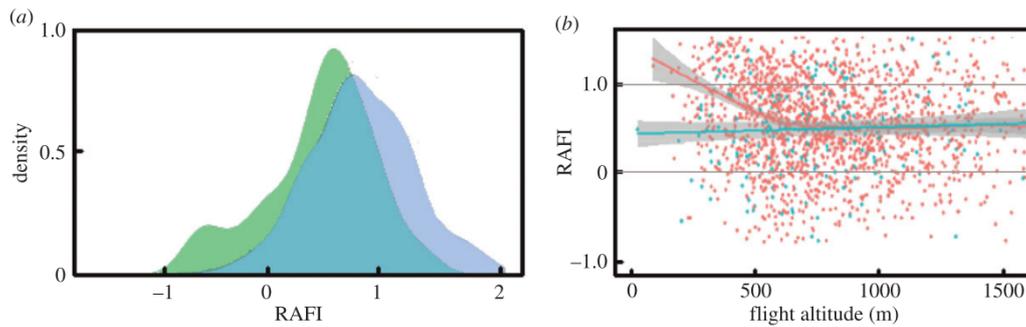


Figure 5. Risk-averse flight behaviour in foraging movements. (a) Scaled kernel density plot for outbound (blue) and inbound flights (green) shows individuals flew in a more risk-prone manner (i.e. lower RAFI values) during inbound flights. (b) RAFI as a function of flight altitude of breeding individuals (blue) and non-breeding individuals (red). Breeding status had no effect on RAFI at high flight altitudes, but non-breeding vultures were more risk-prone at low-flight altitudes. Horizontal lines mark RAFI values of zero and unity that represent optimal ('MacCready') speed and best-glide speed, respectively.

Table 3. Soaring–gliding decision-making during inbound and outbound flights (movement phase) based on the high-resolution dataset collected in Israel and France. The estimates and *t*-Wald values for the different effects were obtained using GLMMs for the response variables (columns) with an individual identity and time of day as random factors (flapping activity is based on the Israel dataset only). Competing models were ranked with AIC and only predictions that were included in the best fitted model are presented. $n = 615$ observations from 21 birds. Significance codes are: n.s., not significant, *0.01–0.05, **0.001–0.01, ***<0.001. The reference categories were outbound flights for movement phase, juveniles for age and females for sex. For full model results and model comparison, see electronic supplementary material, S4.

fixed effects	soaring–gliding efficiency		flapping activity		RAFI	
	estimate	<i>t</i> -Wald	estimate	<i>z</i> -Wald	estimate	<i>t</i> -Wald
movement phase	0.20	12.2***	0.26	−3.5**	−0.13	3.6***
breeding					−0.01	−0.2 n.s.
age	−0.04	−1.8 n.s.	−0.2	−0.2 n.s.	0.07	3.9***
sex	−0.01	−0.5 n.s.			−0.04	−0.2 n.s.
flight altitude	0.11	7.3***	−0.13	0.2 n.s.	−0.05	−2.9**
tailwind					−0.38	−26.2***
side wind					−0.07	−5.3***
wind variance	−0.02	1.6 n.s.			0.04	2.8**
marginal/conditional R^2	0.07/0.11		0.44/0.50		0.47/0.57	

understanding of decision-making processes and the resulting movement patterns of mobile animals might enhance our ability to predict their response to their changing environment. Here, we suggest that vulture flight behaviour (e.g. choosing riskier flight or more energetically expensive flight) reflects a response to particular dilemmas that need to be solved. These dilemmas converge to management of uncertainty about movement destination or outcome, which leads to similar behavioural response in terms of three main movement costs at different spatio-temporal scales. The findings obtained here are likely generalizable to other large soaring–gliding birds, and perhaps other animals as well. Formulating and testing this and other generalizations are likely to become increasingly feasible with the accumulation of high-quality datasets for animals on the move.

Ethics. The Israeli project was conducted with permission from the Israel Nature and Parks Authority and the ethics committee of the Hebrew University of Israel (NS-07-11063-2). The French study was conducted with the permission of the Centre for Bird Population

Studies (CRBPO) of the Natural History Museum (MNHN, Paris). All care was taken to reduce discomfort to the birds. Logger mass was less than 1% of bird body mass. Logger harnesses were designed to fall off after a few years to prevent these long-lived birds carrying their load during their entire life.

Data accessibility. The data used in the manuscript are available under the following Movebank (<http://www.movebank.org/>) projects: Eurasian Griffon Vultures 1 Hz HUI (Israel), Eurasian Griffon Vultures 1 min HUI (Israel) and Eurasian Griffon Vulture in Grands Causses (France) - 0.3 Hz dataset. Should anyone wish to use these data please contact R.N. regarding the data collected in Israel and O.D. regarding the data collected in France.

Authors' contributions. R.H., O.S., W.M.G., R.N. and O.D. designed the study; R.H., O.S., O.D., O.H. and J.F. performed the fieldwork; W.B. provided materials and processed the GPS data; R.H., O.S. and N.H. analysed the data. R.H., R.N., O.D. and O.S. led the writing of the manuscript, and all other authors contributed substantially to revisions and gave final approval for publication.

Competing interests. The authors have no competing interests.

Funding. This Israeli project was supported by the NIH (GM083863 to W.M.G.), U.S.-Israel bi-national Science Foundation and the special BSF Multiplier Grant Award from the Rosalinde and Arthur Gilbert Foundation (BSF255/2008 to R.N. and W.M.G.), and the Adelina

and Massimo Della Pergola Chair of Life Sciences and the Minerva Center for Movement Ecology (to R.N.). The French project was supported by ANR (ANR-07-BLAN-0201), coordinated by F.S. and Carmen Bessa-Gomes. R.H. was supported by the Israeli Ministry of Science, Technology and Space. O.S. was supported by NSF grant (DEB-1456730 to A. Sih). J.F. was supported by the French national parks (Parc National des Cévennes, Parc National des Pyrénées and Parcs Nationaux de France) and the doctoral school 'Gaia' from University of Montpellier.

Acknowledgements. We are grateful to Amiram Cohen, Eran Hyams, Ygal Miller, Yossi Sinai and Amram Zabari from the Israel Nature and Parks Authority for their help in fieldwork, and Yoav Bartan and members of

the Movement Ecology Laboratory for their help. R.N. wishes to thank glider fellows in the Beverley Soaring Club (Australia) and the Megiddo Soaring Club (Israel), and especially Elhanan (Nani) Rozenstein, for advice on evaluating soaring–gliding performance. We also thank the staff from the LPO Grands Causses (Thierry David, Philippe Lécuyer, Raphaël Néouze) and the Parc National des Cévennes (Bruno and Sandrine Descaves, Jean-Louis Pinna, Isabelle Malafosse, Céline Bonnel), for their assistance in the field, and Edwin Baaij (University of Amsterdam) for providing UvA-BITS GPS devices. Finally, we would like to thank the editors, Emily Shepard and Steve Portugal, and Todd Katzner and two anonymous reviewers for their comments that improved the manuscript substantially.

References

- Spiegel O, Harel R, Getz WM, Nathan R. 2013 Mixed strategies of griffon vultures' (*Gyps fulvus*) response to food deprivation lead to a hump-shaped movement pattern. *Mov. Ecol.* **1**, 5. (doi:10.1186/2051-3933-1-5)
- Norberg RA. 1981 Optimal flight speed in birds when feeding young. *J. Anim. Ecol.* **50**, 473–477. (doi:10.2307/4068)
- Duriez O, Fritz H, Said S, Ferrand Y. 2005 Wintering behaviour and spatial ecology of Eurasian woodcock *Scolopax rusticola* in western France. *Ibis* **147**, 519–532. (doi:10.1111/j.1474-919x.2005.00423.x)
- Mueller T, O'Hara RB, Converse SJ, Urbanek RP, Fagan WF. 2013 Social learning of migratory performance. *Science* **341**, 999–1002. (doi:10.1126/science.1237139)
- Nathan R, Getz WM, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse PE. 2008 A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **105**, 19 052–19 059. (doi:10.1073/pnas.0800375105)
- Wolf M, Van Doorn GS, Leimar O, Weissing FJ. 2007 Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* **447**, 581–584. (doi:10.1038/nature05835)
- Sapir N, Wikelski M, McCue MD, Pinshow B, Nathan R. 2010 Flight modes in migrating European bee-eaters: heart rate may indicate low metabolic rate during soaring and gliding. *PLoS ONE* **5**, e13956. (doi:10.1371/journal.pone.0013956)
- Shepard EL, Wilson RP, Rees WG, Grundy E, Lambertucci SA, Vosper SB. 2013 Energy landscapes shape animal movement ecology. *Am. Nat.* **182**, 298–312. (doi:10.1086/671257)
- Kanwisher JW, Williams TC, Teal JM, Lawson Jr, KO. 1978 Radiotelemetry of heart rates from free-ranging gulls. *Auk* **95**, 288–293.
- Grodzinski U, Spiegel O, Korine C, Holderied MW. 2009 Context-dependent flight speed: evidence for energetically optimal flight speed in the bat *Pipistrellus kuhlii*? *J. Anim. Ecol.* **78**, 540–548. (doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01526.x)
- Hedenström A, Alerstam T. 1996 Skylark optimal flight speeds for flying nowhere and somewhere. *Behav. Ecol.* **7**, 121–126. (doi:10.1093/beheco/7.2.121)
- Alerstam T, Rosén M, Bäckman J, Ericson PG, Heggren O. 2007 Flight speeds among bird species: allometric and phylogenetic effects. *PLoS Biol.* **5**, e197. (doi:10.1371/journal.pbio.0050197)
- Shamoun-Baranes J, Leshem Y, Yom-Tov Y, Liechi O. 2003 Differential use of thermal convection by soaring birds over central Israel. *Condor* **105**, 208–218. (doi:10.1650/0010-5422(2003)105[0208:DUOTCB]2.0.CO;2)
- Mellone U *et al.* 2012 Interspecific comparison of the performance of soaring migrants in relation to morphology, meteorological conditions and migration strategies. *PLoS ONE* **7**, e39833. (doi:10.1371/journal.pone.0039833)
- Miller TA, Brooks RP, Lanzone MJ, Brandes D, Cooper J, Tremblay JA, Wilhelm J, Duerr A, Katzner TE. 2016 Limitations and mechanisms influencing the migratory performance of soaring birds. *Ibis* **158**, 116–134. (doi:10.1111/ibi.12331)
- Nathan R, Spiegel O, Fortmann-Roe S, Harel R, Wikelski M, Getz WM. 2012 Using tri-axial acceleration data to identify behavioral modes of free-ranging animals: general concepts and tools illustrated for griffon vultures. *J. Exp. Biol.* **215**, 986–996. (doi:10.1242/jeb.058602)
- Bom RA, Bouten W, Piersma T, Oosterbeek K, van Gils JA. 2014 Optimizing acceleration-based ethograms: the use of variable-time versus fixed-time segmentation. *Mov. Ecol.* **2**, 6. (doi:10.1186/2051-3933-2-6)
- Shamoun-Baranes J, Bom R, van Loon EE, Ens BJ, Oosterbeek K, Bouten W. 2012 From sensor data to animal behaviour: an oystercatcher example. *PLoS ONE* **7**, e37997. (doi:10.1371/journal.pone.0037997)
- Dodge S *et al.* 2013 The environmental-data automated track annotation (Env-DATA) system: linking animal tracks with environmental data. *Mov. Ecol.* **1**, 3. (doi:10.1186/2051-3933-1-3)
- Kays R, Crofoot MC, Jetz W, Wikelski M. 2015 Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science* **348**, paaa2478. (doi:10.1126/science.aaa2478)
- Tomkiewicz SM, Fuller MR, Kie JG, Bates KK. 2010 Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Phil. Trans. R. Soc. B* **365**, 2163–2176. (doi:10.1098/rsta.2010.0090)
- Reichmann H. 1975 *Streckensegelflug*. Stuttgart, Germany: Motorbuch. (English translation: Reichmann H. 1978 *Cross-country soaring*. Pacific Palisades, CA, USA: Thomson).
- Videler JJ. 2006 *Avian flight*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Hedenström A. 2003 Twenty-three testable predictions about bird flight. In *Avian migration* (eds P Berthold, E Gwinner, E Sonnenschein), pp. 563–582. Berlin, Germany: Springer.
- Pennycuik CJ. 2008 *Modelling the flying bird*. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier.
- Horvitz N, Sapir N, Liechi F, Avissar R, Mahrer I, Nathan R. 2014 The gliding speed of migrating birds: slow and safe or fast and risky? *Ecol. Lett.* **17**, 670–679. (doi:10.1111/ele.12268)
- MacCreedy PB. 1958 Optimum airspeed selector. *Soaring (January–February)*, 10–11.
- Getz WM, Saltz D. 2008 A framework for generating and analyzing movement paths on ecological landscapes. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **105**, 19 066–19 071. (doi:10.1073/pnas.0801732105)
- Pyke GH. 1981 Optimal travel speeds of animals. *Am. Nat.* **118**, 475–487. (doi:10.1086/283842)
- Alerstam T, Lindström Å. 1990 Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety. In *Bird migration* (ed. E Gwinner), pp. 331–351. Berlin, Germany: Springer.
- Shannon HD, Young GS, Yates MA, Fuller MR, Seegar WS. 2002 American white pelican soaring flight times and altitudes relative to changes in thermal depth and intensity. *Condor* **104**, 679–683. (doi:10.1650/0010-5422(2002)104[0679:AWPSFT]2.0.CO;2)
- Hernández-Pliego J, Rodríguez C, Bustamante J. 2015 Why do kestrels soar? *PLoS ONE* **10**, e0145402. (doi:10.1371/journal.pone.0145402)
- Monsarrat S, Benhamou S, Sarrazin F, Bessa-Gomes C, Bouten W, Duriez O. 2013 How predictability of feeding patches affects home range and foraging habitat selection in avian social scavengers. *PLoS ONE* **8**, e53077. (doi:10.1371/journal.pone.0053077)
- Duriez O, Kato A, Tromp C, Dell'Omo G, Vysotski AL, Sarrazin F, Ropert-Coudert Y. 2014 How cheap is soaring flight in raptors? A preliminary investigation in freely-flying vultures. *PLoS ONE* **9**, e84887. (doi:10.1371/journal.pone.0084887)

35. Ruxton GD, Houston DC. 2004 Obligate vertebrate scavengers must be large soaring fliers. *J. Theor. Biol.* **228**, 431–436. (doi:10.1016/j.jtbi.2004.02.005)
36. Spiegel O, Harel R, Centeno-Cuadros A, Hatzofe O, Getz WM, Nathan R. 2015 Moving beyond curve fitting: using complementary data to assess alternative explanations for long movements of three vulture species. *Am. Nat.* **185**, E44–E54. (doi:10.1086/679314)
37. Mundy P, Butchart D, Ledger J, Piper S. 1992 *The vultures of Africa*. London, UK: Academic Press.
38. Sarrazin F, Bagnolini C, Pinna JL, Danchin E, Clobert J. 1994 High survival estimates of griffon vultures (*Gyps fulvus*) in a reintroduced population. *Auk* **111**, 853–862. (doi:10.2307/4088817)
39. Le Gouar P *et al.* 2008 Genetic variation in a network of natural and reintroduced populations of Griffon vulture (*Gyps fulvus*) in Europe. *Conserv. Genet.* **9**, 349–359. (doi:10.1007/s10592-007-9347-6)
40. Bouten W, Baaij E, Shamoun-Baranes J, Camphuysen KJ. 2013 A flexible GPS tracking system for studying bird behaviour at multiple scales. *J. Ornithol.* **154**, 571–580. (doi:10.1007/s10336-012-0908-1)
41. Rappole JH, Tipton AR. 1991 New harness design for attachment of radio transmitters to small passerines. *J. Ornithol.* **62**, 335–337.
42. Treep J, Bohrer G, Shamoun-Baranes J, Duriez O, Frasson RPM, Bouten W. 2015 Using high resolution GPS tracking data of bird flight for meteorological observations. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* (doi:10.1175/BAMS-D-14-00234.1)
43. Pielke RA *et al.* 1992 A comprehensive meteorological modeling system - RAMS. *Meteorol. Atmos. Phys.* **49**, 69–91. (doi:10.1007/BF01025401)
44. Nakagawa S, Schielzeth H. 2013 A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* **4**, 133–142. (doi:10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x)
45. Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S. 2014 lme4: linear mixed-effects models using Eigen and S4. *R package version 1.1-8*. See <http://CRAN.Rproject.org/package=lme4>.
46. Pennycuik CJ. 1978 Fifteen testable predictions about bird flight. *Oikos* **30**, 165–176. (doi:10.2307/3543476)
47. Shepard EL, Lambertucci SA, Vallmitjana D, Wilson RP. 2011 Energy beyond food: foraging theory informs time spent in thermals by a large soaring bird. *PLoS ONE* **6**, e27375. (doi:10.1371/journal.pone.0027375)
48. Spiegel O, Getz WM, Nathan R. 2013 Factors influencing foraging search efficiency: why do scarce lappet-faced vultures outperform ubiquitous white-backed vultures? *Am. Nat.* **181**, E102–E115. (doi:10.1086/670009)
49. Reynolds KV, Thomas AL, Taylor GK. 2014 Wing tucks are a response to atmospheric turbulence in the soaring flight of the steppe eagle *Aquila nipalensis*. *J. R. Soc. Interface* **11**, 20140645. (doi:10.1098/rsif.2014.0645)
50. Tarroux A *et al.* 2016 Flexible flight response to challenging wind conditions in a commuting Antarctic seabird: do you catch the drift? *Anim. Behav.* **113**, 99–112. (doi:10.1016/j.anbehav.2015.12.021)
51. Harel R, Horvitz N, Nathan R. 2016 Adult vultures outperform juveniles in challenging thermal soaring conditions. *Sci. Rep.* **6**, 27865. (doi:10.1038/srep27865)
52. Rotics S *et al.* 2016 The challenges of the first migration: movement and behavior of juvenile versus adult white storks with insights regarding juvenile mortality. *J. Anim. Ecol.* **85**, 938–947. (doi:10.1111/1365-2656.12525)
53. Sergio F, Tanferna A, De Stephanis R, Jiménez LL, Blas J, Tavecchia G, Preatoni D, Hiraldo F. 2014 Individual improvements and selective mortality shape lifelong migratory performance. *Nature* **515**, 410–413. (doi:10.1038/nature13696)
54. Mendelssohn H, Leshem Y. 1983 Observations on reproduction and growth of Old World vultures. In *Vulture biology and management* (eds SR Wilbur, JA Jackson), pp. 214–241. Los Angeles, CA: University of California Press.
55. Drent R, Daan S. 1980 The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* **68**, 225–252.
56. Amélineau F, Péron C, Lescroëil A, Authier M, Provost P, Grémillet D. 2014 Windscape and tortuosity shape the flight costs of northern gannets. *J. Exp. Biol.* **217**, 876–885. (doi:10.1242/jeb.097915)
57. Liechti F, Hedenström A, Alerstam T. 1994 Effects of sidewinds on optimal flight speed of birds. *J. Theor. Biol.* **170**, 219–225. (doi:10.1006/jtbi.1994.1181)
58. Sapir N, Horvitz N, Dechmann DK, Fahr J, Wikelski M. 2014 Commuting fruit bats beneficially modulate their flight in relation to wind. *Proc. R. Soc. B* **281**, 20140018. (doi:10.1098/rspb.2014.0018)
59. Katzner TE, Turk PJ, Duerr AE, Miller TA, Lanzone MJ, Cooper JL, Brandes D, Tremblay JA, Lemaître J. 2015 Use of multiple modes of flight subsidy by a soaring terrestrial bird, the golden eagle *Aquila chrysaetos*, when on migration. *J. R. Soc. Interface* **12**, 20150530. (doi:10.1098/rsif.2015.0530)
60. Weimerskirch H, Louzao M, De Grissac S, Delord K. 2012 Changes in wind pattern alter albatross distribution and life-history traits. *Science* **335**, 211–214. (doi:10.1126/science.1210270)

Chapitre 6 : Discussion générale

Inscrit à l'interface entre écologie comportementale et biologie de la conservation, mon travail de doctorat participe à une meilleure compréhension des patrons d'utilisation de l'espace et des processus en jeu à différentes échelles spatio-temporelles chez une espèce nécrophage. De l'analyse des déplacements journaliers à fine échelle (Chapitres 3 à 5, Articles 1, 2 et 3) à l'étude des domaines vitaux (Chapitre 4, Article 2), nous avons mis en évidence des différences intra- et inter-populationnelles en termes de stratégies d'occupation de l'espace et de recherche alimentaire chez les vautours fauves présents dans les Grands Causses, dans les Pyrénées Atlantiques, et dans le désert du Néguev (Israël). Mené dans un contexte de changements globaux, ce travail a permis d'appréhender le risque de piège évolutif auquel peuvent être confrontés les vautours face à la modification des paysages et de la dynamique naturelle des ressources biotiques et abiotiques. Nous avons identifié certains facteurs internes (e.g. statut de reproduction, âge ; Chapitres 4 et 5, Articles 2 et 3) et externes (e.g. niveau de prévisibilité des ressources alimentaires, conditions aérologiques ; Chapitres 3 à 5, Articles 1, 2 et 3) influençant vraisemblablement les prises de décision comportementale des individus dans ces environnements plus ou moins marqués par les activités humaines. Nous montrons également l'importance de l'échelle choisie pour appréhender les déplacements des organismes et leurs déterminants. Aussi, mon travail pourrait servir de base pour étudier les réponses comportementales d'autres organismes soumis à des modifications de leur environnement.

Grâce à ces travaux nous avons donc pu répondre – au moins en partie - à nos questionnements présentés en introduction. Je propose de faire la synthèse des résultats obtenus dans les Chapitres 3 à 5, puis de les discuter en m'appuyant sur la littérature scientifique. Je présente également certaines limites de mon travail et difficultés méthodologiques rencontrées, et je propose des pistes de réflexion et de futurs travaux à mener pour étayer nos résultats et interprétations.

Synthèse des résultats

L'augmentation de la prévisibilité des ressources liée au soutien alimentaire influence-t-elle les prises de décision individuelles observables à l'échelle des déplacements journaliers de recherche alimentaire ? (Chapitre 3, Article 1)

Notre évaluation des niveaux de routine spatio-temporelle dans les déplacements de vautours fauves suivis par télémétrie dans les Grands Causses a mis en évidence l'existence de comportements de prospection alimentaire peu stéréotypés à l'égard du réseau de sites d'équarrissage naturel (SFS) établi sur le territoire. Nous montrons que plus le SFS est proche de la colonie et plus il est fréquemment approvisionné en carcasses, plus grande est sa probabilité d'être visité périodiquement par les vautours (i.e. routine temporelle), et d'être inclus dans des séquences de SFS visités de façon répétée (i.e. routine spatiale). Aussi, nos travaux montrent l'influence du taux de renouvellement des ressources (i.e. la fréquence de dépôts de carcasses à un SFS) et de leur prévisibilité spatio-temporelle (inhérente au type de SFS) sur les prises de décision individuelles à l'échelle des déplacements journaliers de prospection alimentaire. Nos résultats corroborent l'hypothèse selon laquelle le niveau d'hétérogénéité et de prévisibilité de l'environnement structurent les patrons de déplacements des individus, de l'aléatoire aux comportements stéréotypés et routiniers dans l'espace et/ou dans le temps.

Les individus adaptent-ils leurs prises de décision en fonction de facteurs internes et du contexte auquel ils sont soumis ? (Chapitre 4, Article 2)

Les résultats de notre étude comparative entre les Grands Causses et les Pyrénées montrent que les vautours adaptent leurs déplacements et leur investissement en temps et en énergie aux contextes locaux. Nous montrons que les paramètres de vol (e.g. heure de départ de la colonie, distance journalière parcourue, durée des phases de vol) sont fortement influencés par la force et la direction du vent, et par la disponibilité journalière (cumulée et moyenne) des ascendances thermiques, et orographiques dans une moindre mesure. Nous montrons que les individus reproducteurs suivis dans les Causses passent plus de temps en vol, et investissent de plus grandes dépenses énergétiques au sol comme en vol, comparativement

aux individus pyrénéens non reproducteurs ou ayant échoué précocement. Nos résultats suggèrent également que l'établissement d'un domaine vital et ses caractéristiques sont subordonnés à l'état motivationnel de l'individu (lié au statut de reproduction, dans notre étude), ainsi qu'à la saisonnalité de la disponibilité des ressources alimentaires (liée aux pratiques agro-pastorales régionales) et des conditions météorologiques. Nous montrons que l'influence des facteurs internes et externes à l'individu observée à l'échelle des déplacements de prospection alimentaire journaliers se répercute sur la taille et la forme des domaines vitaux individuels.

Quelles prises de décision face au compromis temps-énergie-risque à différentes échelles spatio-temporelles ? (Chapitre 5, Article 3)

Dans le cadre d'un travail en collaboration avec une équipe de recherche israélienne, nous avons mis en évidence que les déplacements à longue distance et les vols entrants (i.e. dirigés vers la colonie ou le reposoir central) présentent des caractéristiques similaires, comparativement aux décisions prises pendant les phases de vol sortant (i.e. à partir de la colonie) et les phases de prospection à l'échelle du domaine vital. Nous montrons que les individus réduisent la durée de leurs déplacements en pratiquant le vol à voile (*soaring-gliding*, en anglais) plus efficacement, réduisent leur dépense énergétique en minimisant le vol battu, et prennent davantage de risques en augmentant leur angle d'incidence de vol pendant les phases de transition entre deux ascendances thermiques. Nous montrons que l'âge, le statut de reproduction, les conditions aérologiques et l'altitude de vol (mais pas le sexe) influencent les décisions de l'individu en termes de temps et d'énergie investis pendant les phases de vol. Nous suggérons en outre que les individus confrontés à des compromis temporels, énergétiques et liés à la prise de risque lors de leurs déplacements prennent des décisions similaires dans un large éventail de contextes écologiques et d'échelles spatiales, vraisemblablement en raison de l'incertitude quant aux conséquences de leur déplacement.

Discussion des résultats

Informations et patrons de déplacements

Les faibles niveaux de routine spatio-temporelle mesurés chez les vautours dans les Grands Causses (Chapitre 3, Article 1) suggèrent que la dilution et l'imprévisibilité temporelle des ressources alimentaires induites par les SFS individuels (IFS) rendent peu efficaces les stratégies basées sur le recueil d'information personnelle (e.g. stratégie de *traplining* observée chez les abeilles, Lihoreau et al., 2013; et chez les colibris, Tello-Ramos et al., 2015). Nos résultats corroborent les conclusions d'une étude de modélisation des stratégies de prospection alimentaire chez les vautours fauves (Deygout et al., 2010) selon laquelle il devient plus avantageux d'utiliser des stratégies sociales en-deçà d'un certain seuil (20 %) de prévisibilité des ressources. Le recueil d'information auprès de conspécifiques est une autre source d'information disponible pour réduire l'incertitude inhérente à l'environnement (e.g. induite par l'imprévisibilité des ressources alimentaires ou par la modification soudaine d'un habitat par les activités humaines), guidant ainsi l'individu récepteur dans ses prises de décision (Dall et al., 2005; Danchin et al., 2004; Schmidt et al., 2010). Plusieurs travaux mettent en évidence l'utilisation de l'information publique dans les prises de décision individuelles impliquées dans des processus clés tels que la sélection d'habitat (e.g. recherche d'un site de nidification basée sur le succès de reproduction des conspécifiques chez la Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*), Boulinier et al., 1996, 2002; et le Gobemouche à collier (*Ficedula albicollis*), Doligez et al., 2004) et la recherche de sites d'alimentation (e.g. chez la Chauve-souris campeuse (*Uroderma bilobatum*), utilisation préférentielle d'informations recueillies auprès d'individus nouveaux vs familiers pour choisir leurs sources de nourriture, Ramakers et al., 2016).

Des travaux menés chez les vautours de l'Ancien Monde (e.g. chez le Vautour fauve, Cortés-Avizanda et al., 2014; Deygout et al., 2010; Harel et al., 2017; Jackson et al., 2008) et du Nouveau Monde (e.g. chez l'Urubu à tête rouge (*Cathartes aura*), Buckley, 1997; Harel et al., 2017; Jackson et al., 2008; Prior and Weatherhead, 1991), montrent que ces oiseaux utilisent des informations transmises par leurs conspécifiques intentionnellement (i.e. signaux produits pour induire une réponse comportementale chez autrui; e.g. stratégie de

recrutement à la colonie) et/ou involontairement (i.e. indices produits non intentionnellement mais qui transmettent une information discrète relative à la présence (ou à l'absence) de nourriture ou de prédateurs par exemple ; e.g. hypothèse du centre d'information (ICH), stratégie de recrutement local, stratégie en réseau ; Encadré 2(2), p30) (Dall et al., 2005). Observée et rapportée depuis longtemps (e.g. chez le Vautour fauve en Afrique du Nord, Tristram, 1859), la stratégie de recrutement local (*local enhancement*) a été mise en évidence et décrite par Deygout et al., (2010) puis Cortés-Avizanda (2014) comme un mécanisme social clé impliqué dans la prospection alimentaire des oiseaux nécrophages et des espèces coloniales/sociales (e.g. Albatros à sourcil noir (*Thalassarche melanophrys*), Silverman et al., 2004; Fou du Cap (*Morus capensis*), Thiebault et al., 2014). Harel et al. (2017) montrent que les vautours fauves utilisent la colonie comme centre d'information dans le Désert du Néguev (Israël). Un important prérequis à l'efficacité de cette stratégie de transfert d'information (Richner and Heeb, 1995) n'est pas rempli dans le contexte français (et espagnol *a priori*). L'information relative à la présence d'une carcasse dans le paysage n'a guère de valeur au-delà de quelques heures (vs plusieurs jours en Israël) compte tenu du type de carcasses déposées, des faibles quantités fournies par dépôt (en moyenne : 60 kg dans les Causses (brebis et agneaux principalement) vs 270 kg en Israël (vaches et chèvres principalement)), et de la forte densité locale de vautours. Ainsi, ces conditions locales résultent en une consommation rapide des carcasses une fois détectée, réduisant *a fortiori* l'efficacité de cette stratégie de transfert d'information. D'autre part, les résultats de deux études basées sur des modèles individus-centrés (Deygout et al., 2010) montrent que la stratégie de prospection en réseau (*network*) est plus efficace que les stratégies basées sur l'utilisation d'information personnelles (e.g. le *traplining*) lorsque les ressources alimentaires sont peu prévisibles et diluées dans le paysage par le biais d'un grand nombre de SFS. Nous supposons donc qu'une stratégie de type « réseau », couplée aux comportements de recrutement local, pourrait jouer un rôle important chez les vautours fauves en France (voir Limites et perspectives p139).

L'information peut également être acquise auprès d'individus appartenant à d'autres espèces (e.g. chez les passereaux, Farine et al., 2015; Kane et al., 2014; chez les Accipitridés,, Cortés-Avizanda et al., 2013; Kane et al., 2014). En combinant données empiriques et modèles

individus-centrés, Kane et al. (2014) montrent que les vautours africains (*Gyps africanus*) et les vautours de Rüppell (*Gyps rueppellii*) profitent des informations involontairement transmises par les aigles ravisseurs (*Aquila rapax*) et les aigles des steppes (*Aquila nipalensis*) pour localiser les carcasses dans la savane kenyane (dynamique de type producteur-profiteur, *producer-scrounger*, Barnard and Sibly, 1981). En Espagne, Cortés-Avizanda et al. (2013) montrent que l'imprévisibilité des dépôts de carcasses favorisent l'efficacité de prospection alimentaire chez des nécrophages facultatifs (e.g. Grand corbeau (*Corvus corax*), Milan royal (*Milvus milvus*) et stricts (vautours fauve et pernoptère). Ces auteurs mettent en évidence l'existence de processus de facilitation intra- et inter-spécifiques de type recrutement local, réduisant de moitié le temps de détection des carcasses et l'arrivée des premiers individus sur les sites de type IFS comparativement aux SFS collectifs (CFS). Ce type de transfert passif d'informations pourrait également opérer dans les régions françaises occupées par les vautours fauves cohabitant avec de nombreuses espèces nécrophages facultatives (e.g. Grand corbeau, Milan royal, Aigle royal (*Aquila chrysaetos*)) et strictes (vautours moine, pernoptère et Gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*)), susceptibles de signaler involontairement la présence de carcasses par leurs comportements de vol.

L'utilisation de stratégies sociales de prospection alimentaire et leur efficacité dépendent fortement des conditions locales (e.g. patrons de disponibilité spatio-temporelle des ressources alimentaires, Harel et al., 2017 ; densité des vautours, Cortés-Avizanda et al., 2014 ; présence d'autres espèces intra- ou inter-gilde, Kane et al., 2014). Ainsi, l'utilisation de différentes stratégies de prospection, basées sur le recueil d'information personnelle et/ou sociale, est susceptible d'exister chez une même population en fonction du contexte local. L'évaluation de la part des composantes individuelles et sociales dans les déplacements de prospection des vautours fauves dans les Grands Causses et dans les Pyrénées permettrait d'estimer l'influence du niveau de prévisibilité des carcasses sur les prises de décision individuelles et/ou de groupe.

Changements globaux, patrons de déplacements et conservation des espèces

Dans le contexte des changements globaux, notamment caractérisés par les changements d'utilisation des terres et la fragmentation des habitats, les vautours sont fortement menacés

par les installations anthropiques à l’instar des parcs éoliens (e.g. collisions documentées chez le Vautour du Cap (*Gyps coprotheres*) et le Gypaète barbu, Rushworth and Krüger, 2014; chez le Vautour percnoptère (*Neophron percnopterus*), Sanz-Aguilar et al., 2015) ; et le Vautour moine (*Aegypius monachus*), Vasilakis et al., 2016) et des lignes électriques (e.g. collisions et électrocutions documentées chez le Vautour du Cap, Boshoff et al., 2011; Phipps et al., 2013b). Plusieurs études menées en Europe montrent que les vautours fauves représentent l’espèce la plus touchée par les éoliennes installées à terre (Carrete et al., 2012; de Lucas et al., 2012) comme en mer (Barrios and Rodríguez, 2004). La distance des parcs éoliens aux colonies, la distribution spatiale et l’abondance des oiseaux (et *a fortiori* leur agrégation spatiale) seraient les principaux facteurs influençant le risque de collision chez cette espèce. Les collisions avec les lignes électriques constituent une autre préoccupation grandissante dans le cadre de la conservation des oiseaux (Farfán et al., 2017; Jenkins et al., 2010; Schaub and Pradel, 2004). Une étude à laquelle j’ai participé et portant sur l’utilisation de l’espace et les comportements d’évitement de vautours fauves face aux lignes électriques implantées dans les Grands Causses (Borner et al. *in prep*) montre néanmoins que les individus sont relativement peu exposés aux risques de collision dans la zone étudiée, quelle que soit l’échelle spatiale considérée (macro, méso et micro-échelles). Les auteurs montrent néanmoins que la proximité de certains SFS aux lignes (entre 300 et 500 m) représente un danger potentiel pour les vautours, leur manœuvrabilité étant plus limitée lors des phases de décollage et d’atterrissage.

Au-delà des bénéfices que peuvent tirer les vautours des conditions environnementales pour se déplacer, le paysage énergétique (e.g. la disponibilité spatio-temporelle et la vitesse des ascendances thermiques et orographiques, Shepard et al., 2013; Wilson et al., 2011) peut également contrôler le risque de collisions avec les infrastructures humaines. La construction de ces paysages énergétiques pourrait permettre d’identifier les zones à risques en termes de collision avec les installations éoliennes ou électriques. C’est ce qu’ont récemment proposé Péron et al. (2017) à travers une approche mécanistique où sont modélisées les altitudes de vol de trois espèces de grands-planeurs (Condor des Andes (*Vultur gryphus*), Vautour fauve, et Aigle royal) en fonction des conditions aérologiques. Leur méthode permet d’évaluer la probabilité que les individus entrent dans une zone à risque (ici,

les pales des éoliennes) et ainsi de prédire les risques de collision en fonction des paramètres de vol (ici, l'altitude moyenne relative au sol) en fonction du paysage énergétique local.

Implications pour la conservation des oiseaux nécrophages stricts et facultatifs

Le soutien alimentaire est une pratique très répandue mais aussi controversée dans le cadre de la conservation des oiseaux nécrophages stricts (Cortés-Avizanda et al., 2016; Piper, 2014). De récentes études ont attiré l'attention quant au risque d'altération des comportements naturels de prospection alimentaire des vautours dans un contexte de gestion anthropique des ressources alimentaires (Kane et al., 2016; Phipps et al., 2013a). A notre connaissance, notre étude présentée dans le Chapitre 3 (Article 1) est la première évaluation de l'impact de l'augmentation de la prévisibilité spatio-temporelle des carcasses induite par le soutien alimentaire, sur les comportements de prospection alimentaire d'un oiseau nécrophage strict. Les faibles niveaux globaux de routine comportementale mesurés chez les vautours fauves dans les Causses confirment, à l'échelle fine des déplacements individuels journaliers, l'avantage des sites d'équarrissage naturels individuels (SFS individuels (IFS) vs collectifs (CFS)) pour la conservation des vautours de l'Ancien Monde, et plus largement de l'avifaune nécrophage (Arrondo et al., 2015; Cortés-Avizanda et al., 2013). Ces auteurs montrent que l'imprévisibilité temporelle des dépôts de carcasses sur les IFS en Espagne favorise la richesse et la diversité des oiseaux nécrophages exploitant cette ressource, comparativement aux CFS monopolisés par les vautours fauves, espèce dominante localement. Notre étude et ces travaux montrent que les IFS favorisent le maintien naturel des comportements des vautours fauves et permettent la coexistence de plusieurs espèces de vautours. Moreno-Opo et al. (2016) montrent que la diversité fonctionnelle des oiseaux nécrophages présents sur une curée (i.e. présence d'espèces nécrophages strictes et facultatives, généralistes ou spécialistes, avec des comportements variés d'utilisation de leur ressource) permet une exploitation optimale des carcasses. L'installation d'IFS favorise indirectement le recyclage rapide et efficace de la matière organique (e.g. consommation des parties molles par le Vautour percnoptère, et des os par le Gypaète barbu), processus essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes.

Par le biais de nos travaux basés sur une approche scientifique et méthodologique rigoureuse, nous montrons l'importance d'évaluer l'effet des pratiques de conservation sur les espèces ciblées de façon à orienter les futures prises de décision sans se contenter de proposer des mesures de gestion basées sur des appréciations personnelles, ce que revendiquent par exemple Blanco et al. (2011), Kubasiewicz et al. (2016) et Walsh et al. (2012). Ainsi, à partir de preuves scientifiques, nous proposons aux acteurs de la conservation des recommandations relatives aux modalités d'utilisation du soutien alimentaire pour protéger au mieux les populations d'oiseaux nécrophages stricts. Nous suggérons en outre de préférer l'installation d'un grand nombre d'IFS à la centralisation des dépôts de carcasses sur un ou quelques CFS, de façon à maintenir les comportements naturels des vautours. Les décisions comportementales individuelles étant susceptible d'impacter la valeur sélective des individus, (e.g. visites répétées sur les CFS entraînant une augmentation de la compétition intra-spécifique, donc un accès plus difficile aux carcasses induisant potentiellement un coût en termes de succès de reproduction et/ou de survie, Duriez et al., 2012), et *a fortiori* la dynamique et la viabilité des populations, l'évaluation de l'impact des mesures de conservation nous semble primordiale pour éviter de reproduire d'anciens écueils (e.g. diminution des taux de reproduction et de survie chez le Gypaète barbu en Espagne, Carrete et al., 2006; Oro et al., 2008). L'étude de la dynamique des populations de vautours fauves dans les Causses, et la comparaison avec celle des vautours suivis en Vallée d'Ossau, permettrait en outre d'évaluer l'impact des modalités de soutien alimentaire sur les populations cibles et leur viabilité.

Limites et perspectives

Disponibilité des données : limites du matériel et des conditions environnementales inhérentes à l'étude des organismes dans leur milieu naturel

Nous avons été limités par la disponibilité de données GPS enregistrées à une fréquence suffisamment élevée permettant d'identifier les visites des individus sur les SFS. La fréquence d'échantillonnage des localisations GPS est ajustable en fonction de la capacité de stockage et du niveau de charge des GPS munis de panneaux solaires. Elle est donc directement liée aux conditions d'ensoleillement locales (Chapitre 2, section 4.1). Compte tenu des conditions météorologiques dans les Grands Causses, les données GPS ont pu être enregistrées à haute résolution spatio-temporelle (i.e. 1 localisation par minute) en juillet-août 2011. C'est à partir de ce jeu de données que nous avons mesuré les niveaux de routine des vautours dans un contexte de gestion anthropique des ressources. Or c'est en été que l'approvisionnement des SFS est le moins important en termes de quantité et de fréquence des dépôts de carcasses. Nous supposons que les ressources alimentaires sont davantage prévisibles en hiver, notamment au cours de la période d'agnelage caractérisée par une hausse de la mortalité dans les cheptels (janvier - avril). Il nous semble donc pertinent de mesurer les niveaux de routine des vautours en période hivernale, bien que les conditions météorologiques soient potentiellement moins favorables aux vols de prospection alimentaires. Les résultats de Monsarrat et al. (2013) démontrent que les vautours caussenards concentrent leurs activités autour de certains sites en hiver, et que la densité de SFS inclus dans les domaines vitaux individuels augmente à cette période de l'année. Comme le suggèrent nos résultats sur l'influence des conditions aérologiques sur les paramètres de vol des vautours (Chapitre 4, Article 2), nous supposons que la dégradation des conditions météorologiques en hiver pourrait expliquer la contraction des domaines vitaux autour de certains SFS, les individus étant davantage contraints dans leurs déplacements. Nous supposons aussi que les vautours adopteraient des comportements plus stéréotypés vis-à-vis des SFS en hiver (d'où leur plus grande densité dans le domaine vital) de façon à minimiser la durée et la distance de leurs trajets quotidiens et maximiser leur probabilité de trouver des carcasses et donc d'augmenter leurs gains énergétiques. L'intérêt de mesurer les niveaux de routine spatio-temporelle des

vautours en hiver est donc double : comparer les niveaux de routine et *a fortiori* les niveaux d'optimisation des déplacements chez les mêmes individus mais à des périodes caractérisées par des niveaux de disponibilité et de prévisibilité des ressources distincts. Nous pourrions affiner notre évaluation de l'influence de la prévisibilité des carcasses sur les prises de décision individuelles, et vérifier l'existence d'une plasticité comportementale des vautours fauves face à des variations de ce facteur. Nous ne disposons malheureusement pas de données GPS enregistrées en hiver à haute résolution pendant la période de suivi dans les Causses (2010-2014) pour tester cette hypothèse. De nouvelles avancées technologiques (e.g. optimisation des batteries des GPS) pourraient permettre de répondre à ces questionnements dans le futur.

Limites méthodologiques et importance du choix des échelles d'analyse des données

La première limite que nous avons rencontrée est liée à l'application des méthodes d'analyse de routine à notre contexte d'étude. Dans le cadre des analyses de routine temporelle (Riotte-Lambert et al., 2013), le principal défi était d'adapter la méthode existante à notre jeu de données et réciproquement. Prenons l'exemple du choix de l'encodage des données. Basée sur des analyses de Fourier, la méthode permet de détecter des événements périodiques à partir d'une suite binaire tel que: si l'individu i visite le SFS s , cet événement est codé '1', '0' si non. En considérant l'ensemble des localisations de l'individu au cours de la journée, nous obtenons un grand nombre de '0' comparativement aux nombre d'occurrences de visites du site s . Or nous nous sommes aperçus, à partir de vérifications 'visuelles' des séries binaires confrontées aux résultats de périodicité obtenus par les analyses de Fourier, que ces derniers ne reflétaient pas correctement la réalité. Plus particulièrement, nous avons observé que les analyses de Fourier détectaient de fausses périodicités, conduisant à une large surestimation des niveaux de routine temporelle chez les vautours. Nous pensons que ces faux positifs étaient induits par la surreprésentation numérique des '0' dans les séries binaires codants les visites à l'échelle de la journée. Aussi, nous avons choisi de réduire significativement le nombre de '0' en changeant d'échelle d'analyse des visites sur les SFS. Nous avons ainsi construit des séries binaires de taille J (avec J , le nombre de jours de suivi de l'individu focal i) en codant '1' si l'individu i visite le SFS s au cours de la journée, et '0' sinon. Ces stratégies méthodologiques nous ont finalement permis d'obtenir des estimations non biaisées et biologiquement pertinentes quant à la périodicité des visites des vautours aux SFS dans les

Causes. Notre travail met en évidence les limites de cette méthode, développée à partir de données simulées et/ou recueillies sur des espèces dont on savait *a priori* qu'elles présentaient des comportements routiniers (l'Impala *Aepyceros melampus*, Riotte-Lambert et al., 2013), ce qui n'était pas le cas pour les vautours fauves. Nous confirmons aussi l'importance d'adapter l'échelle d'analyse du jeu de données (échelle temporelle ici) aux méthodes choisies, et réciproquement, d'adapter le choix de la (des) méthode(s) utilisée(s) en fonction du jeu de données dont nous disposons et de l'hypothèse biologique testée.

Nous avons également rencontré des difficultés avec les analyses de routine spatiales que je présente ici plus brièvement. Considérons l'alphabet A composé de N éléments Z. Dans notre étude, A correspond à l'ensemble des N sites d'alimentation Z visités par l'individu i sur toute la période de suivi. La méthode développée par Riotte-Lambert et al. (2017) permet d'identifier des sous-séquences répétées d'éléments Z à l'intérieur d'une séquence globale. Nous souhaitons extraire d'éventuelles sous-séquences répétées de SFS visités dans un ordre strict par l'individu, à partir de la série de l'ensemble de ses visites à l'échelle de la période de suivi (Eté 2011). Basée sur le principe de l'entropie conditionnelle, cette méthode est d'autant plus efficace que l'alphabet est court (Riotte-Lambert et al., 2017). Or dans notre étude, nous disposons d'un alphabet initial A_i de grande taille (i.e. le nombre total T1 de SFS visités par l'individu i ; $36 \leq T1 \leq 92$; moyenne \pm écart-type : 70.4 ± 14.9 SFS (n = 17 individus)). De façon à réduire la taille de l'alphabet, nous avons décidé de regrouper les SFS dont les tampons d'1 km de rayon s'intersectaient, en de nouvelles entités. Fusionner les sites les plus proches les uns des autres nous a permis de réduire de moitié la taille des alphabets individuels A_i (i.e. le nombre T2 de SFS post-regroupement visités par l'individu i ; $13 \leq T2 \leq 49$; moyenne \pm écart-type : $36,6 \pm 9$ SFS). Nous confirmons à nouveau l'importance d'adapter l'échelle d'analyse de son jeu de données (échelle spatiale ici, en regroupant des SFS) aux contraintes imposées par la méthode choisie, et réciproquement.

La gestion des ressources alimentaires dans les Grands Causses : une situation quasi-expérimentale qui comporte ses revers

Une autre limite de ce travail est liée à l'organisation même du réseau de SFS dans les Grands Causses. Prenons l'exemple du charnier collectif (CFS) de Cassagnes, site de réintroduction des vautours fauves relâchés au début des années 1980 (Terrasse, 1985). Ce site avait été choisi pour sa localisation centrale dans les Grands Causses (Causses Méjean) et pour sa proximité des gorges du Tarn et de la Jonte dont les falaises ont permis aux vautours de se fixer et d'aboutir, 30 ans plus tard, à une population viable (Aarts et al., 2008; Terrasse et al., 2004). Or de par sa localisation, nous avons dû retirer le charnier de Cassagnes de nos analyses de routine car nous ne pouvions déterminer si les survols au-dessus de ce site étaient de réelles visites pour contrôler la présence de carcasses, ou s'ils s'agissaient de survols orientés vers un autre but (e.g. la colonie, la recherche d'ascendances thermiques ou orographiques). Compte tenu de la forte prévisibilité spatio-temporelle des ressources alimentaires sur Cassagnes, nous supposons que les individus visitent ce site de façon routinière dans le temps (car des carcasses y sont déposées tous les 2 à 3 jours, tout au long de l'année) et dans l'espace (car ce CFS existe depuis la réintroduction des premiers individus). Il est donc fort à parier que le retrait de Cassagnes de nos analyses ait conduit à une sous-estimation des (faibles) niveaux de routine mis en évidence dans notre étude, et en particulier la probabilité qu'un individu visite un CFS périodiquement (i.e. routine temporelle). Notre recommandation de privilégier un système de dilution des ressources *via* l'installation de placettes d'équarrissage naturel individuelles (IFS) dispersées dans le paysage est donc d'autant plus importante à considérer par tout acteur de la conservation dont un des objectifs est de protéger les comportements naturels de prospection des vautours fauves. A titre comparatif, il serait pertinent de réaliser ces analyses dans une zone témoin sans placette d'équarrissage afin de valider (ou infirmer) notre hypothèse selon laquelle les IFS reproduisent la disponibilité naturelle des ressources alimentaires. Les pâturages de haute montagne situés dans les Alpes, où les vautours sont susceptibles de s'alimenter sur des cadavres d'ongulés sauvages (e.g. le Chamois (*Rupicapra rupicapra*) et le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex*)) pourraient constituer des sites d'étude intéressants.

L'apport des annotations comportementales des données GPS et intérêt des comparaisons inter-populations

Nous savons que le dépôt de carcasses en dehors des sites officiels est une pratique relativement courante dans les Causses et les Pyrénées, malgré la législation en vigueur sur l'équarrissage (Arrêté du 7 août 1998 relatif à l'élimination des cadavres d'animaux et au nourrissage des rapaces nécrophages). Les cadavres d'ongulés domestiques sont parfois abandonnés sur place par les éleveurs, notamment en été lorsque les troupeaux paissent en liberté sur des sites difficiles d'accès dans les estives pyrénéennes ou sur les plateaux caussenards. Le caractère aléatoire et non officiel de ces dépôts a rendu impossible leur prise en compte dans nos analyses de routine, bien qu'ils soient susceptibles de jouer un rôle important dans les prises de décision des vautours en prospection. Toutefois, à moins que certains éleveurs ne déposent des cadavres issus de leur cheptel sur les mêmes sites d'un dépôt à l'autre, nous supposons, d'après la théorie (Berger-Tal and Bar-David, 2015) que ce type de ressources non prévisibles ne devrait pas induire de comportements routiniers chez les vautours. En termes de perspectives, il pourrait être intéressant de comparer les niveaux de routine spatio-temporelle mesurés chez les individus envers ces sites de dépôts non officiels (i.e. le modèle nul) *versus vis-à-vis* des SFS officielles. Présentée dans le Chapitre 3 (Article 2), l'annotation des données accélérométriques (et des localisations GPS associées) avec des classes comportementales pourrait être utilisée pour identifier les phases d'alimentation des individus dans un rayon d'1 km autour d'un SFS vs en dehors des SFS. Il serait alors possible de constituer un deuxième alphabet pour chaque individu, composé des sites où ceux-ci s'alimentent en dehors des SFS, et d'y appliquer les analyses de périodicité et de routine spatiale. Ces analyses pourraient également être réalisées sur les données recueillies dans les Pyrénées et annotées avec les mêmes classes comportementales, en suivant la méthodologie décrite ci-dessus. Comparer les niveaux de routine des vautours caussenards vis-à-vis des SFS aux niveaux de routine des vautours dépendant principalement de l'élevage extensif en Vallée d'Ossau (i.e. le modèle nul, avec des sites non officiels exclusivement) permettrait d'obtenir une meilleure estimation de l'influence des systèmes de gestion des ressources alimentaires sur les comportements de prospection des vautours.



Figure 14. Lavogne sur le Causse Méjean. La plume de vautour au 1^{er} plan indique la présence de l'espèce sur ces sites pour boire et/ou se nettoyer. *Crédit photographique : O. Duriez*

Comparaison des niveaux de routine comportementale le long d'un gradient de prévisibilité des ressources alimentaires

L'évaluation des niveaux de routine spatio-temporelle des vautours sur les sites d'alimentation mis en place dans les Baronnies (Alpes du Sud, France) pour soutenir la population réintroduite dans les années 1996-2002 permettrait de mesurer l'influence d'un niveau de gestion des ressources alimentaires intermédiaire à celui des Grands Causses et de la Vallée d'Ossau. Ce système de gestion s'apparente à celui mis en place en 2016 en Vallée de Cize (Pays Basque) et se compose d'une dizaine de placettes collectivement gérées par des groupes d'éleveurs locaux. Les ressources alimentaires deviennent prévisibles dans l'espace (peu nombreuses comparativement aux Causses) mais peu dans le temps puisque l'approvisionnement dépend de la mortalité naturelle dans les troupeaux des éleveurs impliqués. Aussi, la comparaison des décisions comportementales des vautours en réponse à un gradient du niveau de gestion des carcasses (quasi non-interventionnisme en Vallée d'Ossau < petit nombre de SFS collectifs dans les Baronnies < large réseau de SFS individuels + trois SFS collectifs dans les Grands Causses) constituerait une belle perspective de recherche, et aboutirait peut être à la proposition de nouvelles pratiques à visée de conservation.

Application des analyses de routines comportementales pour répondre à d'autres questionnements en conservation animale

L'application des analyses de routine spatio-temporelle à d'autres ressources disponibles dans l'environnement des vautours permettrait de répondre à certains questionnements émis par les gestionnaires. Des craintes ont récemment été émises quant à la possible contamination des eaux des lavognes (aménagement de creux naturels permettant aux ongulés domestiques de boire ; Figure 14) par les vautours venant boire et/ou se nettoyer, vraisemblablement après avoir participé à une curée (S. Descaves, *comm. pers.*). Il serait intéressant de mesurer la fréquentation et les niveaux de routine spatio-temporelle des vautours caussenards sur ces lavognes. Si des comportements stéréotypés étaient mis en évidence sur certaines lavognes (e.g. visites récurrentes des vautours sur une lavogne située à proximité d'un SFS), des prélèvements d'eau pourraient être réalisés de façon à vérifier l'existence de pathogènes dont les vautours pourraient être les vecteurs sur leurs pattes ou

plumage (Houston and Cooper, 1975; Roggenbuck et al., 2014). Le cas échéant, des mesures de gestion pourraient être prises pour limiter le risque de transmission de pathogènes au bétail (e.g. des aménagements autour des points d'eau pour empêcher l'accès aux vautours).

Des analyses de routine spatiale pourraient également être réalisées pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents aux échecs (précoces) de reproduction chez les individus suivis en Vallée d'Ossau. Il serait par exemple envisageable d'identifier les 'repositoires' diurnes et nocturnes d'un individu focal dès le début de la période de reproduction, puis de vérifier l'existence de visites périodiques sur l'un ou plusieurs de ces repositoires. Le cas échéant, un comportement stéréotypé orienté vers un site pourrait suggérer que ce dernier est le nid de l'individu. L'interruption des visites périodiques pendant la période de reproduction pourrait symboliser un échec précoce de l'adulte. L'identification du site et des conditions environnementales associées permettrait dès lors de mettre en évidence les facteurs susceptibles d'avoir entraîné cet échec de reproduction. Imaginons maintenant que plusieurs repositoires soient périodiquement visités par l'individu. Des analyses de routine spatiale permettraient de tester l'hypothèse de séquences de visites sur différents repositoires, qui en début de période de reproduction pourraient correspondre à la recherche d'un site de nidification. Visiter différents sites est une stratégie mise en évidence chez plusieurs espèces d'oiseaux coloniaux (e.g. chez la Mouette tridactyle (*Rissa tridactyle*), Boulinier et al., 2002, 1996) ou territoriaux (e.g. chez le Gobemouche à collier (*Ficedula albicollis*), Doligez et al., 2004) qui utilisent le succès de reproduction des conspécifiques comme un indice de qualité du site, influençant leur décision à s'établir ou à visiter un autre site. Ce type d'analyses permettrait d'identifier les processus à l'origine des prises de décision individuelles quant à la sélection d'un site de nidification, susceptibles d'entraîner d'importantes conséquences pour l'individu (e.g. échec de reproduction) voire pour la population (e.g. baisse des effectifs).

Ségrégation temporelle et/ou spatiale des comportements de prospection alimentaire

La ségrégation est une stratégie de partitionnement des ressources – à l’instar de la sélection d’habitat et de la niche alimentaire – permettant aux organismes de réduire l’impact de la compétition en présence de ressources trophiques limitées, à l’échelle inter- ou intra-spécifique. Cette stratégie comportementale peut s’observer chez de nombreuses espèces à l’échelle spatiale (e.g. chez les mammifères : les groupes dominants d’éléphants sélectionnent préférentiellement les habitats les plus rentables, Wittemyer et al., 2007) et/ou temporelle (e.g. chez les poissons : chez les individus dominants, activité de fourragement plus intense aux heures les plus propices à la capture de proies, Alanärä et al., 2001). Les individus peuvent mettre en place ces deux types de stratégies pour maximiser leurs gains énergétiques et minimiser les risques de compétition, à l’échelle intra-populationnelle (e.g. chez le Pétrel géant (*Macronectes giganteus*) les mâles prospectent des zones côtières et pélagiques avec beaucoup de flexibilité, les femelles privilégient certaines zones pélagiques, différentes de celles des mâles, González-Solís et al., 2007), inter-populationnelle (e.g. chez le Gorfou sauteur (*Eudypetes chrysocome*), décalage spatio-temporel des activités des individus appartenant à deux populations distinctes, Thiebot et al., 2012), ou inter-spécifique (e.g. chez quatre espèces sympatriques d’oiseaux marins, prospection alimentaire partitionnée dans l’espace (horizontal et vertical) et dans le temps, Navarro et al., 2013). Chez les vautours, des patrons de ségrégations ont été rapportés à l’échelle de la guilda (Moreno-Opo et al., 2016) jusqu’au niveau intra-spécifique (Monsarrat et al., 2013). Chez le Vautour fauve, les juvéniles et les immatures participent davantage aux curées sur les SFS individuels que sur les SFS collectifs où la compétition avec les adultes est plus forte (Duriez et al., 2012). Cette ségrégation spatiale s’observe particulièrement en période d’élevage des poussins (Monsarrat et al., 2013) où l’accès aux ressources alimentaires est d’autant plus disputé par les adultes reproducteurs qui doivent subvenir à leurs propres besoins énergétiques et à ceux de leur progéniture. Il pourrait en outre être intéressant d’évaluer le niveau de routine comportementale dans les déplacements d’individus juvéniles et immatures, potentiellement plus à même de devenir routinier sur des sites où le risque d’entrer en compétition avec des adultes est moindre (i.e. les IFS).



Figure 15. Radar ornithologique. Source : Biotope

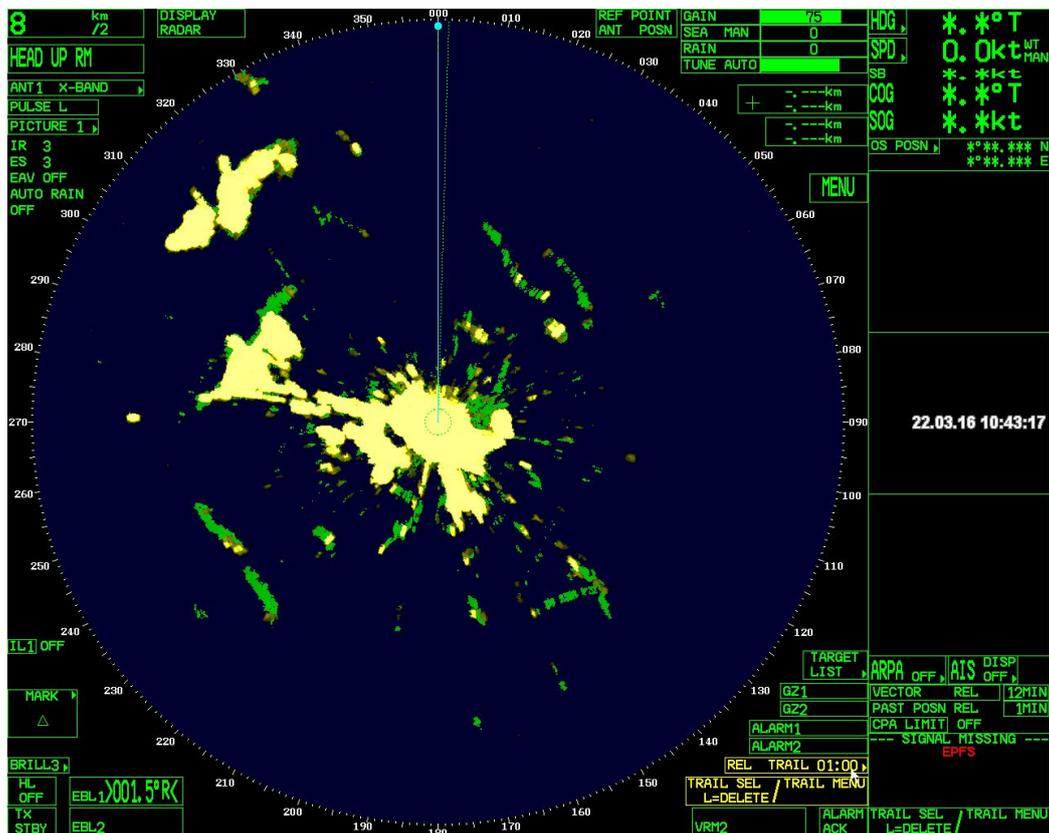


Figure 16. Extrait d'une image radar prise lors d'un test sur le Causse du Larzac le 22 mars 2016. Les points jaunes suivis de lignes vertes correspondent à des objets en déplacement dans le ciel (les vautours) et les secteurs jaunes correspondent à des éléments fixes du paysage créant des masques (reliefs). Le rayon de détection était réglé sur 8 km.

Un faible niveau global de routines comportementales : quelle(s) autre(s) stratégie(s) de prospection alimentaire chez les vautours fauves ?

Appréhender la part des composantes individuelles et sociales dans les stratégies de prospection alimentaire chez les vautours fauves était un des objectifs que je m'étais fixé en débutant ma thèse. Compte tenu du temps imparti limité, je n'ai malheureusement pu qu'aborder très partiellement cette problématique. Or comme le suggèrent les faibles niveaux de routine spatio-temporelle mesurés chez les individus dans un contexte de gestion des ressources dans les Causses - mais caractérisé par la dilution des SFS dans le paysage caussenard, ainsi que l'apport de ressources supplémentaires *via* les dépôts non officiels et la mortalité naturelle chez les ongulés domestiques et sauvages - il est fort probable que les vautours recourent également à des stratégies sociales pour rechercher efficacement des carcasses.

En collaboration avec Vincent Delcourt, expert en radar ornithologique dans le bureau d'étude Biotope, nous avons élaboré un protocole expérimental incluant la technologie radar pour tester l'hypothèse de la stratégie de prospection en « réseau » chez le Vautours fauve. Le radar ornithologique (Figure 15) présente trois avantages majeurs pour appréhender les comportements de vol individuels et sociaux des vautours. Il s'agit d'une méthode non intrusive, contrairement au suivi télémétrique qui implique la capture et la manutention des individus à équiper de balises de type Argos ou GPS. Le radar permet de détecter des objets et des oiseaux en vol à des distances et altitudes de plusieurs kilomètres, hors de portée du champ visuel humain. Dépendamment des caractéristiques de l'espèce étudiée (sa taille et sa vitesse en particulier), il est possible de discriminer les individus cibles des autres espèces d'oiseaux (et des avions, facilement reconnaissable la linéarité de leur trajectoire et leur vitesse) sur les images enregistrées par le radar (Figure 16). Aussi, l'utilisation d'un radar ornithologique nous paraît être une méthode pertinente pour réaliser une cartographie dynamique des axes de déplacements des vautours à proximité d'un site alimenté en carcasses, à fine échelle spatio-temporelle.

Sur le terrain, notre protocole a consisté à disposer, sur une zone de plateau des Grands Causses, deux leurres de moutons morts que j'avais fabriqué à partir de peaux de

moutons. Installé à 2 km, le radar nous a permis d'enregistrer les déplacements des vautours dans un rayon de 8 km autour du faux site d'alimentation. Les travaux récemment réalisés dans le cadre du doctorat de Camille Assali ('Contribution des radars embarqués à l'étude des stratégies collectives de recherche alimentaire chez les oiseaux marins', Assali et al., 2017) devraient désormais permettre de débiter l'analyse de ces données.

Limite liée à la différence des échelles de recueil des données

La différence de résolution spatio-temporelle entre l'enregistrement des données géolocalisées (GPS) et les données environnementales représente une autre limite dans notre étude. Cette source d'erreurs est justement mise en évidence dans une récente étude (Scharf et al., 2016) où les auteurs déplorent l'impossibilité d'identifier les facteurs régissant la structure spatiale des dépenses énergétiques du Pékan (*Pekania pennanti*) compte tenu du décalage d'échelles entre les mesures d'ODBA et des données environnementales. Dans notre étude, l'absence de relation significative entre les paramètres de vol des individus et la force des vents de travers – supposée représenter une contrainte de vol importante chez les espèces pratiquant le vol à voile (e.g. chez le Busard cendré (*Circus pygargus*), Limiñana et al., 2013 ; et la Bondrée apivore (*Pernis apivorus*), Vansteelant et al., 2015) – est peut être liée à la résolution trop faible des données météorologiques comparativement à la fréquence d'échantillonnage des données GPS (en heures vs en minutes). Nous avons tenté de limiter cette source d'erreurs en analysant l'effet des conditions aérologiques cumulées ou moyennées sur les paramètres de vol, à l'échelle de la journée. Néanmoins, le recueil et la modélisation de données environnementales à fine échelle spatio-temporelle est le prochain défi à relever (et que nous avons commencé à relever) pour mieux appréhender les processus en jeu dans les processus de décision des vautours fauve dans les Causses et les Pyrénées.

Modélisation des ascendances thermiques et orographiques à fine échelle spatio-temporelle

Nous avons mené un travail préliminaire en collaboration avec Willem Bouten, Professeur à l'Université d'Amsterdam, et deux de ses étudiants en Licence de Géosciences, Jim Groot et Marnix Witterbrood. Des modèles de convection ont été construits de façon à estimer la dynamique des ascendances thermiques et orographiques à fine échelle spatio-temporelle (résolution spatiale : 100 mètres ; résolution temporelle : une heure). Dans les Grands Causses et pour l'année 2011, nous avons construit des cartes représentant chacun des deux types de courants ascendants produits à chaque heure de la journée et à une résolution spatiale de l'ordre de 100 mètres au cours des périodes hivernale (janvier-février) et estivale (juillet-août) (Figures 17 et 18). Ces modèles ont été élaborés à partir de données environnementales telles que la vitesse et la direction du vent, la température et la pluviométrie, enregistrées par la station météorologique de Millau, et recueillies sur une base de données en ligne du Centre Européen pour les prévisions Météorologiques à Moyen terme (ECMWF). Des données relatives à la topographie du milieu (orientation et inclinaison de pente), calculées via des logiciels d'Informations Géographiques (ArcGIS et QGIS) ont également été incluses dans les modèles de convection. Ces modèles restent relativement simples au regard de la complexité des phénomènes qu'ils tentent de représenter, notamment la dynamique des flux d'air au niveau des gorges dans les Causses. Des implémentations plus avancées n'ont pu être réalisées dans le temps imparti compte tenu de leur complexité technique. A terme, notre objectif est de reprendre ces implémentations puis de les appliquer à l'échelle de la Vallée d'Ossau. Celles-ci dépendront de la faisabilité des modèles de convection à haute résolution spatio-temporelle en zones montagneuses.

Construction de paysages énergétiques

Les caractéristiques du paysage peuvent agir directement sur les capacités de locomotion des organismes (i.e. faciliter vs contraindre les déplacements) et sur leurs dépenses énergétiques. Aussi le coût d'un déplacement dépend des conditions environnementales et des choix comportementaux opérés par l'individu pour y faire face. Wilson et al. (2012) puis Shepard et al. (2013) proposent de définir ce lien entre déplacement animal et dépense énergétique (i.e.

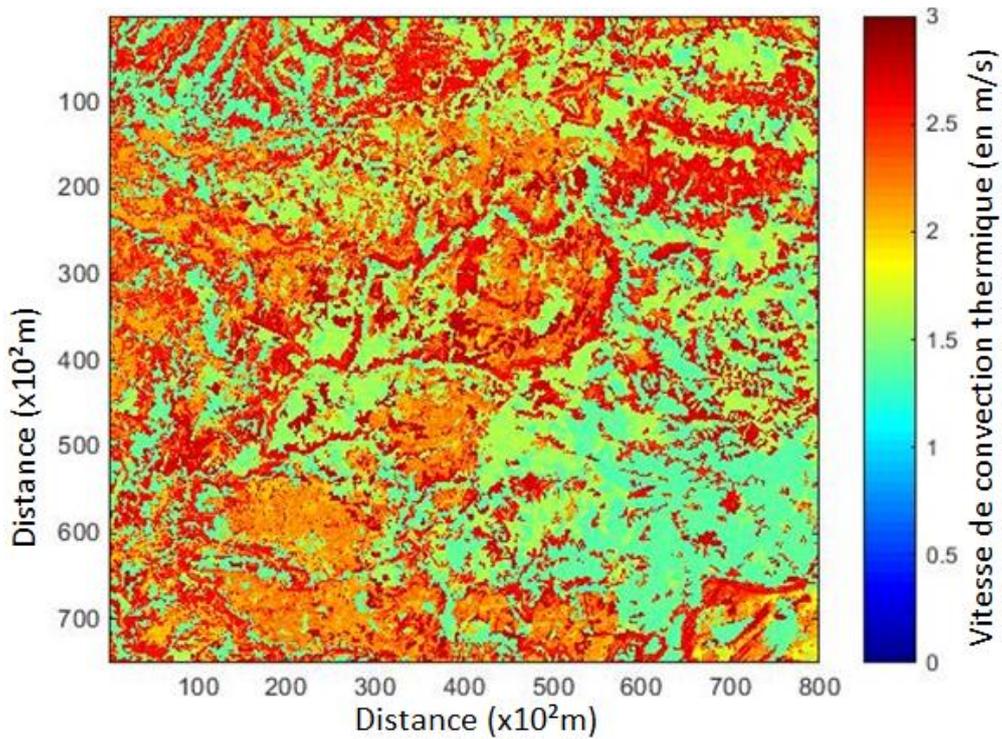


Figure 17. Modélisation des vitesses de convection thermique dans les Grands Causses, le 20/08/2011 à 12h (heure UTC).

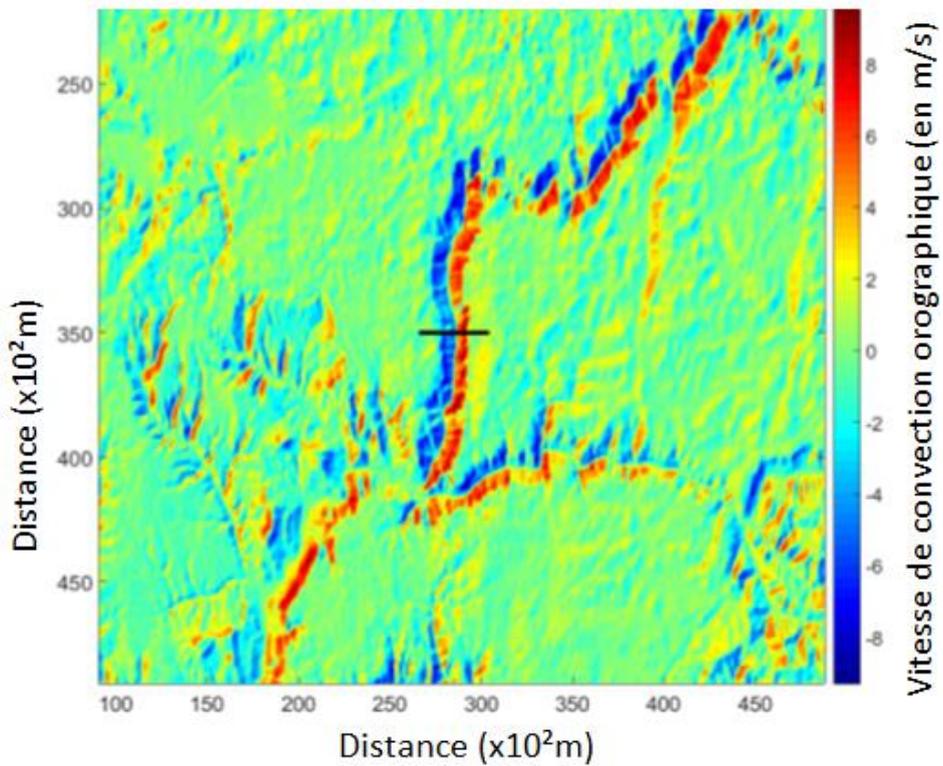


Figure 18. Modélisation des vitesses de convection orographique dans les Grands Causses, le 20/08/2011 à 12h (heure UTC). Zoom sur les Gorges du Tarn et de la Jonte.

le coût du transport par unité de distance parcourue) par le concept de « paysage énergétique ». De récents travaux ont démontré que les animaux sélectionnent préférentiellement des zones minimisant le coût de leur déplacement et maximisant leur gain énergétique net (e.g. en prospection alimentaire, Masello et al., 2017). Aussi, la construction de paysages énergétiques chez les vautours fauves dans les Causses, les Pyrénées et les Alpes permettrait de mieux comprendre les différences d'utilisation de l'espace et de stratégies comportementales mesurées chez les individus des trois populations. Au-delà des conditions environnementales, il me semble également primordial d'intégrer dans ces paysages énergétiques d'autres facteurs tels que la disponibilité/prévisibilité des ressources alimentaires et en eau. La présence de conspécifiques et/ou d'hétérosécifiques peut également réduire ou augmenter les dépenses énergétiques (e.g. respectivement, partage d'information sociale, compétition intra- ou intersécifique).

Recommandations aux acteurs de la conservation

A partir des résultats de nos analyses de routines comportementales chez le vautour fauve dans les Grands Causses (Chapitre 3), nous recommandons aux acteurs de la conservation de choisir un système de soutien alimentaire adapté au stade d'avancement de leur plan de gestion. Dans le cadre du lancement d'un programme de réintroduction, la mise en place de charniers collectifs (CFS) peut être encouragée de façon à soutenir les individus relâchés avec des ressources alimentaires sûres en termes de qualité (i.e. non contaminées) et de quantité. Lorsque les populations réintroduites sont installées et viables, les comportements routiniers induits par les CFS peuvent empêcher les individus d'explorer de nouvelles aires et de nouvelles sources d'alimentation, les rendant pleinement dépendants aux apports humains de nourriture. Dès lors, nous recommandons aux gestionnaires de privilégier un système de soutien alimentaire reproduisant au plus près la disponibilité naturelle des ressources alimentaires dans l'environnement des espèces nécrophages ciblées. Nous proposons la mise en place d'un réseau de placettes d'équarrissage naturel individuelles (IFS) situées à plus de 10 km des colonies et approvisionnées en carcasses de façon irrégulière dans le temps. Au-delà du maintien des comportements naturels opportunistes typiques des vautours, les IFS présentent l'avantage d'augmenter la richesse et la diversité des espèces et de leurs rôles fonctionnels sur les sites (Cortéz-Avizanda et al., 2012). L'imprévisibilité des ressources inhérente aux IFS favorise l'augmentation de la diversité fonctionnelle, l'émergence de processus de facilitation inter-spécifiques (e.g. accès des petites espèces aux parties molles de la carcasse une fois ouverte par les plus grosses espèces), et induit par conséquent une exploitation optimale des carcasses.

A partir des résultats de notre étude comparative de l'utilisation de l'espace chez les vautours fauves dans les Grands Causses et dans les Pyrénées (Chapitre 4), nous encourageons les gestionnaires à prendre en considération les conditions environnementales locales auxquelles sont soumises les populations à protéger. Une connaissance approfondie des territoires inclus mais aussi en dehors des aires protégées est indispensable à la compréhension des patrons de déplacements individuels, et ultimement à la dynamique des populations. Nous avons montré que les vautours suivis dans les Pyrénées ont des domaines vitaux dont les zones cœur principales sont distantes de près de 100 km (Vallée d'Ossau – Pays

Basque). De tels patrons de déplacement (également observés en Espagne, Italie et Croatie par exemple) reflètent très probablement les contraintes alimentaires rencontrées par les individus. La connaissance de la disponibilité en ongulés domestiques (e.g. identification des sites de dépôts de carcasses par les éleveurs au Pays Basque et quantité disponible pour les vautours) et sauvages (e.g. estimation de la taille des populations des espèces chassables) permettrait d'identifier les facteurs environnementaux déterminant l'utilisation de l'espace par les vautours (autres que les conditions météorologiques dont nous avons montré l'importance chez ces grands planeurs) et les paramètres démographiques des populations locales (e.g. diminution du succès de reproduction des individus en Vallée d'Ossau).

Conclusion

Mon travail de doctorat met en exergue les apports réciproques de deux disciplines et champs d'application que sont l'écologie comportementale et la biologie de la conservation. Mon approche basée sur l'étude des stratégies comportementales individuelles à plusieurs échelles spatio-temporelles s'avère utile pour la biologie de la conservation puisqu'elle permet d'appréhender les réponses des organismes aux modifications anthropiques de l'environnement et/ou aux mesures de conservation. Le présent travail montre l'importance de prendre en compte les capacités de déplacement des individus et de comprendre où, quand et pourquoi ces derniers se déplacent, de façon à mettre en place des mesures de gestion et de conservation adaptées aux contextes environnementaux locaux. Nos résultats montrent également que l'étude des déplacements animaux est d'autant plus importante lorsque l'on souhaite protéger des espèces capables de couvrir de larges distances en un temps limité, parfois au-delà des limites géographiques des aires protégées.

Bibliographie générale

- Aarts, G., MacKenzie, M., McConnell, B., Fedak, M., Matthiopoulos, J., 2008. Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography* 31, 140–160. doi:10.1111/j.2007.0906-7590.05236.x
- Alanärä, A., Burns, M.D., Metcalfe, N.B., 2001. Intraspecific resource partitioning in brown trout: the temporal distribution of foraging is determined by social rank. *J. Anim. Ecol.* 70, 980–986. doi:10.1046/j.0021-8790.2001.00550.x
- Alexander, D.E., 2004. *Nature's Flyers: Birds, Insects, and the Biomechanics of Flight*. JHU Press.
- Alma, A.M., Farji-Brener, A.G., Elizalde, L., 2016. Gone with the wind: short- and long-term responses of leaf-cutting ants to the negative effect of wind on their foraging activity. *Behav. Ecol.* 27, 1017–1024. doi:10.1093/beheco/arw007
- Alonso, J.C., Morales, M.B., Alonso, J.A., 2000. Partial migration, and lek and nesting area fidelity in female great bustards. *The Condor* 102, 127–136. doi:10.1650/0010-5422(2000)102[0127:PMALAN]2.0.CO;2
- Amélineau, F., Péron, C., Lescroël, A., Authier, M., Provost, P., Grémillet, D., 2014. Windscape and tortuosity shape the flight costs of northern gannets. *J. Exp. Biol.* 217, 876. doi:10.1242/jeb.097915
- Anderson, M.D., Anthony, A., 2005. The advantages and disadvantages of vulture restaurants versus simply leaving livestock (and game) carcasses in the veldt. *Vulture News* 53, 42–45. doi:doi: 10.4314/vulnew.v53i1.37635
- Andersson, M., 1978. Optimal foraging area: Size and allocation of search effort. *Theor. Popul. Biol.* 13, 397–409. doi:10.1016/0040-5809(78)90054-0
- Arrondo, E., Cortés-Avizanda, A., Donázar, J.A., 2015. Temporally unpredictable supplementary feeding may benefit endangered scavengers. *Ibis* 157, 648–651. doi:10.1111/ibi.12267
- Bahat, O., 1995. *Physiological adaptations and foraging ecology of an obligatory carrion eater - the griffon vulture (Gyps fulvus)*. Tel-Aviv University, Tel Aviv.
- Bailey, D., 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *J. Range Manag.* 49, 386–400.
- Bar-David, S., Bar-David, I., Cross, P.C., Ryan, S.R., Knechtel, C.U., Getz, W.M., 2009. Methods for assessing movement path recursion with application to African buffalo in South Africa. *Ecology* 90, 2467–2479. doi:doi: 10.1890/08-1532.1
- Barnard, C.J., Sibly, R.M., 1981. Producers and scroungers: A general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Anim. Behav.* 29, 543–550. doi:10.1016/S0003-3472(81)80117-0

- Barrios, L., Rodríguez, A., 2004. Behavioural and environmental correlates of soaring-bird mortality at on-shore wind turbines. *J. Appl. Ecol.* 41, 72–81.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15, 365–377. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Benhamou, S., 2014. Of scales and stationarity in animal movements. *Ecol Lett* 17. doi:10.1111/ele.12225
- Benhamou, S., 2011. Dynamic Approach to Space and Habitat Use Based on Biased Random Bridges. *PLOS ONE* 6, e14592. doi:10.1371/journal.pone.0014592
- Benhamou, S., 2004. How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: *J. Theor. Biol.* 229, 209–220. doi:10.1016/j.jtbi.2004.03.016
- Benhamou, S., 1994. Spatial memory and searching efficiency. *Anim. Behav.* 47, 1423–1433. doi:10.1006/anbe.1994.1189
- Benhamou, S., 1993. L'optimisation du comportement dans un environnement stochastique. *Rev. Ecol. Terre Vie* 48, 175–198.
- Berger-Tal, O., Bar-David, S., 2015. Recursive movement patterns: review and synthesis across species. *Ecosphere* 6, 12. doi:10.1890/es15-00106.1
- Berny, P., Vilagines, L., Cugnasse, J.-M., Mastain, O., Chollet, J.-Y., Joncour, G., Razin, M., 2015. VIGILANCE POISON: Illegal poisoning and lead intoxication are the main factors affecting avian scavenger survival in the Pyrenees (France). *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 118, 71–82. doi:10.1016/j.ecoenv.2015.04.003
- Bevanger, K., 1998. Biological and conservation aspects of bird mortality caused by electricity power lines: a review. *Biol. Conserv.* 86, 67–76.
- Bijleveld, M., 1974. *Birds of Prey in Europe*. Macmillan Education UK, London. doi:10.1007/978-1-349-02393-6
- Blanc, J., 2009. Négocier la protection de la nature et la reconnaissance des savoir-faire locaux. L'exemple des « agneaux de parcours » du parc national des Cévennes, in: *Histoire des parcs nationaux*, Hors collection. Editions Quæ, Versailles, pp. 143–155. doi:10.3917/quæ.larre.2009.01.0143
- Blanco, G., Lemus, J.A., Garcia-Montijano, M., 2011. When conservation management becomes contraindicated: impact of food supplementation on health of endangered wildlife. *Ecol. Appl.* 21, 2469–2477.
- Bohrer, G., Brandes, D., Mandel, J.T., Bildstein, K.L., Miller, T.A., Lanzone, M., Katzner, T., Maisonneuve, C., Tremblay, J.A., 2012. Estimating updraft velocity components over large spatial scales: contrasting migration strategies of golden eagles and turkey vultures. *Ecol. Lett.* 15, 96–103. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01713.x
- Börger, L., Dalziel, B.D., Fryxell, J.M., 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecol. Lett.* 11, 637–650. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01182.x

- Bosè, M., Sarrazin, F., 2007. Competitive behaviour and feeding rate in a reintroduced population of Griffon Vultures *Gyps fulvus*. *Ibis* 149, 490–501. doi:10.1111/j.1474-919X.2007.00674.x
- Boshoff, A.F., Minnie, J.C., Tambling, C.J., Michael, M.D., 2011. The impact of power line-related mortality on the Cape Vulture *Gyps coprotheres* in a part of its range, with an emphasis on electrocution. *Bird Conserv. Int.* 21, 311–327. doi:10.1017/S095927091100013X
- Boulinier, T., Danchin, E., Monnat, J.-Y., Doutrelant, C., Cadiou, B., 1996. Timing of prospecting and the value of information in a colonial breeding bird. *J. Avian Biol.* 27, 252–256.
- Boulinier, T., Yoccoz, N.G., McCoy, K.D., Erikstad, K.E., Tveraa, T., 2002. Testing the effect of conspecific reproductive success on dispersal and recruitment decisions in a colonial bird: design issues. *J. Appl. Stat.* 29, 509–520.
- Bouten, W., Baaij, E., Shamoun-Baranes, J., Camphuysen, K.J., 2012. A flexible GPS tracking system for studying bird behaviour at multiple scales. *J. Ornithol.* 154, 571–580. doi:10.1007/s10336-012-0908-1
- Bracis, C., Gurarie, E., Van Moorter, B., Goodwin, R.A., 2015. Memory Effects on Movement Behavior in Animal Foraging. *PLoS ONE* 10, e0136057. doi:10.1371/journal.pone.0136057
- Brandes, D., Ombalski, D.W., 2004. Modeling raptor migration pathways using a fluid-flow analogy. *J. Raptor Res.* 38, 195–207.
- Brown, C.R., 1988. Social foraging in cliff swallows: local enhancement, risk sensitivity, competition and the avoidance of predators. *Anim. Behav.* 36, 780–792. doi:10.1016/S0003-3472(88)80161-1
- Buckley, N.J., 1997. Experimental tests of the information-center hypothesis with black vultures (*Coragyps atratus*) and turkey vultures (*Cathartes aura*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41, 267–279. doi:doi: 10.1007/s002650050388
- Buckley, N.J., 1996. Food finding and the influence of information, local enhancement, and communal roosting on foraging success of North american vultures. *The Auk* 113, 473–488.
- Buechley, E.R., Şekercioğlu, Ç.H., 2016. The avian scavenger crisis: Looming extinctions, trophic cascades, and loss of critical ecosystem functions. *Biol. Conserv.* 198, 220–228. doi:10.1016/j.biocon.2016.04.001
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., Strien, A. van, Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vié, J.-C., Watson, R., 2010. Global

- Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* 328, 1164–1168. doi:10.1126/science.1187512
- Cassaigne, 2013. Agriculture et élevage. *In* Ossau, Confluence entre homme et nature. Biotope.
- Campbell, M.O., 2015. Vultures: Their Evolution, Ecology and Conservation. CRC Press.
- Carrete, M., Donázar, J.A., 2005. Application of central-place foraging theory shows the importance of Mediterranean dehesas for the conservation of the cinereous vulture, *Aegypius monachus*. *Biol. Conserv.* 126, 582–590.
- Carrete, M., Donázar, J.A., Margalida, A., 2006. Density-dependent productivity depression in pyrenean bearded vultures: implications for conservation. *Ecol. Appl.* 16, 1674–1682. doi:10.1890/1051-0761(2006)016[1674:DPDIPB]2.0.CO;2
- Carrete, M., Sanchez-Zapata, J.A., Benitez, J.R., Lobon, M., Montoya, F., Donazar, J.A., 2012. Mortality at wind-farms is positively related to large-scale distribution and aggregation in griffon vultures. *Biol. Conserv.* 145, 102–108.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Diaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–243.
- Chapman, J.W., Klaassen, R.H.G., Drake, V.A., Fossette, S., Hays, G.C., Metcalfe, J.D., Reynolds, A.M., Reynolds, D.R., Alerstam, T., 2011. Animal Orientation Strategies for Movement in Flows. *Curr. Biol.* 21, R861–R870. doi:10.1016/j.cub.2011.08.014
- Chapman, J.W., Nilsson, C., Lim, K.S., Bäckman, J., Reynolds, D.R., Alerstam, T., 2016. Adaptive strategies in nocturnally migrating insects and songbirds: contrasting responses to wind. *J. Anim. Ecol.* 85, 115–124. doi:10.1111/1365-2656.12420
- Chave, J., 2013. The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecol. Lett.* 16, 4–16. doi:10.1111/ele.12048
- Cohen, M., Lecompte, M., 1985. Le climat du Causse Méjan (830-1247 m) : montagnard et méditerranéen ? *Méditerranée* 56, 31–35. doi:10.3406/medit.1985.2331
- Cooke, S.J., 2008. Biotelemetry and biologging in endangered species research and animal conservation: relevance to regional, national, and IUCN Red List threat assessments. *Endanger. Species Res.* 4, 165–185.
- Cornélis, D., Benhamou, S., Janeau, G., Morellet, N., Ouedraogo, M., de Visscher, M.-N., 2011. Spatiotemporal dynamics of forage and water resources shape space use of West African savanna buffaloes. *J. Mammal.* 92, 1287–1297. doi:10.1644/10-MAMM-A-397.1
- Cornioley, T., Börger, L., Ozgul, A., Weimerskirch, H., 2016. Impact of changing wind conditions on foraging and incubation success in male and female wandering albatrosses. *J. Anim. Ecol.* 85, 1318–1327. doi:10.1111/1365-2656.12552
- Cortés-Avizanda, A., Blanco, G., DeVault, T.L., Markandya, A., Virani, M.Z., Brandt, J., Donázar, J.A., 2016. Supplementary feeding and endangered avian scavengers: benefits, caveats, and controversies. *Front. Ecol. Environ.* 14, 191–199. doi:10.1002/fee.1257

- Cortés-Avizanda, A., Carrete, M., Serrano, D., Donazar, J.A., 2009. Carcasses increase the probability of predation of ground-nesting birds: a caveat regarding the conservation value of vulture restaurants. *Anim. Conserv.* 12, 85–88. doi:10.1111/j.1469-1795.2008.00231.x
- Cortés-Avizanda, A., Jovani, R., Carrete, M., Donazar, J.A., 2013. Resource unpredictability promotes species diversity and coexistence in an avian scavenger guild: a field experiment. *Ecology* 93, 2570–2579. doi:10.1890/12-0221.1
- Cortés-Avizanda, A., Jovani, R., Donazar, J.A., Grimm, V., 2014. Bird sky networks: How do avian scavengers use social information to find carrion? *Ecology* 95, 1799–1808. doi:10.1890/13-0574.1
- Courbin, N., Loveridge, A., Fritz, H., Macdonald, D., Patin, R., Valeix, M., Chamaille-Jammes, S., 2017. Zebra diel migrations reduce encounter risk with lions over selection for safe habitats. *bioRxiv* 165597. doi:10.1101/165597
- Creel, S., Winnie, J., Maxwell, B., Hamlin, K., Creel, M., 2005. Elk Alter Habitat Selection as an Antipredator Response to Wolves. *Ecology* 86, 3387–3397. doi:10.1890/05-0032
- Dall, S.R.X., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J.M., Stephens, D.W., 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* 20, 187–193.
- Danchin, É., Giraldeau, L.-A., Valone, T.J., Wagner, R.H., 2004. Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science* 305, 487–491. doi:10.1126/science.1098254
- Dawson, T.P., Jackson, S.T., House, J.I., Prentice, I.C., Mace, G.M., 2011. Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate. *Science* 332, 53–58. doi:10.1126/science.1200303
- de Lucas, M., Ferrer, M., Janss, G.F.E., 2012. Using Wind Tunnels to Predict Bird Mortality in Wind Farms: The Case of Griffon Vultures. *PLOS One* 7, e48092.
- Déom, P., 2008. Tonton Griffon. *La Hulotte* 91, 1–44.
- Dermody, B.J., Tanner, C.J., Jackson, A.L., 2011. The Evolutionary Pathway to Obligate Scavenging in Gyps Vultures. *PLOS One* 6, e24635.
- Desholm, M., Kahlert, J., 2005. Avian collision risk at an offshore wind farm. *Biol. Lett.* 1, 296–298. doi:10.1098/rsbl.2005.0336
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Jiguet, F., 2008. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*
- Deygout, C., Gault, A., Duriez, O., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., 2010. Impact of food predictability on social facilitation by foraging scavengers. *Behav. Ecol.* 21, 1131–1139. doi:10.1093/beheco/arq120
- Deygout, Chloé, Gault, A., Duriez, O., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., 2010. Impact of food predictability on social facilitation by foraging scavengers. *Behav. Ecol.* 21, 1131–1139. doi:10.1093/beheco/arq120
- Deygout, C., Gault, A., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., 2009. Modeling the impact of feeding stations on vulture scavenging service efficiency. *Ecol. Model.* 220, 1826–1835. doi:doi: 10.1016/j.ecolmodel.2009.04.030

- Dickinson, M.H., Farley, C.T., Full, R.J., Koehl, M. a. R., Kram, R., Lehman, S., 2000. How Animals Move: An Integrative View. *Science* 288, 100–106. doi:10.1126/science.288.5463.100
- Didham, R.K., Tylaniakis, J.M., Gemmell, N.J., Rand, T.A., Ewers, R.M., 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends Ecol. Evol.* 22, 489–496. doi:10.1016/j.tree.2007.07.001
- Dodge, S., Bohrer, G., Bildstein, K., Davidson, S.C., Weinzierl, R., Bechard, M.J., Barber, D., Kays, R., Brandes, D., Han, J., Wikelski, M., 2014. Environmental drivers of variability in the movement ecology of turkey vultures (*Cathartes aura*) in North and South America. *Phil Trans R Soc B* 369, 20130195. doi:10.1098/rstb.2013.0195
- Dodge, S., Bohrer, G., Weinzierl, R., Davidson, S.C., Kays, R., Douglas, D., Cruz, S., Han, J., Brandes, D., Wikelski, M., 2013. The environmental-data automated track annotation (Env-DATA) system: linking animal tracks with environmental data. *Mov Ecol* 1. doi:10.1186/2051-3933-1-3
- Doligez, B., Pärt, T., Danchin, E., Clobert, J., Gustafsson, L., 2004. Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *J. Anim. Ecol.* 73, 75–87.
- Donázar, J., Cortés-Avizanda, A., Carrete, M., 2010. Dietary shifts in two vultures after the demise of supplementary feeding stations: consequences of the EU sanitary legislation. *Eur. J. Wildl. Res.* 56, 613–621.
- Donazar, J.A., Hiraldo, F., Bustamante, J., 1993. Factors Influencing Nest Site Selection, Breeding Density and Breeding Success in the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*). *J. Appl. Ecol.* 30, 504–514. doi:10.2307/2404190
- Donázar, J.A., Margalida, A., Campion, D., 2009a. Vultures, feeding station and sanitary legislation: a conflict and its consequences from the perspective of conservation biology, *Munibe Suppl. Aranzadi Sociedad de ciencias, Donostia.*
- Donázar, J.A., Margalida, A., Carrete, M., Sanchez-Zapata, J., 2009b. Too Sanitary for Vultures. *Science* 326, 664. doi:10.1126/science.326_664a
- Drent, R.H., Daan, S., 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68, 225–252.
- Dupont, H., Mihoub, J.B., Becu, N., Sarrazin, F., 2011. Modelling interactions between scavenger behaviour and farming practices: Impacts on scavenger population and ecosystem service efficiency. *Ecol. Model.* 222, 982–992. doi:doi: 0.1016/j.ecolmodel.2010.11.029
- Duriez, O., Herman, S., Sarrazin, F., 2012. Intra-specific competition in foraging griffon vultures: 2. the influence of supplementary feeding management. *Bird Study* 59, 193–206. doi:10.1080/00063657.2012.658640
- Duriez, O., Kato, A., Tromp, C., Dell’Omo, G., Vyssotski, A.L., Sarrazin, F., Ropert-Coudert, Y., 2014. How Cheap Is Soaring Flight in Raptors? A Preliminary Investigation in Freely-Flying Vultures. *PLOS ONE* 9, e84887. doi:10.1371/journal.pone.0084887

- Egevang, C., Stenhouse, I.J., Phillips, R.A., Petersen, A., Fox, J.W., Silk, J.R.D., 2010. Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 2078–2081. doi:10.1073/pnas.0909493107
- Eggeman, S.L., Hebblewhite, M., Bohm, H., Whittington, J., Merrill, E.H., 2016. Behavioural flexibility in migratory behaviour in a long-lived large herbivore. *J. Anim. Ecol.* 85, 785–797. doi:10.1111/1365-2656.12495
- English, M., Ancrenaz, M., Gillespie, G., Goossens, B., Nathan, S., Linklater, W., 2014. Foraging site recursion by forest elephants *Elephas maximus borneensis*. *Curr. Zool.* 60, 551. doi:10.1093/czoolo/60.4.551
- Ewen, J.G., Walker, L., Canessa, S., Groombridge, J.J., 2015. Improving supplementary feeding in species conservation. *Conserv. Biol.* 29, 341–349. doi:10.1111/cobi.12410
- Fagan, W.F., Lewis, M.A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U.E., Tang, W., Papastamatiou, Y.P., Forester, J., Mueller, T., 2013. Spatial memory and animal movement. *Ecol. Lett.* 16, 1316–1329. doi:10.1111/ele.12165
- Farfán, M.Á., Duarte, J., Fa, J.E., Real, R., Vargas, J.M., 2017. Testing for errors in estimating bird mortality rates at wind farms and power lines. *Bird Conserv. Int.* 27, 431–439. doi:10.1017/S0959270916000460
- Farine, D.R., Aplin, L.M., Sheldon, B.C., Hoppitt, W., 2015. Interspecific social networks promote information transmission in wild songbirds. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 282, 20142804. doi:10.1098/rspb.2014.2804
- Fasciolo, A., Delgado, M.D.M., Cortés, G., Soutullo, Á., Penteriani, V., 2016. Limited prospecting behaviour of juvenile Eagle Owls *Bubo bubo* during natal dispersal: implications for conservation. *Bird Study* 63, 128–135. doi:10.1080/00063657.2016.1141166
- Fielding, D., Newey, S., van der Wal, R., Irvine, R.J., 2014. Carcass Provisioning to Support Scavengers: Evaluating a Controversial Nature Conservation Practice. *Ambio* 43, 810–819. doi:10.1007/s13280-013-0469-4
- Fluhr, Julie, Benhamou, S., Riotte-Lambert, L., Duriez, O., 2017. Assessing the risk for an obligate scavenger to be dependent on predictable feeding sources. *Biol. Conserv.* 215, 92–98. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2017.07.030
- Fluhr, J., Strøm, H., Pradel, R., Duriez, O., Beaugrand, G., Descamps, S., 2017. Weakening of the subpolar gyre as a key driver of North Atlantic seabird demography: a case study with Brünnich's guillemots in Svalbard. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 563, 1–11. doi:10.3354/meps11982
- Gallistel, C.R., 1990. Learning, development, and conceptual change. The organization of learning., Cambridge, MA: The MIT Press. ed. Cambridge, MA.
- Gangoso, L., Álvarez-Lloret, P., Rodríguez-Navarro, A.A.B., Mateo, R., Hiraldo, F., Donazar, J.A., 2009. Long-term effects of lead poisoning on bone mineralization in vultures exposed to ammunition sources. *Environ. Pollut.* 157, 569–574. doi:10.1016/j.envpol.2008.09.015

- Garber, P.A., 1988. Foraging Decisions During Nectar Feeding by Tamarin Monkeys (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*, Callitrichidae, Primates) in Amazonian Peru. *Biotropica* 20, 100–106. doi:10.2307/2388181
- García-Heras, M.-S., Cortés-Avizanda, A., Donázar, J.-A., 2013. Who Are We Feeding? Asymmetric Individual Use of Surplus Food Resources in an Insular Population of the Endangered Egyptian Vulture *Neophron percnopterus*. *PLOS ONE* 8, e80523. doi:10.1371/journal.pone.0080523
- Gautestad, A.O., 2011. Memory matters: Influence from a cognitive map on animal space use. *J. Theor. Biol.* 287, 26–36. doi:10.1016/j.jtbi.2011.07.010
- Giesecke, T., Brewer, S., Finsinger, W., Leydet, M., Bradshaw, R.H.W., 2017. Patterns and dynamics of European vegetation change over the last 15,000 years. *J. Biogeogr.* 44, 1441–1456. doi:10.1111/jbi.12974
- Gilbert, M., Watson, R.T., Ahmed, S., Asim, M., Johnson, J.A., 2007. Vulture restaurants and their role in reducing diclofenac exposure in Asian vultures. *Bird Conserv. Int.* 17, 63–77. doi:10.1017/s0959270906000621
- Gilbert, N.I., Correia, R.A., Silva, J.P., Pacheco, C., Catry, I., Atkinson, P.W., Gill, J.A., Franco, A.M.A., 2016. Are white storks addicted to junk food? Impacts of landfill use on the movement and behaviour of resident white storks (*Ciconia ciconia*) from a partially migratory population. *Mov. Ecol.* 4, 7. doi:10.1186/s40462-016-0070-0
- Gillespie, C.R., Fontaine, J.J., 2017. Shorebird stopover habitat decisions in a changing landscape. *J. Wildl. Manag.* 81, 1051–1062. doi:10.1002/jwmg.21271
- Giotto, N., Gerard, J.-F., Ziv, A., Bouskila, A., Bar-David, S., 2015. Space-Use Patterns of the Asiatic Wild Ass (*Equus hemionus*): Complementary Insights from Displacement, Recursion Movement and Habitat Selection Analyses. *PLOS ONE* 10, e0143279. doi:10.1371/journal.pone.0143279
- Gleiss, A.C., Wilson, R.P., Shepard, E.L.C., 2011. Making overall dynamic body acceleration work: on the theory of acceleration as a proxy for energy expenditure. *Methods Ecol. Evol.* 2, 23–33. doi:10.1111/j.2041-210X.2010.00057.x
- González, L.M., Margalida, A., Sánchez, R., Oria, J., 2006. Supplementary feeding as an effective tool for improving breeding success in the Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*). *Biol. Conserv.* 129, 477–486. doi:10.1016/j.biocon.2005.11.014
- González-Solís, J., Croxall, J.P., Afanasyev, V., 2007. Offshore spatial segregation in giant petrels *Macronectes* spp.: differences between species, sexes and seasons. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 17, S22–S36. doi:10.1002/aqc.911
- Goymann, W., Lupi, S., Kaiya, H., Cardinale, M., Fusani, L., 2017. Ghrelin affects stopover decisions and food intake in a long-distance migrant. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 1946–1951. doi:10.1073/pnas.1619565114
- Green, R.E., Newton, I., Shultz, S., Cunningham, A.A., Gilbert, M., Pain, D.J., Prakash, V., 2004. Diclofenac poisoning as a cause of vulture population declines across the Indian subcontinent. *J. Appl. Ecol.* 41, 793–800.

- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., Cook, W.M., Damschen, E.I., Ewers, R.M., Foster, B.L., Jenkins, C.N., King, A.J., Laurance, W.F., Levey, D.J., Margules, C.R., Melbourne, B.A., Nicholls, A.O., Orrock, J.L., Song, D.-X., Townshend, J.R., 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* 1, e1500052. doi:10.1126/sciadv.1500052
- Hansen, A.J., Neilson, R.P., Dale, V.H., Flather, C.H., Iverson, L.R., Currie, D.J., Shafer, S., Cook, R., Bartlein, P.J., 2001. Global Change in Forests: Responses of Species, Communities, and Biomes Interactions between climate change and land use are projected to cause large shifts in biodiversity. *BioScience* 51, 765–779. doi:10.1641/0006-3568(2001)051[0765:GCIFRO]2.0.CO;2
- Hansen, B.B., Grøtan, V., Aanes, R., Svaether, B.-E., Stien, A., Fuglei, E., Ims, R.A., Yoccoz, N.G., Pedersen, A.Ashild Ø, 2013. Climate events synchronize the dynamics of a resident vertebrate community in the high Arctic. *Science* 339, 313–315.
- Harel, R., Duriez, O., Spiegel, O., Fluhr, J., Horvitz, N., Getz, W.M., Bouten, W., Sarrazin, F., Hatzofe, O., Nathan, R., 2016a. Decision-making by a soaring bird: time, energy and risk considerations at different spatio-temporal scales. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 371. doi:10.1098/rstb.2015.0397
- Harel, R., Horvitz, N., Nathan, R., 2016b. Adult vultures outperform juveniles in challenging thermal soaring conditions. *Sci. Rep.* 6. doi:10.1038/srep27865
- Harel, R., Spiegel, O., Getz, W.M., Nathan, R., 2017. Social foraging and individual consistency in following behaviour: testing the information centre hypothesis in free-ranging vultures. *Proc R Soc B* 284, 20162654. doi:10.1098/rspb.2016.2654
- Hernández, L., Laundré, J.W., 2005. Foraging in the “landscape of fear” and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildl. Biol.* 11, 215–220. doi:10.2981/0909-6396(2005)11[215:FITLOF]2.0.CO;2
- Hernández-Pliego, J., Rodríguez, C., Dell’Omo, G., Bustamante, J., 2017. Combined use of tri-axial accelerometers and GPS reveals the flexible foraging strategy of a bird in relation to weather conditions. *PLOS ONE* 12, e0177892. doi:10.1371/journal.pone.0177892
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R., Thomas, C.D., 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Glob. Change Biol.* 12, 450–455. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01116.x
- Hill, J.K., Thomas, C.D., Fox, R., Telfer, M.G., Willis, S.G., Asher, J., Huntley, B., 2002. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 269, 2163–2171. doi:10.1098/rspb.2002.2134
- Holway, D.A., Case, T.J., 2000. Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of the Argentine ant. *Anim. Behav.* 59, 433–441. doi:10.1006/anbe.1999.1329
- Hommel, G., 1988. A stagewise rejective multiple test procedure based on a modified Bonferroni test. *Biometrika* 75, 383–386. doi:10.1093/biomet/75.2.383

- Horton, K.G., Doren, B.M.V., Stepanian, P.M., Farnsworth, A., Kelly, J.F., 2016. Where in the air? Aerial habitat use of nocturnally migrating birds. *Biol. Lett.* 12, 20160591. doi:10.1098/rsbl.2016.0591
- Horvitz, N., Sapir, N., Liechti, F., Avissar, R., Mahrer, I., Nathan, R., 2014. The gliding speed of migrating birds: slow and safe or fast and risky? *Ecol. Lett.* 17, 670–679. doi:10.1111/ele.12268
- Houston, A.I., 2011. Central-place foraging by humans: transport and processing. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 525–535. doi:10.1007/s00265-010-1119-5
- Houston, D.C., 1974. Food searching in griffon vultures. *Afr. J. Ecol.* 12, 63–77. doi:10.1111/j.1365-2028.1974.tb00107.x
- Houston, D.C., Cooper, J.E., 1975. The digestive tract of the Whiteback griffon vulture and its role in disease transmission among ungulates. *J. Wildl. Dis.* 11, 306–313.
- Jackson, A.L., Ruxton, G.D., Houston, D.C., 2008. The effect of social facilitation on foraging success in vultures: a modelling study. *Biol. Lett.*
- Janzen, D.H., 1971. Euglossine Bees as Long-Distance Pollinators of Tropical Plants. *Science* 171, 203. doi:10.1126/science.171.3967.203
- Jenkins, A.R., Smallie, J.J., Diamond, M., 2010. Avian collisions with power lines: a global review of causes and mitigation with a South African perspective. *Bird Conserv. Int.* 20, 263–278. doi:10.1017/S0959270910000122
- Kaľuga, I., Sparks, T.H., Tryjanowski, P., 2011. Reducing death by electrocution of the white stork *Ciconia ciconia*. *Conserv. Lett.* 4, 483–487. doi:10.1111/j.1755-263X.2011.00203.x
- Kane, A., Jackson, A.L., Ogada, D.L., Monadjem, A., McNally, L., 2014. Vultures acquire information on carcass location from scavenging eagles. *Proc R Soc B* 281, 20141072. doi:10.1098/rspb.2014.1072
- Kane, A., Wolter, K., Naser, W., Kotze, A., Naidoo, V., Monadjem, A., 2016a. Home range and habitat selection of Cape Vultures *Gyps coprotheres* in relation to supplementary feeding. *Bird Study* 63, 387–394. doi:10.1080/00063657.2016.1214105
- Kane, A., Wolter, K., Naser, W., Kotze, A., Naidoo, V., Monadjem, A., 2016b. Home range and habitat selection of Cape Vultures *Gyps coprotheres* in relation to supplementary feeding. *Bird Study* 63, 387–394. doi:10.1080/00063657.2016.1214105
- Kendall, C.J., Virani, M.Z., Hopcraft, J.G.C., Bildstein, K.L., Rubenstein, D.I., 2014. African Vultures Don't Follow Migratory Herds: Scavenger Habitat Use Is Not Mediated by Prey Abundance. *PLOS ONE* 9, e83470. doi:10.1371/journal.pone.0083470
- Klaassen, R.H.G., Hake, M., Strandberg, R., Alerstam, T., 2011. Geographical and temporal flexibility in the response to crosswinds by migrating raptors. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 1339–1346. doi:10.1098/rspb.2010.2106
- Koenig, R., 2006. Vulture research soars as the scavengers' numbers decline. *Science* 312, 1591–1592.

- Kogure, Y., Sato, K., Watanuki, Y., Wanless, S., Daunt, F., 2016. European shags optimize their flight behavior according to wind conditions. *J. Exp. Biol.* 219, 311–318. doi:10.1242/jeb.131441
- Kramer, D.L., Nowell, W., 1980. Central place foraging in the Eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Anim. Behav.* 28, 772–778. doi:10.1016/S0003-3472(80)80137-0
- Kranstauber, B., Weinzierl, R., Wikelski, M., Safi, K., 2015. Global aerial flyways allow efficient travelling. *Ecol. Lett.* 18, 1338–1345. doi:10.1111/ele.12528
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecol. Lett.* 13, 597–605. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x
- Kubasiewicz, L.M., Bunnefeld, N., Tulloch, A.I.T., Quine, C.P., Park, K.J., 2016. Diversionary feeding: an effective management strategy for conservation conflict? *Biodivers. Conserv.* 25, 1–22. doi:10.1007/s10531-015-1026-1
- Kunz, T.H., Arnett, E.B., Erickson, W.P., Hoar, A.R., Johnson, G.D., Larkin, R.P., Strickland, M.D., Thresher, R.W., Tuttle, M.D., 2007. Ecological impacts of wind energy development on bats: questions, research needs, and hypotheses. *Front. Ecol. Environ.* 5, 315–324. doi:10.1890/1540-9295(2007)5[315:EIOWED]2.0.CO;2
- Kwon, T.-S., Li, F., Kim, S.-S., Chun, J.H., Park, Y.-S., 2016. Modelling Vulnerability and Range Shifts in Ant Communities Responding to Future Global Warming in Temperate Forests. *PLOS ONE* 11, e0159795. doi:10.1371/journal.pone.0159795
- Lambertucci, S.A., Alarcón, P.A.E., Hiraldo, F., Sanchez-Zapata, J.A., Blanco, G., Donazar, J.A., 2014. Apex scavenger movements call for transboundary conservation policies. *Biol. Conserv.* 170, 145–150. doi:10.1016/j.biocon.2013.12.041
- Lamblard, J.M., 2001. *Le Vautour-Mythes et réalités.*, Editions Imago. ed.
- Laundre, J., 2014. Ecology. How large predators manage the cost of hunting. doi:10.1126/science.1260170
- Laundré, J.W., Hernández, L., Altendorf, K.B., 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Can. J. Zool.* 79, 1401–1409. doi:10.1139/z01-094
- Lemke, T.O., 1984. Foraging Ecology of the Long-Nosed Bat, *Glossophaga Soricina*, With Respect to Resource Availability. *Ecology* 65, 538–548. doi:10.2307/1941416
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., Ruffray, P. de, Brisse, H., 2008. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* 320, 1768–1771. doi:10.1126/science.1156831
- Levin, S.A., 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 73, 1943–1967. doi:10.2307/1941447

- Li, Z., Han, J., Ding, B., Kays, R., 2012. Mining periodic behaviors of object movements for animal and biological sustainability studies. *Data Min. Knowl. Discov.* 24, 355–386. doi:10.1007/s10618-011-0227-9
- Liechti, F., 2006. Birds: blowin' by the wind? *J. Ornithol.* 147, 202–211.
- Lihoreau, M., Raine, N.E., Reynolds, A.M., Stelzer, R.J., Lim, K.S., Smith, A.D., Osborne, J.L., Chittka, L., 2013. Unravelling the mechanisms of trapline foraging in bees. *Commun. Integr. Biol.* 6, e22701. doi:10.4161/cib.22701
- Lihoreau, M., Rivault, C., 2011. Local Enhancement Promotes Cockroach Feeding Aggregations. *PLoS ONE* 6, e22048. doi:10.1371/journal.pone.0022048
- Lima, S.L., Dill, L.M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68, 619–640.
- Limiñana, R., Romero, M., Mellone, U., Urios, V., 2013. Is there a different response to winds during migration between soaring and flapping raptors? An example with the Montagu's harrier and the lesser kestrel. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1–13. doi:10.1007/s00265-013-1506-9
- López-Bao, J.V., Palomares, F., Rodríguez, A., Delibes, M., 2010. Effects of food supplementation on home-range size, reproductive success, productivity and recruitment in a small population of Iberian lynx. *Anim. Conserv.* 13, 35–42. doi:10.1111/j.1469-1795.2009.00300.x
- Lopez-Lopez, P., Garc a-Ripolles, C., Urios, V., 2014. Food predictability determines space use of endangered vultures: implications for management of supplementary feeding. *Ecol. Appl.* 24, 938–949. doi:10.1890/13-2000.1
- Lucas, M. de, Janss, G.F.E., Ferrer, M., 2004. The effects of a wind farm on birds in a migration point: the Strait of Gibraltar. *Biodivers. Conserv.* 13, 395–407. doi:10.1023/B:BIOC.0000006507.22024.93
- Mainwaring, M.C., 2015. The use of man-made structures as nesting sites by birds: A review of the costs and benefits. *J. Nat. Conserv.* 25, 17–22. doi:10.1016/j.jnc.2015.02.007
- Mandel, J.T., Bohrer, G., Winkler, D.W., Barber, D.R., Houston, C.S., Bildstein, K.L., 2011. Migration path annotation: cross-continental study of migration-flight response to environmental conditions. *Ecol. Appl.* 21, 2258–2268. doi:10.1890/10-1651.1
- Mantyka-pringle, C.S., Martin, T.G., Rhodes, J.R., 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. *Glob. Change Biol.* 18, 1239–1252. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02593.x
- Margalida, A., Colomer, M. ., 2012. Modelling the effects of sanitary policies on European vulture conservation. *Sci Rep* 2.
- Margalida, A., Colomer, M.A., Sanuy, D., 2011. Can Wild Ungulate Carcasses Provide Enough Biomass to Maintain Avian Scavenger Populations? An Empirical Assessment Using a Bio-Inspired Computational Model. *PLOS One* 6, e20248.

- Markandya, A., Taylor, T., Longo, A., Murty, M.N., Murty, S., Dhavala, K., 2008. Counting the cost of vulture decline - An appraisal of the human health and other benefits of vultures in India. *Ecol. Econ.* 67, 194–204. doi:10.1016/j.ecolecon.2008.04.020
- Martínez-Abraín, A., Tavecchia, G., Regan, H.M., Jiménez, J., Surroca, M., Oro, D., 2012. Effects of wind farms and food scarcity on a large scavenging bird species following an epidemic of bovine spongiform encephalopathy. *J. Appl. Ecol.* 49, 109–117. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02080.x
- Masden, E.A., Haydon, D.T., Fox, A.D., Furness, R.W., Bullman, R., Desholm, M., 2009. Barriers to movement: impacts of wind farms on migrating birds. *ICES J. Mar. Sci.* 66, 746–753. doi:10.1093/icesjms/fsp031
- Masello, J.F., Kato, A., Sommerfeld, J., Mattern, T., Quillfeldt, P., 2017. How animals distribute themselves in space: variable energy landscapes. *Front. Zool.* 14, 33. doi:10.1186/s12983-017-0219-8
- Mason, N.A., 2017. Effects of wind, ambient temperature and sun position on damselfly flight activity and perch orientation. *Anim. Behav.* 124, 175–181. doi:10.1016/j.anbehav.2016.12.025
- Massardier-Galatà, L., Morinay, J., Bailleul, F., Wajnberg, E., Guinet, C., Coquillard, P., 2017. Breeding success of a marine central place forager in the context of climate change: A modeling approach. *PLOS ONE* 12, e0173797. doi:10.1371/journal.pone.0173797
- Mateo-Tomás, P., Olea, P., 2010. When hunting benefits raptors: a case study of game species and vultures. *Eur. J. Wildl. Res.* 56, 519–528.
- May, R.F., 2015. A unifying framework for the underlying mechanisms of avian avoidance of wind turbines. *Biol. Conserv.* 190, 179–187. doi:10.1016/j.biocon.2015.06.004
- McAleer, K., Giraldeau, L.-A., 2006. Testing central place foraging in eastern chipmunks, *Tamias striatus*, by altering loading functions. *Anim. Behav.* 71, 1447–1453. doi:10.1016/j.anbehav.2006.01.005
- Meretsky, V.J., Mannan, 1999. Supplemental feeding regimes for Egyptian vultures in the Negev Desert, Israel. *J. Wildl. Manag.* 63, 107–115.
- Miller, A.K., de Rivera, C.E., 2014. Small tidal channels improve foraging opportunities for *Calidris* shorebirds. *The Condor* 116, 113–121. doi:10.1650/CONDOR-13-003-R1.1
- Mingozzi, T., Estève, R., 1997. Analysis of a historical extirpation of the bearded vulture *Gypaetus barbatus* (L.) in the western Alps (France-Italy): Former distribution and causes of extirpation. *Biol. Conserv.* 79, 155–171. doi:10.1016/S0006-3207(96)00110-3
- Monsarrat, S., Benhamou, S., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., Bouten, W., Duriez, O., 2013. How Predictability of Feeding Patches Affects Home Range and Foraging Habitat Selection in Avian Social Scavengers? *PLOS One* 8, e53077. doi:doi:10.1371/journal.pone.0053077
- Morales-Reyes, Z., Pérez-García, J.M., Moleón, M., Botella, F., Carrete, M., Lazcano, C., Moreno-Opo, R., Margalida, A., Donázar, J.A., Sánchez-Zapata, J.A., 2015. Supplanting

- ecosystem services provided by scavengers raises greenhouse gas emissions. *Sci. Rep.* 5, 7811. doi:10.1038/srep07811
- Moreno-Opo, R., Trujillano, A., Margalida, A., 2016. Behavioral coexistence and feeding efficiency drive niche partitioning in European avian scavengers. *Behav. Ecol.* doi:10.1093/beheco/arw010
- Moreno-Opo, R., Trujillano, A., Margalida, A., 2015. Optimization of supplementary feeding programs for European vultures depends on environmental and management factors. *Ecosphere* 6, 1–15. doi:10.1890/ES15-00009.1
- Mouze, M., 1998. Le vautour, grand voilier des airs., in: *Guide Des Causes et Des Gorges*. Nîmes: parc national des Cévennes, pp. 15–19.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 4, 133–142. doi:10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x
- Nakayama, S., Rapp, T., Arlinghaus, R., 2016. Fast-slow life history is correlated with individual differences in movements and prey selection in an aquatic predator in the wild. *J. Anim. Ecol.* doi:10.1111/1365-2656.12603
- Nathan, R., 2008. An emerging movement ecology paradigm. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 19050–19051. doi:10.1073/pnas.0808918105
- Nathan, R., Spiegel, O., Fortmann-Roe, S., Harel, R., Wikelski, M., Getz, W.M., 2012. Using tri-axial acceleration data to identify behavioral modes of free-ranging animals: general concepts and tools illustrated for Griffon vultures. *J. Exp. Biol.* 215, 986–996.
- Navarro, J., Votier, S.C., Aguzzi, J., Chiesa, J.J., Forero, M.G., Phillips, R.A., 2013. Ecological Segregation in Space, Time and Trophic Niche of Sympatric Planktivorous Petrels. *PLOS ONE* 8, e62897. doi:10.1371/journal.pone.0062897
- Negro, J.J., Torres, M.J., 1999. Genetic variability and differentiation of two bearded vulture *Gypaetus barbatus* populations and implications for reintroduction projects. *Biol. Conserv.* 87, 249–254. doi:10.1016/S0006-3207(98)00056-1
- Nicholls, B., A. Racey, P., 2006. Habitat selection as a mechanism of resource partitioning in two cryptic bat species *Pipistrellus pipistrellus* and *Pipistrellus pygmaeus*. *Ecography* 29, 697–708. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04575.x
- Norberg, U.M., 1996. Energetics of Flight, in: *Avian Energetics and Nutritional Ecology*. Springer, Boston, MA, pp. 199–249. doi:10.1007/978-1-4613-0425-8_7
- Nye JA, Link JS, Hare JA, Overholtz WJ, 2009. Changing spatial distribution of fish stocks in relation to climate and population size on the Northeast United States continental shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 393, 111–129.
- Ogada, D.L., 2014. The power of poison: pesticide poisoning of Africa’s wildlife. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* n/a-n/a. doi:10.1111/nyas.12405
- Ogada, D.L., Torchin, M.E., Kinnaird, M.F., Ezenwa, V.O., 2012. Effects of Vulture Declines on Facultative Scavengers and Potential Implications for Mammalian Disease Transmission. *Conserv. Biol.* 26, 453–460. doi:10.1111/j.1523-1739.2012.01827.x

- Ohashi, K., Thomson, J.D., 2005. Efficient harvesting of renewing resources. *Behav. Ecol.* 16, 592–605. doi:10.1093/beheco/ari031
- Olden, J.D., Schooley, R.L., Monroe, J.B., Poff, N.L., 2004. Context-dependent perceptual ranges and their relevance to animal movements in landscapes. *J. Anim. Ecol.* 73, 1190–1194. doi:10.1111/j.0021-8790.2004.00889.x
- Orians, G.H., Pearson, N.E., 1979. On the theory of central place foraging. *Analysis of ecological systems.*, Ohio State University Press, Columbus, ed.
- Oro, D., Margalida, A., Carrete, M., Heredia, R., Donazar, J.A., 2008. Testing the goodness of supplementary feeding to enhance population viability in an endangered vulture. *PLOS One* 3, e4084. doi:10.1371/journal.pone.0004084
- Owen-Smith, N., Fryxell, J.M., Merrill, E.H., 2010. Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 2267–2278. doi:10.1098/rstb.2010.0095
- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637–669. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- Patrick, S.C., Bearhop, S., Grémillet, D., Lescroël, A., Grecian, W.J., Bodey, T.W., Hamer, K.C., Wakefield, E., Le Nuz, M., Votier, S.C., 2014. Individual differences in searching behaviour and spatial foraging consistency in a central place marine predator. *Oikos* 123, 33–40. doi:10.1111/j.1600-0706.2013.00406.x
- Péron, G., Fleming, C.H., Duriez, O., Fluhr, J., Itty, C., Lambertucci, S., Safi, K., Shepard, E.L.C., Calabrese, J.M., 2017. The energy landscape predicts flight height and wind turbine collision hazard in three species of large soaring raptor. *J. Appl. Ecol.* n/a-n/a. doi:10.1111/1365-2664.12909
- Phipps, W.L., Diekmann, M., MacTavish, L.M., Mendelsohn, J.M., Naidoo, V., Wolter, K., Yarnell, R.W., 2017. Due South: A first assessment of the potential impacts of climate change on Cape vulture occurrence. *Biol. Conserv.* 210, 16–25. doi:10.1016/j.biocon.2017.03.028
- Phipps, W.L., Willis, S.G., Wolter, K., Naidoo, V., 2013a. Foraging Ranges of Immature African White-Backed Vultures (*Gyps africanus*) and Their Use of Protected Areas in Southern Africa. *PLOS ONE* 8, e52813. doi:10.1371/journal.pone.0052813
- Phipps, W.L., Wolter, K., Michael, M.D., MacTavish, L.M., Yarnell, R.W., 2013b. Do Power Lines and Protected Areas Present a Catch-22 Situation for Cape Vultures (*Gyps coprotheres*)? *PLOS One* 8, e76794.
- Pinaud, D., Weimerskirch, H., 2007. At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *J. Anim. Ecol.* 76, 9–19. doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01186.x
- Pinaud, D., Weimerskirch, H., 2005. Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *J. Anim. Ecol.* 74, 852–863. doi:10.1111/j.1365-2656.2005.00984.x
- Pinsky, M.L., Worm, B., Fogarty, M.J., Sarmiento, J.L., Levin, S.A., 2013. Marine Taxa Track Local Climate Velocities. *Science* 341, 1239–1242. doi:10.1126/science.1239352

- Piper, S., 2014. Vulture Restaurants–Conflict in the midst of Plenty.
- Piper, S.E., 2006. Supplementary feeding programmes: How necessary are they for the maintenance of numerous and healthy vulture populations?, in: Houston, D.C., Piper, S.E. (Eds.), Proceedings of the International Conference on Conservation and Management of Vulture Populations. Natural History Museum of Crete & WWF Greece, pp. 41–50.
- Poessel, S.A., Brandt, J., Miller, T.A., Katzner, T.E., 2017. Meteorological and environmental variables affect flight behaviour and decision-making of an obligate soaring bird, the California Condor *Gymnogyps californianus*. *Ibis* n/a-n/a. doi:10.1111/ibi.12531
- Potier, S., 2016. Thèse Simon Potier [WWW Document]. URL <https://www.fichier-pdf.fr/2017/02/17/the-se-simon-potier/> (accessed 10.14.17).
- Prinzinger, R., Nagel, B., Bahat, O., Bögel, R., Karl, E., Weihs, D., Walzer, C., 2002. Energy metabolism and body temperature in the Griffon Vulture (*Gyps fulvus*) with comparative data on the Hooded Vulture (*Necrosyrtes monachus*) and the White-backed Vulture (*Gyps africanus*). *J. Ornithol.* 143, 456–467.
- Prior, K. A., Weatherhead, P.J., 1991. Competition at the carcass: opportunities for social foraging by Turkey Vultures in southern Ontario. *Can. J. Zool.* 69, 1550–1556. doi:doi: 10.1139/z91-218
- Prior, Kent A., Weatherhead, P.J., 1991. Competition at the carcass: opportunities for social foraging by turkey vultures in southern Ontario. *Can. J. Zool.* 69, 1550–1556. doi:10.1139/z91-218
- Ramakers, J.J.C., Dechmann, D.K.N., Page, R.A., O’Mara, M.T., 2016. Frugivorous bats prefer information from novel social partners. *Anim. Behav.* 116, 83–87. doi:10.1016/j.anbehav.2016.03.021
- Real, L.A., 1993. Toward a cognitive ecology. *Trends Ecol. Evol.* 8, 413–417. doi:10.1016/0169-5347(93)90044-P
- Richner, H., Heeb, P., 1996. Communal life: honest signaling and the recruitment center hypothesis. *Behav. Ecol.* 7, 115–118.
- Richner, H., Heeb, P., 1995. Is the information center hypothesis a flop? *Adv. Study Behav.* 24, 1–45.
- Riotte-Lambert, L., Benhamou, S., Chamailé-Jammes, S., 2017a. From randomness to traplining: a framework for the study of routine movement behavior. *Behav. Ecol.* 28(1), 280–287. doi:doi:10.1093/beheco/arw154
- Riotte-Lambert, L., Benhamou, S., Chamailé-Jammes, S., 2017b. From randomness to traplining: a framework for the study of routine movement behavior. *Behav. Ecol.* doi:10.1093/beheco/arw154
- Riotte-Lambert, L., Benhamou, S., Chamailé-Jammes, S., 2013. Periodicity analysis of movement recursions. *J. Theor. Biol.* 317, 238–243. doi:10.1016/j.jtbi.2012.10.026

- Robb, G.N., McDonald, R.A., Chamberlain, D.E., Bearhop, S., 2008. Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. *Front. Ecol. Environ.* 6, 476–484. doi:10.1890/060152
- Rodríguez-Sánchez, F., Arroyo, J., 2008. Reconstructing the demise of Tethyan plants: climate-driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 685–695. doi:10.1111/j.1466-8238.2008.00410.x
- Roggenbuck, M., Schnell, I.B., Blom, N., Bælum, J., Bertelsen, M.F., Sicheritz-Pontén, T., Sørensen, S.J., Gilbert, M.T.P., Graves, G.R., Hansen, L.H., 2014. The microbiome of New World vultures. *Nat. Commun.* 5, ncomms6498. doi:10.1038/ncomms6498
- Ropert-Coudert, Y., Wilson, R.P., 2005. Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Front. Ecol. Environ.* 3, 437–444. doi:10.1890/1540-9295(2005)003[0437:TAPIAR]2.0.CO;2
- Rushworth, I., Krüger, S., 2014. Wind farms threaten southern Africa's cliff-nesting vultures. *Ostrich* 85, 13–23. doi:10.2989/00306525.2014.913211
- Ruxton, Graeme D., Houston, D.C., 2004. Obligate vertebrate scavengers must be large soaring fliers. *J. Theor. Biol.* 228, 431–436. doi:10.1016/j.jtbi.2004.02.005
- Ruxton, G. D., Houston, D.C., 2004. Energetic feasibility of an obligate marine scavenger. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 266, 59–63.
- Safi, K., Kranstauber, B., Weinzierl, R., Griffin, L., Rees, E., Cabot, D., Cruz, S., Proano, C., Takekawa, J., Newman, S., Waldenstrom, J., Bengtsson, D., Kays, R., Wikelski, M., Bohrer, G., 2013. Flying with the wind: scale dependency of speed and direction measurements in modelling wind support in avian flight. *Mov. Ecol.* 1, 4.
- Sakamoto, K.Q., Sato, K., Ishizuka, M., Watanuki, Y., Takahashi, A., Daunt, F., Wanless, S., 2009. Can Ethograms Be Automatically Generated Using Body Acceleration Data from Free-Ranging Birds? *PLOS One* 4, e5379.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Iii, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287, 1770–1774. doi:10.1126/science.287.5459.1770
- Saleh, N., Chittka, L., 2007. Traplining in bumblebees (*Bombus impatiens*): a foraging strategy's ontogeny and the importance of spatial reference memory in short-range foraging. *Oecologia* 151, 719–730. doi:10.1007/s00442-006-0607-9
- Santos, C.D., Hanssen, F., Muñoz, A.-R., Onrubia, A., Wikelski, M., May, R., Silva, J.P., 2017. Match between soaring modes of black kites and the fine-scale distribution of updrafts. *Sci. Rep.* 7, 6421. doi:10.1038/s41598-017-05319-8
- Sanz-Aguilar, A., Sánchez-Zapata, J.A., Carrete, M., Benítez, J.R., Ávila, E., Arenas, R., Donázar, J.A., 2015. Action on multiple fronts, illegal poisoning and wind farm planning, is required to reverse the decline of the Egyptian vulture in southern Spain. *Biol. Conserv.* 187, 10–18. doi:10.1016/j.biocon.2015.03.029

- Scharf, A.K., LaPoint, S., Wikelski, M., Safi, K., 2016. Acceleration Data Reveal Highly Individually Structured Energetic Landscapes in Free-Ranging Fishers (*Pekania pennanti*). *PLOS ONE* 11, e0145732. doi:10.1371/journal.pone.0145732
- Schaub, M., Pradel, R., 2004. Assessing the relative importance of different sources of mortality from recoveries of marked animals. *Ecology* 85, 930–938.
- Schlaepfer, M.A., Runge, M.C., Sherman, P.W., 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends Ecol. Evol.* 17, 474–480.
- Schmidt, K.A., Dall, S.R.X., Van Gils, J.A., 2010. The ecology of information: an overview on the ecological significance of making informed decisions. *Oikos* 119, 304–316. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17573.x
- Searle, K.R., Stokes, C.J., Gordon, I.J., 2008. When foraging and fear meet: using foraging hierarchies to inform assessments of landscapes of fear. *Behav. Ecol.* 19, 475–482. doi:10.1093/beheco/arn004
- Shepard, E.L.C., Ross, A.N., Portugal, S.J., 2016. Moving in a moving medium: new perspectives on flight. *Phil Trans R Soc B* 371, 20150382. doi:10.1098/rstb.2015.0382
- Shepard, E.L.C., Wilson, R.P., Rees, W.G., Grundy, E., Lambertucci, S.A., Vosper, S.B., 2013. Energy landscapes shape animal movement ecology. *Am. Nat.* 182. doi:10.1086/671257
- Silverman, E.D., Veit, R.R., Nevitt, G.A., 2004. Nearest neighbors as foraging cues: information transfer in a patchy environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 277, 25–36. doi:10.3354/meps277025
- Spiegel, O., Crofoot, M.C., 2016. The feedback between where we go and what we know — information shapes movement, but movement also impacts information acquisition. *Curr. Opin. Behav. Sci., Behavioral ecology* 12, 90–96. doi:10.1016/j.cobeha.2016.09.009
- Spiegel, O., Harel, R., Getz, W., Nathan, R., 2013. Mixed strategies of griffon vultures' (*Gyps fulvus*) response to food deprivation lead to a hump-shaped movement pattern. *Mov. Ecol.* 1, 5.
- Stephens, D.W., 2008. Decision ecology: Foraging and the ecology of animal decision making. *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* 8, 475–484. doi:10.3758/CABN.8.4.475
- Susic, G., 2000. Regular long-distance migration of Eurasian griffon *Gyps fulvus*, in: Chancellor, R.D., Meyburg, B.-U. (Eds.), *Raptors at Risk*. WWGBP / Hancock House, pp. 225–230.
- Sutherland, G.D., Gass, C.L., 1995. Learning and remembering of spatial patterns by hummingbirds. *Anim. Behav.* 50, 1273–1286. doi:10.1016/0003-3472(95)80043-3
- Svenning, J.-C., Fløjgaard, C., Marske, K.A., Nógues-Bravo, D., Normand, S., 2011. Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quat. Sci. Rev.* 30, 2930–2947. doi:10.1016/j.quascirev.2011.06.012
- Tello-Ramos, M.C., Hurly, T.A., Healy, S.D., 2015. Traplining in hummingbirds: flying short-distance sequences among several locations. *Behav. Ecol.* 26, 812–819. doi:10.1093/beheco/arv014

- Terrasse, J., 1985. The effects of artificial feeding on Griffon, Bearded and Egyptian Vultures in the Pyrenees. *Conserv. Stud. Raptors Camb. UK ICBP Techn Publ* 429–430.
- Terrasse, M., Sarrazin, F., Choisy, J.P., Clémente, C., Henriquet, S., Lécuyer, P., Pinna, J.L., Tessier, C., 2004. A success story: the reintroduction of Eurasian griffon *Gyps fulvus* and Black *Aegypius monachus* vultures in France, in: Chancellor, R.D., Meyburg, B.-U. (Eds.), *Raptors Worldwide. WWGBP / MME, Budapest*, pp. 127–145.
- Thiebault, A., Mullers, R., Pistorius, P., Meza-Torres, M.A., Dubroca, L., Green, D., Tremblay, Y., 2014a. From colony to first patch: Processes of prey searching and social information in Cape Gannets. *The Auk* 131, 595–609. doi:10.1642/AUK-13-209.1
- Thiebault, A., Mullers, R.H.E., Pistorius, P.A., Tremblay, Y., 2014b. Local enhancement in a seabird: reaction distances and foraging consequence of predator aggregations. *Behav. Ecol.* 25, 1302–1310. doi:10.1093/beheco/aru132
- Thiebot, J.-B., Cherel, Y., Trathan, P.N., Bost, C.-A., 2012. Coexistence of oceanic predators on wintering areas explained by population-scale foraging segregation in space or time. *Ecology* 93, 122–130. doi:10.1890/11-0385.1
- Thomas, C.D., 2010. Climate, climate change and range boundaries. *Divers. Distrib.* 16, 488–495. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00642.x
- Thompson, A.K., Samuel, M.D., Deelen, T.R.V., 2008. Alternative Feeding Strategies and Potential Disease Transmission in Wisconsin White-Tailed Deer. doi:10.2193/2006-543
- Thomson, J.D., Slatkin, M., Thomson, B.A., 1997. Trapline foraging by bumble bees: II. Definition and detection from sequence data. *Behav. Ecol.* 8, 199–210. doi:10.1093/beheco/8.2.199
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D’Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D., Swackhamer, D., 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292, 281–284. doi:10.1126/science.1057544
- Tolon, V., Dray, S., Loison, A., Zeileis, A., Fischer, C., Baubet, E., 2009. Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. *Can. J. Zool.* 87, 1129–1137. doi:10.1139/Z09-101
- Treep, J., Bohrer, G., Shamoun-Baranes, J., Duriez, O., Prata de Moraes Frasson, R., Bouten, W., 2015. Using High-Resolution GPS Tracking Data of Bird Flight for Meteorological Observations. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 97, 951–961. doi:10.1175/BAMS-D-14-00234.1
- Tristram, H.B., 1859. On the Ornithology of Northern Africa. *Ibis* 1, 277–301. doi:10.1111/j.1474-919X.1859.tb06210.x
- Tryjanowski, P., Kosicki, J.Z., Kuźniak, S., Sparks, T.H., 2009. Long-Term Changes and Breeding Success in Relation to Nesting Structures used by the White Stork, *Ciconia ciconia*. *Ann. Zool. Fenn.* 46, 34–38. doi:10.5735/086.046.0104
- Tryjanowski, P., Sparks, T.H., Jerzak, L., Rosin, Z.M., Skórka, P., 2014. A Paradox for Conservation: Electricity Pylons May Benefit Avian Diversity in Intensive Farmland. *Conserv. Lett.* 7, 34–40. doi:10.1111/conl.12022

- Udyawer, V., Simpfendorfer, C.A., Heupel, M.R., Clark, T.D., 2017. Temporal and spatial activity-associated energy partitioning in free-swimming sea snakes. *Funct. Ecol.* 31, 1739–1749. doi:10.1111/1365-2435.12882
- van Moorter, B., Bunnefeld, N., Panzacchi, M., Rolandsen, C.M., Solberg, E.J., Sæther, B.-E., 2013. Understanding scales of movement: animals ride waves and ripples of environmental change. *J. Anim. Ecol.* 82, 770–780. doi:10.1111/1365-2656.12045
- Vansteelant, W.M.G., Bouten, W., Klaassen, R.H.G., Koks, B.J., Schlaich, A.E., van Diermen, J., van Loon, E.E., Shamoun-Baranes, J., 2015. Regional and seasonal flight speeds of soaring migrants and the role of weather conditions at hourly and daily scales. *J. Avian Biol.* 46, 25–39. doi:10.1111/jav.00457
- Vansteelant, W.M.G., Kekkonen, J., Byholm, P., 2017. Wind conditions and geography shape the first outbound migration of juvenile honey buzzards and their distribution across sub-Saharan Africa. *Proc R Soc B* 284, 20170387. doi:10.1098/rspb.2017.0387
- Vasilakis, D.P., Whitfield, D.P., Schindler, S., Poirazidis, K.S., Kati, V., 2016. Reconciling endangered species conservation with wind farm development: Cinereous vultures (*Aegypius monachus*) in south-eastern Europe. *Biol. Conserv.* 196, 10–17. doi:10.1016/j.biocon.2016.01.014
- Walsh, J.C., Wilson, K.A., Benshemesh, J., Possingham, H.P., 2012. Unexpected outcomes of invasive predator control: the importance of evaluating conservation management actions. *Anim. Conserv.* 15, 319–328. doi:10.1111/j.1469-1795.2012.00537.x
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395.
- Wikelski, M., Moskowicz, D., Adelman, J.S., Cochran, J., Wilcove, D.S., May, M.L., 2006. Simple rules guide dragonfly migration. *Biol. Lett.* 2, 325–329. doi:10.1098/rsbl.2006.0487
- Wikelski, M., Moxley, J., Eaton-Mordas, A., López-Urbe, M.M., Holland, R., Moskowicz, D., Roubik, D.W., Kays, R., 2010. Large-Range Movements of Neotropical Orchid Bees Observed via Radio Telemetry. *PLOS ONE* 5, e10738. doi:10.1371/journal.pone.0010738
- Williams, H.J., Shepard, E.L.C., Duriez, O., Lambertucci, S.A., 2015. Can accelerometry be used to distinguish between flight types in soaring birds? *Anim. Biotelemetry* 3, 45. doi:10.1186/s40317-015-0077-0
- Wilson, R.P., Quintana, F., Hobson, V.J., 2012. Construction of energy landscapes can clarify the movement and distribution of foraging animals. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 975–980. doi:10.1098/rspb.2011.1544
- Wilson, R.P., Quintana, F., Hobson, V.J., 2011. Construction of energy landscapes can clarify the movement and distribution of foraging animals. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* doi:10.1098/rspb.2011.1544
- Wittemyer, G., Getz, W.M., Vollrath, F., Douglas-Hamilton, I., 2007. Social dominance, seasonal movements, and spatial segregation in African elephants: a contribution to

- conservation behavior. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 1919–1931. doi:10.1007/s00265-007-0432-0
- Wittenberger, J.F., Hunt Jr., G.L., 1985. Chapter 1 - THE ADAPTIVE SIGNIFICANCE OF COLONIALITY IN BIRDS, in: Farner, D.S., King, J.R., Parkes, K.C. (Eds.), *Avian Biology*. Academic Press, pp. 1–78. doi:10.1016/B978-0-12-249408-6.50010-8
- Xirouchakis, S.M., Andreou, G., 2009. Foraging behaviour and flight characteristics of Eurasian griffons *Gyps fulvus* in the island of Crete, Greece. *Wildl. Biol.* 15, 37–52. doi:10.2981/07-090
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.C., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*, Springer. ed.

Annexes

Annexe 1 – Des données accélérométriques à la classification des comportements

Des données accélérométriques (ACC) ont été enregistrées sur 14 vautours fauves suivis dans les Grands Causses en 2012 et 2013, et sur 17 individus équipés en vallée d'Ossau entre 2014 et 2016. Coûteux en allocation de mémoire et en batterie, ces enregistrements ont été majoritairement programmés entre les mois de mai et de septembre, durant lesquels l'exposition solaire permettait de bien recharger les batteries, jusqu'à trois semaines consécutives.

Notre objectif était d'attribuer une classe de comportements à chaque donnée accélérométrique enregistrée sur les vautours sauvages. En d'autres termes, nous souhaitions identifier les signatures accélérométriques typiques d'un vautour au repos (en position allongée ou debout), s'alimentant, ou en phase de vol (battu ou plané). Pour créer un « catalogue de référence », nous avons établi et mené un protocole expérimental sur des individus sauvages puis sur des individus captifs. Grâce à la collaboration des éleveurs de la placette d'équarrissage d'Aste-Béon et des agents du PNP, nous avons pu filmer une curée de vautours sauvages, parmi lesquels certains individus étaient équipés de GPS UvA-BiTs programmés pour enregistrer des données ACC en temps réel. Dans un second temps, nous avons reproduit cette expérience sur des vautours captifs au Parc du Puy du Fou et à Rocamadour, grâce à l'aide précieuse des fauconniers.

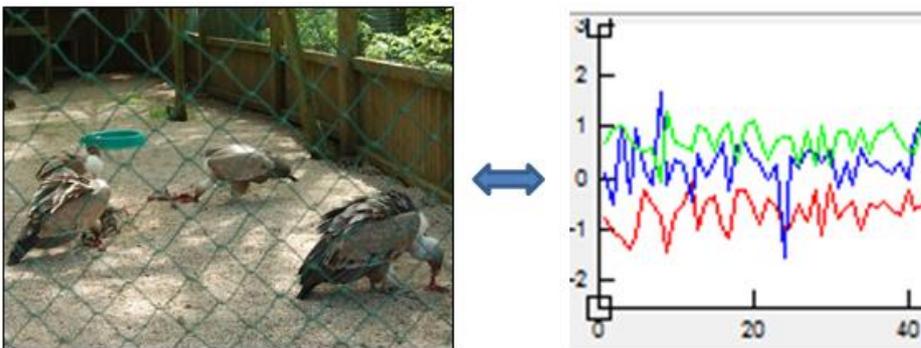
Une fois synchronisées aux séquences vidéo, les données ACC enregistrées sur les vautours captifs ont été étiquetées avec les comportements observés en volière (Puy du Fou) et en vol (Rocamadour), à partir du logiciel Matlab.

Compte tenu du grand nombre d'individus ayant participé à la curée organisée et filmée in situ dans les Pyrénées, il n'a pas été possible d'identifier clairement les comportements des vautours sauvages équipés de GPS. Nous n'avons donc pu inclure les données d'individus sauvages dans le « catalogue de référence », malgré l'intérêt que revêtait

d'intégrer de telles données accélérométriques annotées à partir d'un événement de type « curée » tel que nous pouvons l'observer en milieu naturel.

A partir d'analyses de type « apprentissage par réseaux de neurones artificiels », les données annotées ont servi de référentiel à la création d'un modèle de classification automatique des données ACC en comportements. Ce travail a été mené avec la collaboration active de Margot Maathuis et de Willem Bouten, respectivement étudiante en Licence et Professeur en Ecologie à l'Université d'Amsterdam.

Nous avons ensuite appliqué ce modèle aux données ACC enregistrées sur les vautours sauvages équipés de GPS/ACC dans les Grands Causses et dans les Pyrénées. Néanmoins, l'annotation des données ACC des individus sauvages à partir de cette méthode nous a montré que les comportements étaient moins bien classés qu'à partir de la méthode présentée dans le Chapitre 4 (Article 2). Nous avons donc choisi de calculer les proportions relatives des quatre classes comportementales observées chez les individus sauvages (i.e. vol plané, vol battu, posé, interaction/comportement d'alimentation) à partir de la seconde méthode, et de dresser un bilan comparatif du budget temps et d'activité des vautours suivis dans des contextes distincts de gestion des ressources alimentaires. (Chapitre 4, Article 2).



Annotation des données accélérométriques à partir des comportements d'alimentation filmés au Parc du Puy du Fou (Mai 2015).

Annexe 2 - Annexe de notre publication sur l'évaluation du risque de dépendance à l'égard de ressources alimentaires prévisibles chez un nécrophage strict (Chapitre 3, Article 1)

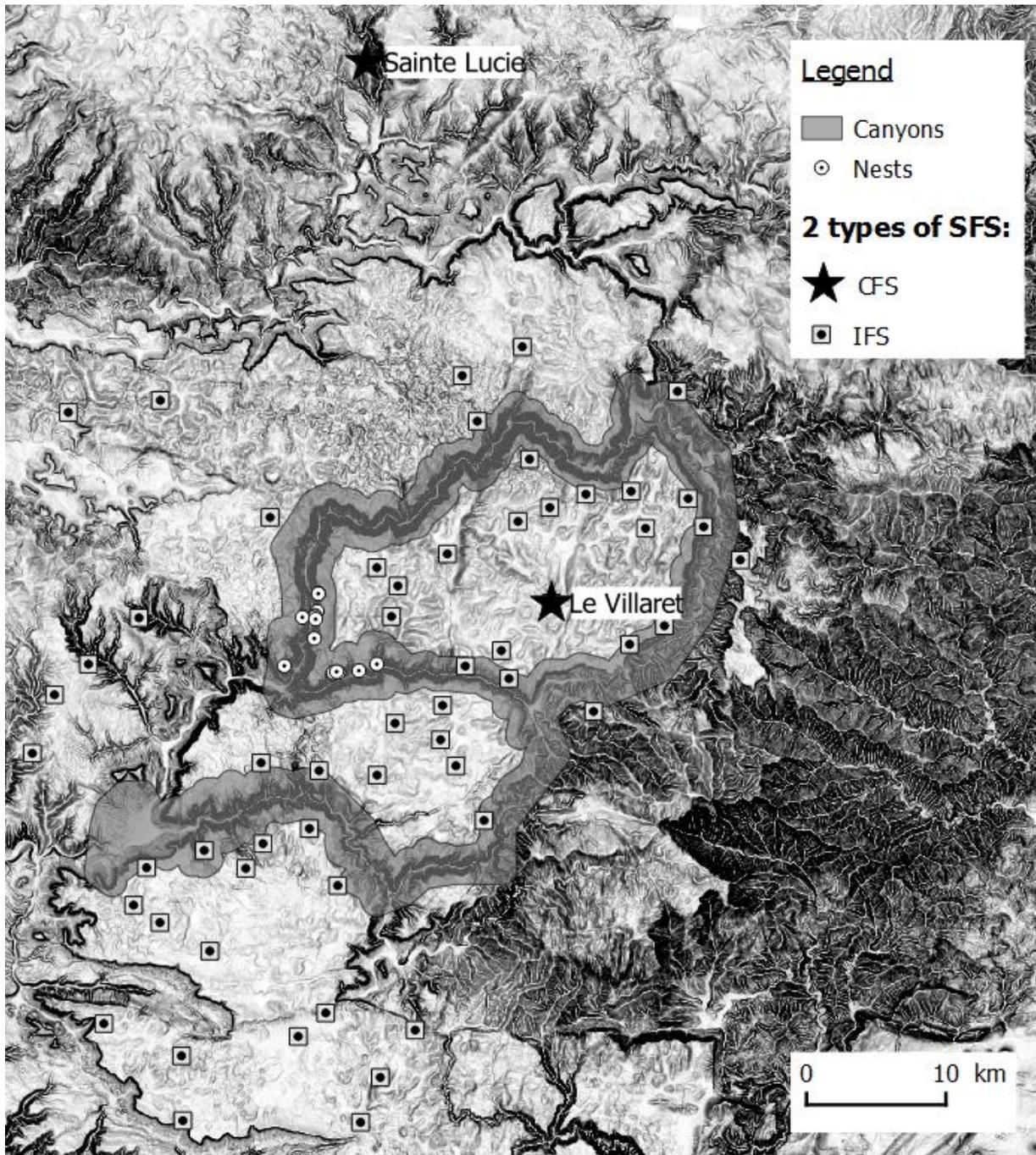
Supplementary material for Fluhr *et al.*, 2017 *Biological Conservation*

doi: doi.org/10.1016/j.biocon.2017.07.030

Assessing the risk for an obligate scavenger to be dependent on predictable feeding sources

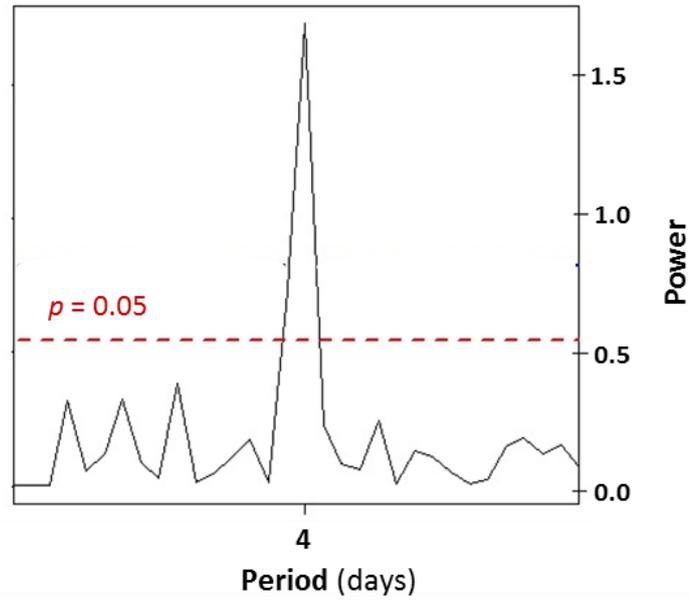
Table of Contents

Appendix A. The Grands Causses region.	170
Appendix B. Example of the timing of visits by a vulture to a SFS.	171
Appendix C. Example of the observed <i>versus</i> simulated movements of an individual within its home range.	172
Appendix D. Significant 1-day periodicity based on raw and adjusted p-values.	173
Appendix E. Proportion of the periodical visits at supplementary feeding stations.	175
Appendix F. Number of supplementary feeding stations that each individual visited periodically.	176
Appendix G. Comparison of the routine indices computed on observed <i>versus</i> simulated vulture tracks.	177
Appendix H. Distances characterizing ordered subsequences visited repeatedly.	178
Appendix I. Distances involved in series of visits of SFS.	179
Appendix J. Repeated subsequences of visits for each of the 15 simulated tracks, characterized by their size and the number of repetitions.	180

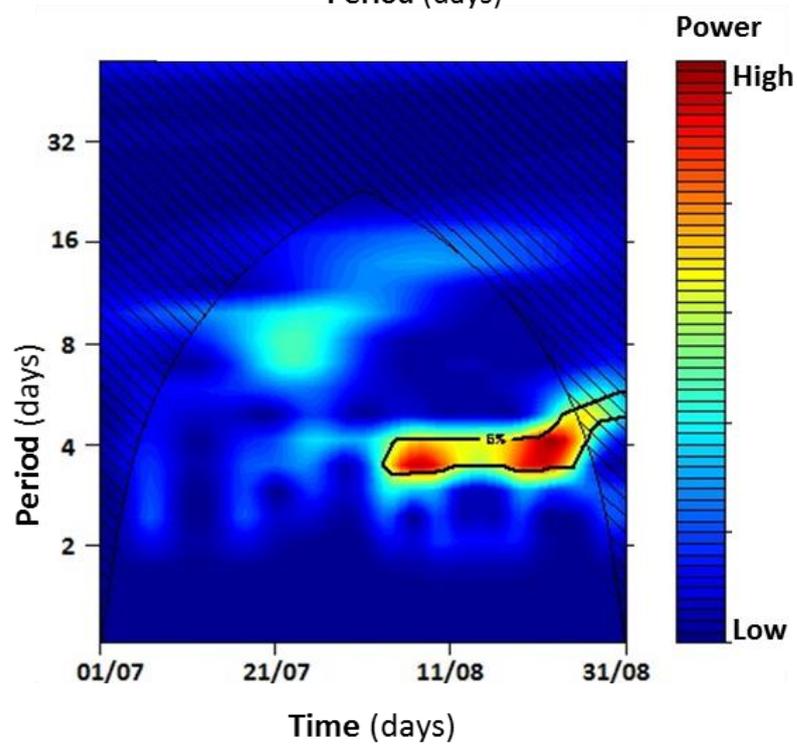


Appendix A. The Grands Causses region consists of four limestone plateaus separated by deep canyons (shading represents slope) where Griffon vultures breed (nests as white circles). Black symbols represent the supplementary feeding stations (SFS) actively supplied in 2011, including 2 collective feeding stations (CFS) and 55 individual feeding stations (IFS).

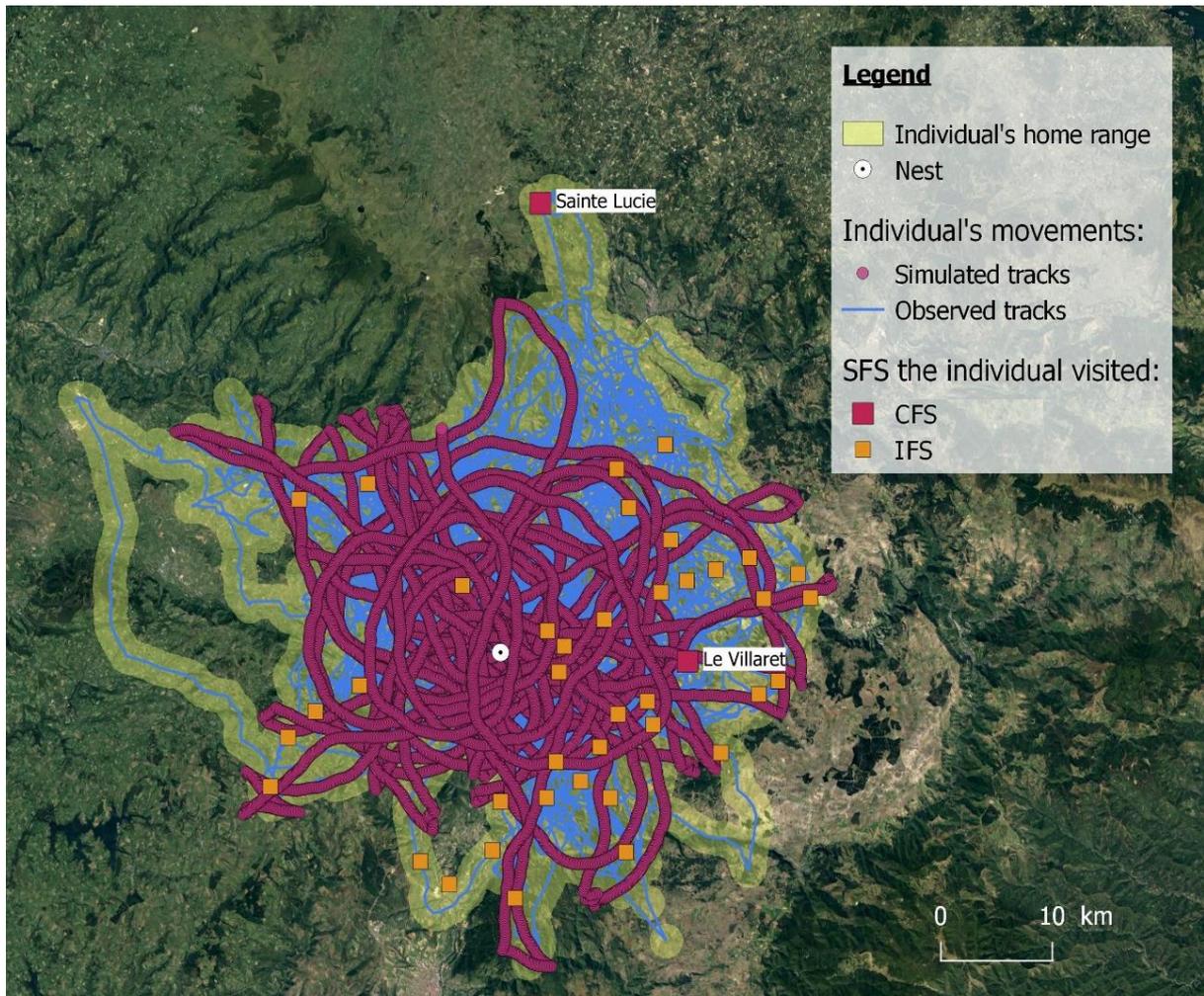
1)



2)



Appendix B. Example of the timing of visits by a vulture to a SFS. This SFS was visited periodically every 4 days for 24 days in August 2011. **C.1.** Result of the binary arrival series Fourier analysis, with the peak indicating a significant 4-day period. The red line represents 5% significant threshold. **C.2.** Result of the wavelet analysis of the same time series. The areas of statistical significance at 5% level are delineated by solid black lines. Stripped area indicates where spectrum values are unreliable due to edge effects.

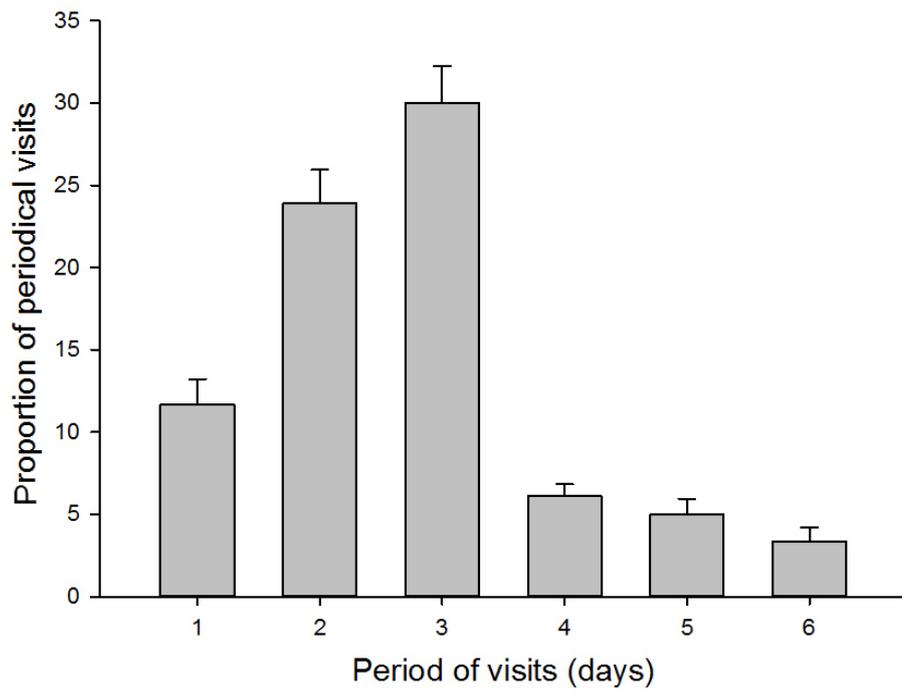


Appendix C. Example of the observed (blue line) *versus* simulated (pink circles) movements of an individual within its home range (yellow).

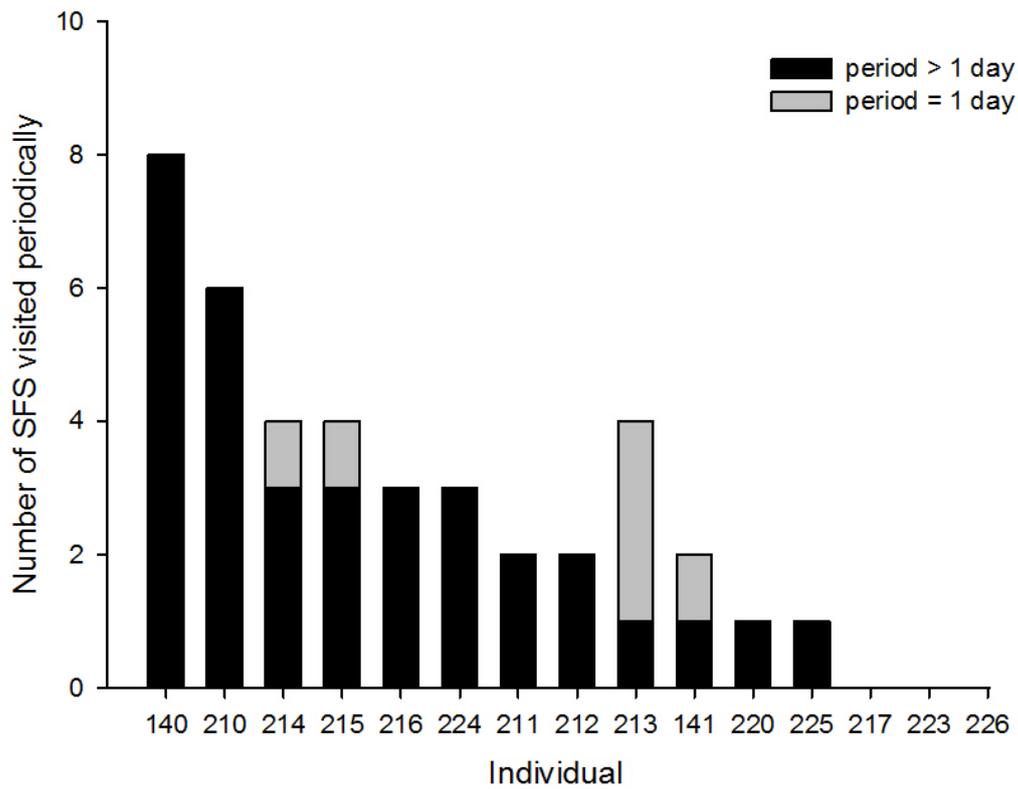
Appendix D. Significant 1-day periodicity based on raw and adjusted p-values (p). Only the significant raw p-values (< 0.05) are displayed. Adjusted p-values were computed using Hommel's method to control the familywise error rate (i.e. false positive) when performing multiple comparison tests (as many as the total number of SFS a focal individual visited). Significant Hommel-adjusted p-values (< 0.05) are written in bold.

Individual	Nb SFS visited (Nb tests)	Significant raw p-values (without correction)		Familywise error rate control: Hommel-adjusted p-values	
		Raw $p < 0.05$	# SFS [raw $p < 0.05$]	Adjusted p	# SFS [adjusted $p < 0.05$]
140	30	0.009 0.013	2	0.261 0.377	0
141	26	0.001 0.009 0.032 0.001	4	0.025 0.216 0.736 0.025	2
210	27	0.033 0.004 0.021 0.025	4	0.792 0.108 0.504 0.6	0
211	30	0.014 0.034 0.031	3	0.406 0.952 0.868	0
212	25	0.042 0.005	2	1 0.125	0
213	26	0.012 0.008 <0.001 0.001 0.001	5	0.264 0.176 <0.001 0.024 0.024	3
214	22	0.028 0.019 0.002	3	0.56 0.38 0.044	1
215	33	0.013 0.01 <0.001	3	0.403 0.31 <0.001	1
216	21	0.005 0.026 0.013	3	0.105 0.494 0.26	0
217	22	0.027 0.014 0.003 0.027	4	0.513 0.27 0.066 0.513	0
220	12	0.046 0.042	2	0.506 0.462	0

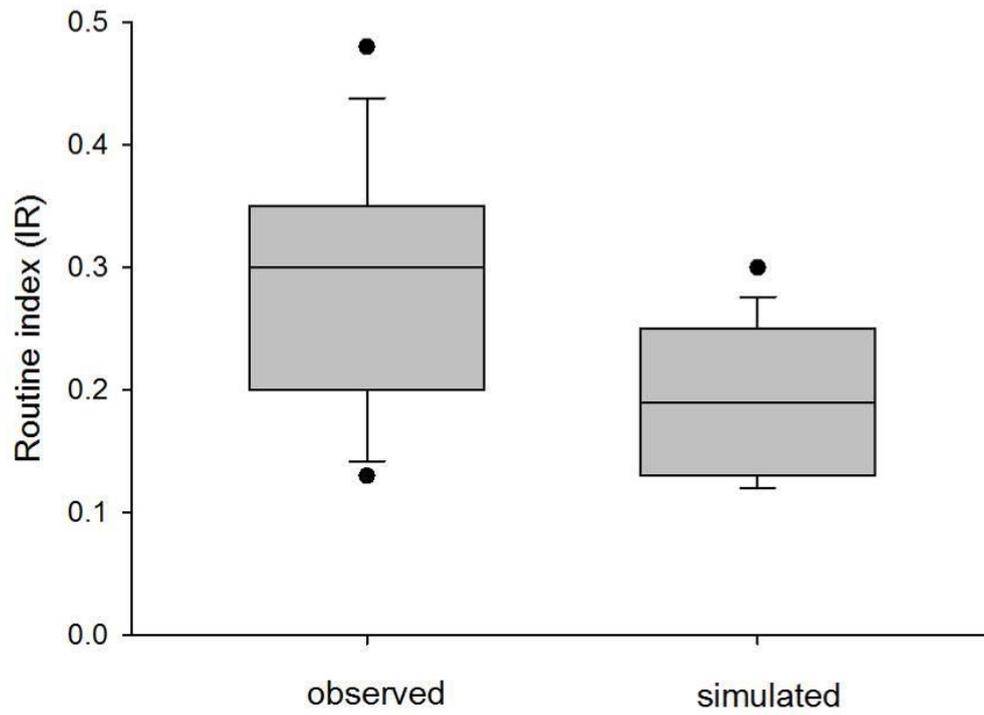
224	21	0.018	1	0.378	0
225	12	0.016	1	0.192	0
226	32	0.038	4	1	0
		0.026		0.754	
		0.006		0.192	
		0.026		0.754	



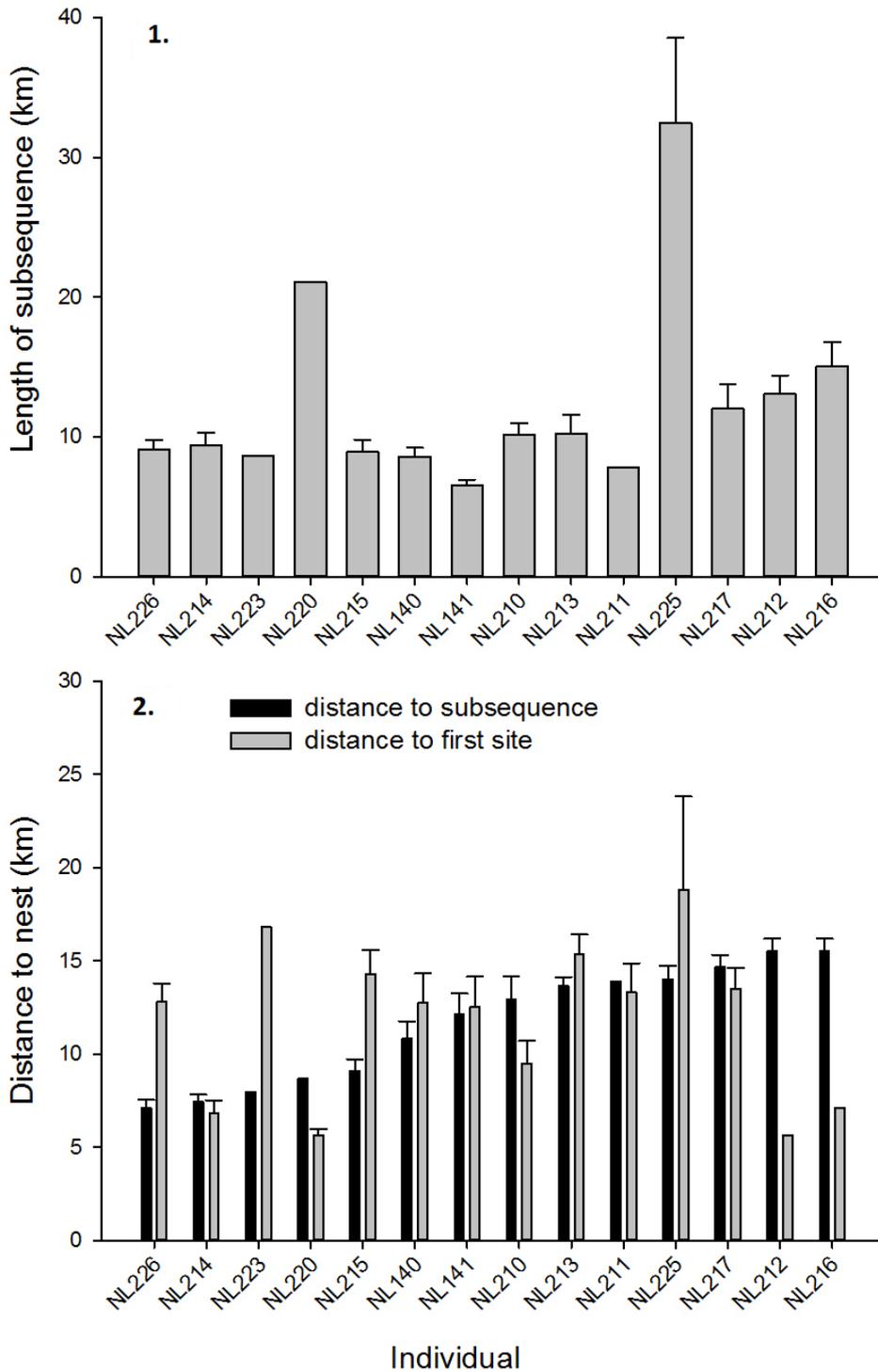
Appendix E. Proportion of the periodical visits (mean \pm SE) at supplementary feeding stations (SFS) according to the period of visits ranging from 1 to 6 days. For example, 30% of the periodical visits at SFS corresponds to visits that vultures made with a 3-days period.



Appendix F. Number of supplementary feeding stations (SFS) that each individual visited periodically. Grey and black bars show the number of SFS regularly visited with a 1-day period, or a period longer than 1 day, respectively.



Appendix G. Comparison of the routine indices (IRs) computed on observed *versus* simulated vulture tracks.



Appendix H. Distances (mean \pm SE) characterizing ordered subsequences visited repeatedly. H.1. Length of the subsequences (i.e. the cumulative distance between the SFS constituting the subsequences). H.2. Black and grey bars show the distances between the nest and a) the subsequence considered as a whole, b) the sites firstly visited within the subsequences, respectively.

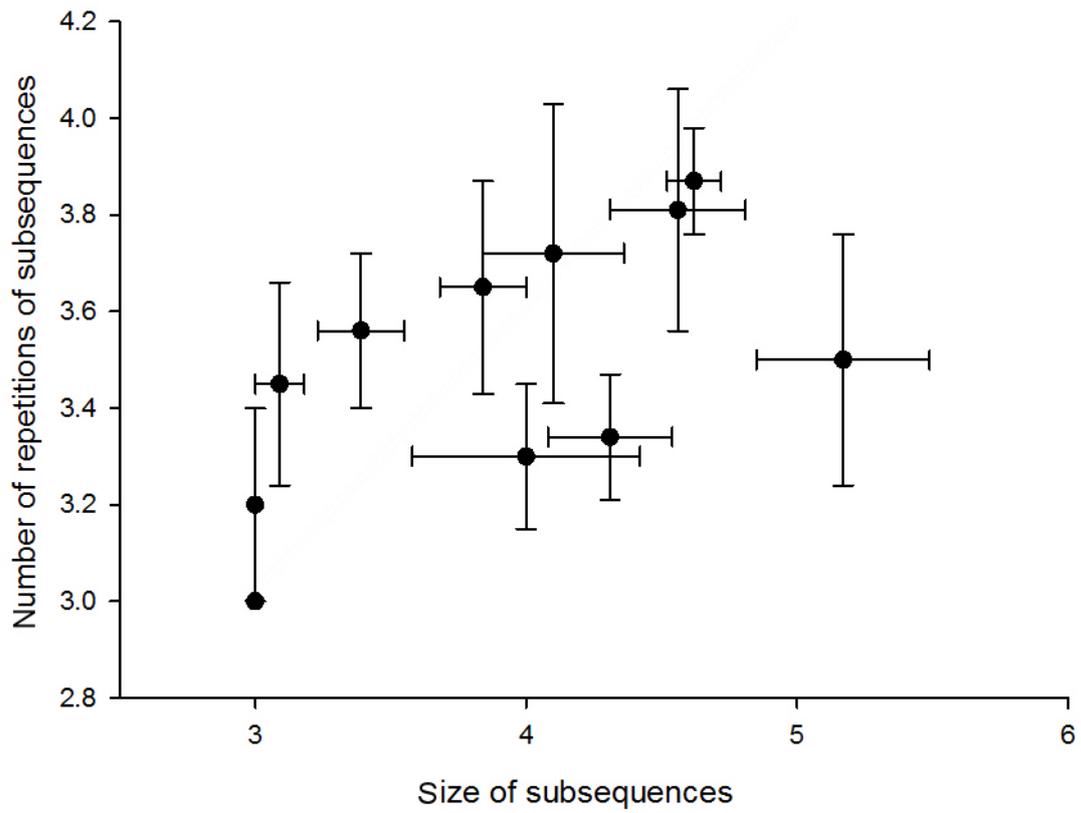
Appendix I. Distances (in km) involved in series of visits of SFS. I.1. and I.2. show the distances without / with allowing the addition, deletion or the mutation of a single SFS in the subsequences, respectively.

1.

	Intra-subsequence distance	Nest - subsequence distance	Nest - 1st site visited distance	Closest SFS Distance to then nest	Furthest SFS Distance to the nest
Mean	12.4	11.7	11.9	8.7	15.1
SD	6.9	3.1	4.0	2.7	4.3
Range	[6.5; 32.5]	[7.4 ; 15.5]	[5.6 ; 18.8]	[5.2 ; 12.5]	[8.9 ; 19.6]

2.

	Intra-subsequence distance	Nest - subsequence distance	Nest - 1st site visited distance	Closest SFS Distance to then nest	Furthest SFS Distance to the nest
Mean	18.4	11.6	15.7	11.1	15.7
SD	13.2	2.9	4.4	3.4	4.4
Range	[7.8; 59.9]	[7.0 ; 15.7]	[9.2 ; 24.8]	[5.6 ; 16.8]	[9.2 ; 20.4]



Appendix J. Repeated subsequences (mean \pm SE) of visits for each of the 15 simulated tracks, characterized by their size (i.e. the number of SFS constituting subsequences) and the number of repetitions.

Annexe 3 - Annexe de notre publication sur l'influence de la prévisibilité des ressources alimentaires et des conditions environnementales sur les patrons de déplacement (Chapitre 4, Article 2)

Appendix A. Definition of the five classes of vultures' behaviours Light and dark grey distinguish the groups of behaviours, on the ground *versus* flying, respectively. * Instantaneous ground speed recorded by the GPS device.

Group	Behaviour	Description	Threshold values
Ground	Standing	Standing or sitting on the ground, or perching, inactive	Speed* < 3 m.s ⁻¹ ODBA _v ≤ 0.1
	Feeding	Eating, including interactions while competing for food	Speed < 3 m.s ⁻¹ ODBA _v > 0.1
Flight	Flapping	Flapping flight with regular wing beat	Speed ≥ 3 m.s ⁻¹ ODBA _v ≥ 0.3
	Gliding	Gliding or soaring flight, without wing beat	Speed ≥ 3 m.s ⁻¹ ODBA _v < 0.3
Other		Behaviour that does not fit in the above classes	

Annexe 4 - Annexe de notre publication sur la prise de décision chez un grand planeur : compromis entre temps, énergie et risque à différentes échelles spatio-temporelles (Chapitre 5, Article 3)

Supplementary material for Harel *et al.*, 2016 *Phil. Trans. R. Soc. B.*

doi: doi.org/10.1098/rstb.2015.0397

Decision-making in a soaring bird: time, energy and risk consideration at different spatiotemporal scales

Table of Contents

S1. Food resource predictability.	183
S2. Track annotation with environmental data.	183
Figure S1. Correlations between cross-country speed and the proxies for energy, time and risk.	184
Figure S2. Correlations among the proxies of energy, time and risk.	184
Figure S3. Comparison of the characteristics of movement tracks between the regions.	185
Figure S4. Flapping activity based on the low-resolution dataset collected in Israel.	185
S3. Statistical modelling of soaring-gliding decision-making over large scale.	186
S4. Statistical modeling of soaring-gliding decision-making over intermediate scale.	189

S1. Food resource predictability. In Israel, vultures rely heavily on supplementary feeding stations, where 82% of feeding events occur. Although the locations of these stations are fixed, food is supplied in a rather unpredictable manner in time and space. Rangers' decision regarding the station for provisioning is more-or-less a stochastic process and carcasses are not provided in a routine order (station X-> station Y->station Z, etc) or fixed intervals (e.g., food in station X is provided every Y days). Further, carcasses provisioned are usually discovered by vultures and consumed within a few days. Natural decomposition and, to a lesser extent, other scavengers also contribute to the short residence time of a carcass. Thus food is predictable over short time scales (hours-few days), but not over longer time periods; and vultures are forced to search over large areas for identifying locations of currently available resources.

For the French population, the temporal unpredictability of food resources is due to the fact that all but 3 feeding stations are provisioned by independent farmers, from the mortality of their own herds. So vultures can learn the location of feeding stations but certainly not when they are being provisioned. The 3 other feeding stations in France are collective feeding stations, where carcasses are collected at 20 farms and provisioned more regularly in winter, but more sporadically in summer, when this study is based. Also vultures can find many other carcasses by themselves outside feeding station.

S2. Track annotation with environmental data. To explore the effect of local environmental conditions on flight decisions we annotated the high-resolution tracks with meteorological data using the Regional Atmospheric Modelling System. The European Centre for Medium-Range Weather Forecasts reanalysis data (ECMWF; <http://www.ecmwf.int/>) was used for model initialization and for forcing of meteorological conditions at the domain. Output variables included U (west-east) and V (south-north) components of wind at a spatial resolution of 1 km. Data were saved at a temporal resolution of 5 minutes and coupled with interpolation for each localization of the tracked birds. Tail wind was calculated as the wind vector in the direction of bird's flight and side-wind was calculated as the wind vector perpendicular to bird's flight. Airspeed, the speed of the bird relative to the air was calculated by subtracting the wind vector from the ground speed vector of the bird.

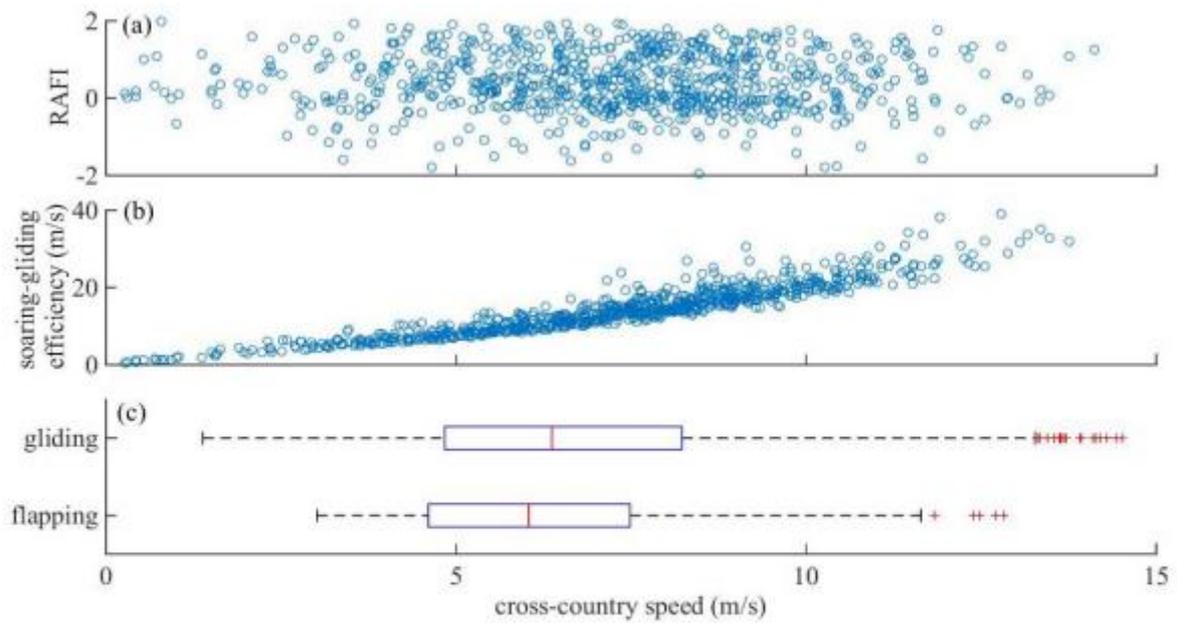


Figure S1. Correlations between cross-country speed and the proxies for energy, time and risk. (a) No significant correlation was found between cross-country speed and RAFI (Pearson correlation, $r=0.18$), (b) a strong correlation was found between cross-country speed and soaring-gliding efficiency ($r=0.77$), and (c) no significant difference was found in cross-country speed between segments with and without flapping (two sample t-test, $T_{296}=0.81$, $P=0.42$).

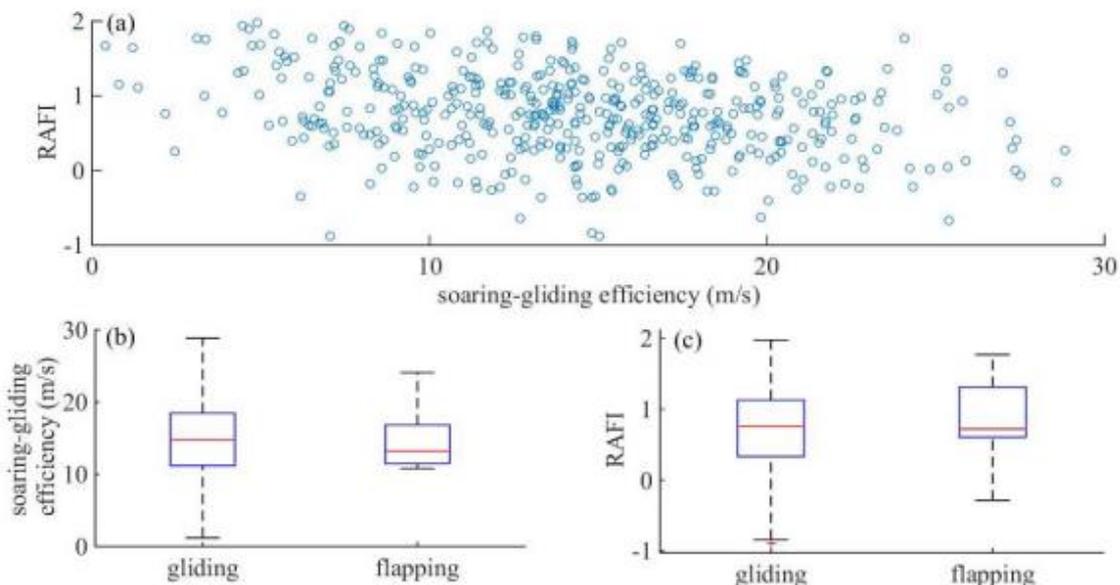


Figure S2. Correlations among the proxies for minimization of energy, time and risk. (a) No correlation was found between soaring-gliding efficiency and RAFI ($r=-0.061$), (b) no significant difference was found in cross-country efficiency between segments with and without flapping ($T_{296}=0.77$, $P=0.44$), and (c) no significant difference was found in RAFI between segments with and without flapping ($T_{296}=0.56$, $P=0.57$).

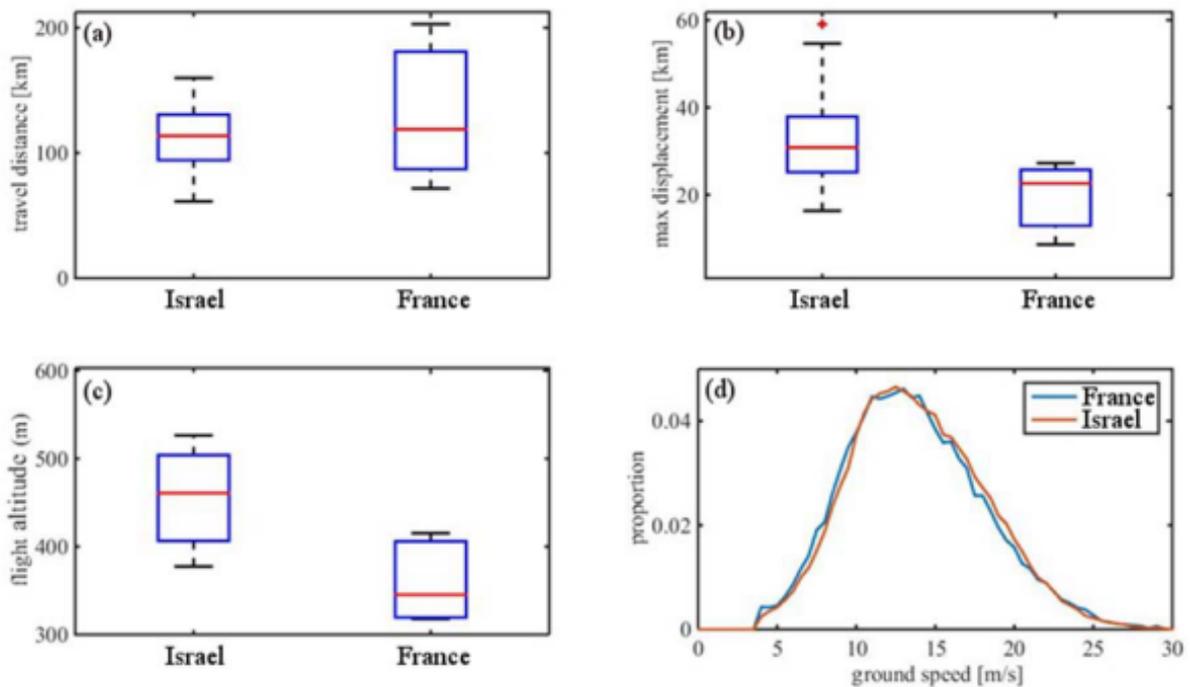


Figure S3. Comparison of the characteristics of movement tracks between the regions. No difference was found in (a) daily travel distance, and (b) daily maximum displacement. (c) The average flight altitude in Israel was higher compared to France, and (d) No difference in the distribution of ground speeds was observed.

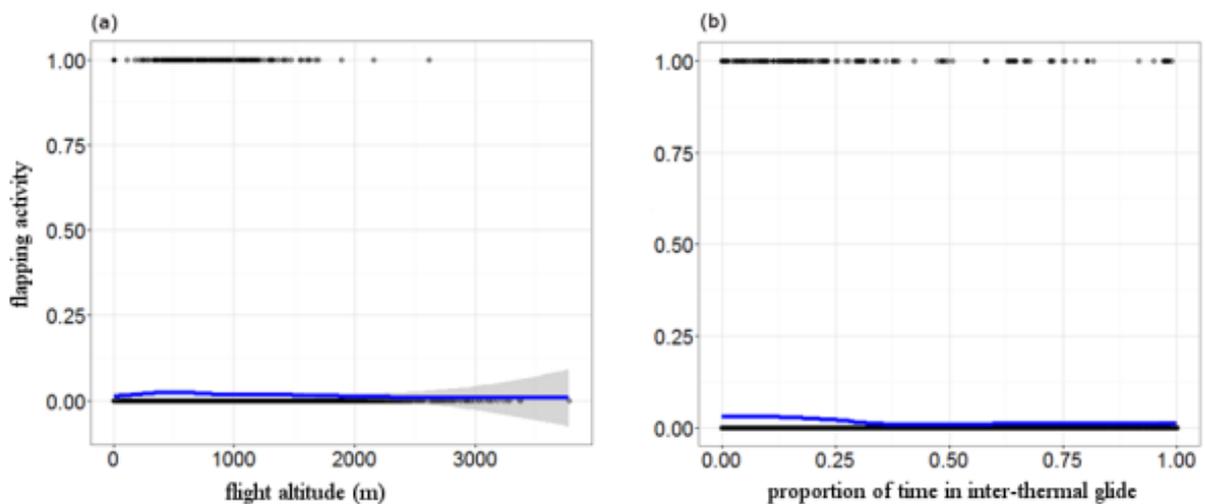


Figure S4. Flapping activity based on the low-resolution dataset collected in Israel. (a) Individuals tended to flap at lower altitudes, and (b) at mainly at the beginning of the inter-thermal glide. ACC-flight data (ground speed > 2 m/s) were sampled at 5 minutes interval with a burst of 40 measures per axis at tri-axes and then classified to either passive flight or flapping. Black dots represent whether there was a flapping activity and blue line present loess smooth of the binomial data.

S3. Statistical modelling of soaring-gliding decision-making at different *movement phenomenon* based on the low-resolution dataset collected in Israel. The effects on the response variables were modelled using GLMMs with individual's identity and time in day as random factors. Models fitted for the parameters soaring-gliding efficiency, flapping activity, RAFI, ground speed and climb speed were $Y \sim 0 + (1 | \text{individual}) + (1 | \text{time}) + \text{movement phenomenon} + \text{age} + \text{sex} + \text{altitude}$. Significance codes are: *0.01-0.05, **0.001-0.01, ***<0.001. Marginal R^2 (R2m) describes the proportion of variance explained by the fixed factor(s) alone. The second is the conditional R^2 (R2c), which describes the proportion of variance explained by both the fixed and random factors. Non categorical predictors were centered prior to modelling.

Soaring-gliding efficiency

Linear mixed model fit by maximum likelihood

Formula: $\text{Soaring-gliding efficiency} \sim 0 + (1 | \text{individual}) + (1 | \text{time}) + \text{movement_phenomena} + \text{flight_altitude} + \text{age} + \text{sex}$

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
tag	(Intercept)	0.051608	0.22717
time_c	(Intercept)	0.001217	0.03489
Residual		4.788403	2.18824

Number of obs: 5925, groups: tag, 38; time_c, 3

Fixed effects:

	Estimate	Std. Err	df	t value	Pr(> t)	
foraging	3.123e+00	8.365e-01	5.642e+03	3.734	0.000191	***
migration	4.327e+00	2.029e-01	3.960e+02	21.324	< 2e-16	***
altitude	5.963e-01	3.116e-02	3.650e+02	19.133	< 2e-16	***
age	2.833e-01	1.076e-01	2.242e+03	2.633	0.008525	**
sex	1.485e-01	1.130e-01	2.900e+01	1.313	0.199509	

R2m	R2c
0.076	0.087

Flapping activity

Generalized linear mixed model fit by maximum likelihood (Laplace Approximation) Family: binomial (logit)

flap ~ 0 + (1 | individual) + (1 | time) + movement_phenomena + flight_altitude + age + sex

Random effects:

Groups Name	Variance	Std.Dev.
tag (Intercept)	0.36889	0.6074
time_c (Intercept)	0.09389	0.3064

Number of obs: 26287, groups: tag, 38; time_c, 3

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
altitude	-0.09626	0.05615	-1.714	0.086503 .
motivation1	-0.46191	0.83773	-0.551	0.581375
motivation4	-2.22286	0.55994	-3.970	7.19e-05 ***
age	-1.05388	0.16788	-6.278	3.44e-10 ***
sex	-0.18624	0.18979	-0.981	0.326448

R2m	R2c
0.021	0.14

RAFI

Linear mixed model fit by maximum likelihood

Formula: rafi ~ 0 + (1 | individual) + (1 | time) + movement_phenomena + flight_altitude + age + sex

Random effects:

Groups Name	Variance	Std.Dev.
tag (Intercept)	0.014135	0.1189
time_c (Intercept)	0.002632	0.0513
Residual	0.143495	0.3788

Number of obs: 5925, groups: tag, 38; time_c, 3

Fixed effects:

	Estimate	Std. Err	df	t value	Pr(> t)
foraging	1.051e+00	1.504e-01	9.200e+02	6.991	5.24e-12 ***
migration	5.599e-01	5.325e-02	1.700e+01	10.515	8.83e-09 ***
altitude	-6.578e-02	5.617e-03	5.824e+03	-11.712	< 2e-16 ***
age	1.673e-01	1.962e-02	5.155e+03	8.527	< 2e-16 ***
sex	1.412e-02	4.544e-02	3.100e+01	0.311	0.758

R2m	R2c
0.045	0.145

Ground speed

Linear mixed model fit by maximum likelihood

Formula: speed ~ 0 + (1 | tag) + (1 | time_c) + motivation + altitude + age + sex

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
tag	(Intercept)	0.8612	0.9280
time_c	(Intercept)	0.3248	0.5699
Residual		8.5558	2.9250

Number of obs: 40876, groups: tag, 38; time_c, 3

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(> t)	
Foraging	1.581e+01	5.120e-01	1.600e+01	30.871	4.44e-16	***
Migration	1.761e+01	4.005e-01	6.000e+00	43.978	6.24e-09	***
altitude	9.160e-01	1.666e-02	4.087e+04	54.984	< 2e-16	***
age	-9.667e-01	6.725e-02	3.657e+04	-14.376	< 2e-16	***
sex	5.900e-01	3.330e-01	3.300e+01	-0.278	0.783	

R2m	R2c
0.089	0.200

Climb rate

Linear mixed model fit by maximum likelihood

Formula: climb ~ 0 + (1 | tag) + (1 | time) + motivation + altitude + age + sex

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
tag	(Intercept)	0.004011	0.06333
time_c	(Intercept)	0.077535	0.27845
Residual		0.789838	0.88873

Number of obs: 1380, groups: tag, 23; time_c, 3

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(> t)	
motivation1	0.98554	0.25386	16.70000	3.882	0.001234	**
motivation2	1.12502	0.21842	9.30000	5.151	0.000551	***
motivation4	1.72524	0.22363	10.10000	7.715	1.52e-05	***
altitude	0.33837	0.02521	290.90000	13.422	< 2e-16	***
age2	-0.08297	0.14638	820.80000	-0.567	0.571011	
sex1	-0.07969	0.06472	4.40000	-1.231	0.279748	
sex2	-0.19146	0.19533	118.40000	-0.980	0.328980	

R2m	R2c
0.117	0.268

S4. Statistical modelling of soaring-gliding decision-making at inbound-outbound foraging flights based on the high-resolution dataset collected in Israel and France. Results were obtained using GLMMs for the response variables with an individual identity (tag), site (France, Israel) and time in day (3 intervals) as random factors. The highest ranked candidate models based on AICc are presented with the predictors, degrees of freedom, log-likelihood, AICc, delta AICc and weight in an averaged model. In addition, the results of the best fitted model are presented. Significance codes are: *0.01-0.05, **0.001-0.01, ***<0.001. Marginal R² (R2m) describes the proportion of variance explained by the fixed factor(s) alone. The second is the conditional R² (R2c), which describes the proportion of variance explained by both the fixed and random factors. Non categorical predictors were centered prior to modelling.

Soaring-gliding efficiency

Candidate models

movement phase	breeding status	age	altitude	tail wind	side wind	wind var	df	logLik	AICc	delta	weight
+			+				8	-907.91	1831.95	0	0.48
+			+			+	9	-907.87	1833.9	1.95	0.18
+	+		+				9	-907.9	1833.96	2.01	0.18
+			+	+	+		10	-907.74	1835.69	3.74	0.07
+			+	+	+	+	11	-907.69	1837.62	5.68	0.03
+			+	+	+	+	11	-907.69	1837.62	5.68	0.03
+	+	+	+	+	+	+	13	-906.06	1838.45	6.5	0.02
+	+		+	+	+	+	12	-907.67	1839.63	7.68	0.02

Best fitted model

Linear mixed model fit by maximum likelihood

Formula: **Soaring-gliding efficiency ~ 0 + (1 | region/individual) + (1 | time) + flight_altitude + movement_phase + breed + var_climb + age + sex**

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
tag:site	(Intercept)	5.143e-03	7.172e-02
time_c	(Intercept)	1.676e-03	4.094e-02
site	(Intercept)	2.754e-43	5.248e-22
Residual		3.023e-01	5.498e-01

Number of obs: 1535, groups: tag:site, 25; time_c, 3; site, 2

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(> t)
altitude	0.11170	0.01525	1322.70000	7.326	4.1e-13 ***
outbound	1.25864	0.08295	281.80000	15.173	< 2e-16 ***
inbound	1.45210	0.11819	665.10000	12.286	< 2e-16 ***
breed	-9.843e-03	4.338e-02	4.900e+01	-0.227	0.821
var_wind	0.02493	0.01528	1295.60000	1.632	0.1030
age.L	-4.597e-02	2.494e-02	5.880e+01	-1.843	0.0703 .
sex_m	-7.074e-03	4.169e-02	1.380e+01	-0.170	0.8677
sex_f	5.604e-02	9.781e-02	1.041e+02	0.573	0.5679

R2m 0.073
R2c 0.108

Flapping activity

Candidate models

altitude	age	mov_phase	occurrence	breed	df	logLik	AICc	delta	weight
+	+	+	+		9	-115	247	0	1
		+		+	4	-139	286	39	0
+		+			5	-139	287	40	0
+					5	-139	287	40	0

Best fitted model

Generalized linear mixed model fit by maximum likelihood (Laplace Approximation)

Family: binomial (logit)

Formula: flap ~ 0 + (1 | tag) + (1 | time_c) + altitude + motivation + time_prop_s +

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
tag	(Intercept)	3.493e-01	5.910e-01
time_c	(Intercept)	3.947e-09	6.283e-05

Number of obs: 930, groups: tag, 18; time_c, 3

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
altitude	0.04904	0.20126	0.244	0.807507
outbound	-4.68293	1.01460	-4.616	3.92e-06 ***
inbound	-4.17887	1.19796	-3.488	0.000486 ***
occurrence*	-1.70788	0.32486	-5.257	1.46e-07 ***
age	-0.04831	0.30957	-0.156	0.875988

* occurrence represent when flapping occurred along the canonical activity mode

R2m	R2c
0.445	0.498

RAFI

Candidate models

Move- ment phase	Breed- ing status	sex	age	altitude	tail wind	side wind	wind var	df	logLik	AICc	delta	weight
+	+		+	+	+	+	+	14	-867.30	1750.8	0	0.81
+	+	+	+	+	+	+	+	16	-860.75	1753.8	3	0.18

Best fitted model

Linear mixed model fit by maximum likelihood

Formula: rafi ~ 0 + (1 | region/individual) + (1 | time) + flight_altitude + movement_phase + breed + side_wind + tail_wind + var_wind + age + sex

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
tag:site	(Intercept)	0.019850	0.14089
site	(Intercept)	0.000000	0.00000
time_c	(Intercept)	0.006256	0.07909
Residual		0.137908	0.37136

Number of obs: 772, groups: tag:site, 26; site, 2; time_c, 2

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(> t)	
altitude	-0.05389	0.01889	756.40000	-2.852	0.004460	**
outbound	0.72837	0.11450	25.20000	6.362	1.12e-06	***
inbound	0.61894	0.16991	110.90000	3.643	0.000412	***
breed	-0.01305	0.06932	78.20000	-0.188	0.851127	
side_wind	-0.07467	0.01409	760.60000	-5.300	1.52e-07	***
tail_wind	-0.37420	0.01427	755.50000	-26.216	< 2e-16	***
var_wind	0.03575	0.01269	767.40000	2.817	0.004974	**
age.L	7.397e-02	1.865e-02	7.543e+02	3.966	8.01e-05	***
sex_m	-6.835e-02	6.355e-02	1.790e+01	-1.076	0.296414	
sex_f	-2.359e-02	1.027e-01	2.350e+01	-0.230	0.820318	

R2m R2c
0.466 0.573

Résumé: Dans le contexte actuel des changements globaux, les êtres vivants sont soumis à de nouvelles pressions sélectives dans des environnements modifiés par les activités anthropiques, et nous assistons à l'émergence de pièges évolutifs. Se déplacer peut être appréhendé comme une conséquence de ces changements, mais aussi comme une façon de s'adapter, à diverses échelles spatio-temporelles, en changeant de site d'alimentation, de domaine vital ou d'aire de répartition. Dans mon travail de doctorat, je me suis intéressée aux comportements de prospection alimentaire du vautour fauve (*Gyps fulvus*), appartenant à la guilda fonctionnelle des nécrophages stricts, qui est la plus menacée parmi les oiseaux à l'échelle mondiale. Des plans de conservation ont été mis en place pour enrayer leur déclin, dont certaines mesures de gestion comme le soutien alimentaire (SA) peuvent constituer de véritables pièges évolutifs (des sites attractifs sous-optimaux) pour les vautours. A partir de l'analyse des déplacements journaliers à fine échelle d'individus équipés de balises GPS, et par l'étude des domaines vitaux, j'ai mis en évidence des différences intra- et inter-populationnelles en termes de stratégies d'occupation de l'espace et de recherche alimentaire chez les vautours fauves présents dans deux régions françaises où le SA est élevé (Causses) ou faible (Pyrénées). Grâce à de nouvelles méthodes pour quantifier les routines comportementales, j'ai montré que les visites des vautours aux sites de SA sont peu stéréotypées dans les Causses, tant au niveau spatial que temporel. Malgré une utilisation de l'espace à large échelle très différente entre les Causses et les Pyrénées, ainsi qu'un budget temps différent (plus longue durée de vol dans les Causses), le budget énergétique diffère peu entre les deux populations. Au-delà du niveau de prévisibilité des ressources – inhérent au SA - j'ai identifié d'autres facteurs influençant vraisemblablement les prises de décision comportementales des individus : l'état motivationnel de l'individu lié à son statut de reproduction, et les conditions aérologiques locales. Inscrit à l'interface entre écologie comportementale et biologie de la conservation, mon travail de doctorat participe à une meilleure compréhension des patrons d'utilisation de l'espace et des processus en jeu à différentes échelles spatio-temporelles chez une espèce nécrophage stricte. Les acteurs de la conservation pourront s'appuyer sur mes résultats et propositions de gestion pour maintenir les comportements naturels des vautours, et à termes, la viabilité des populations.

Abstract: In the current context of global change, organisms are exposed to new selective pressures in their environments modified by human activities, and we observe the emergence of evolutionary traps. Moving can be interpreted as a consequence of these global changes, but also as a way to adapt, at different spatio-temporal scales, by modifying their feeding sites, home range or distribution area. During my PhD, I was interested in studying the foraging of Griffon vultures (*Gyps fulvus*) belonging to the functional guild of obligate scavengers, which are the most threatened birds worldwide. Conservation plans have been carried out to limit their decline, proposing management practices such as supplementary feeding (SF) that may constitute an ecological trap (attractive but suboptimal sites) for vultures. Analysing of fine-scale daily movements and home ranges of individuals equipped with GPS devices, I found significant differences of foraging strategies and space use patterns in vultures from two French regions with low vs high SF (Pyrenees vs Causses). Using recent methods to quantify behavioral routines, I demonstrated that vultures visited SF stations in the Causses with low level of routine, both spatially and temporally. In spite of the distinct large-scale movement patterns between the individuals in the Causses and the Pyrenees, as well as different time-budgets (birds spending more time in flight in the Causses), energy expenditure estimated at the population level are quite similar. Beyond the level of resource predictability - inherent to SF - I highlighted other factors likely to influence individuals' behavioral decision-making: the individual's motivational state related to its breeding status, and local aerological conditions. At the interface between behavioral ecology and conservation biology, my work should contribute to a better understanding of the space use patterns in an obligate scavenger and the processes involved at different spatio-temporal scales. Conservationist will be able to use my results and management recommendations to maintain the natural behavior of vultures and, finally, populations' viability.