



HAL
open science

Impact des changements globaux sur la dynamique de population des galliformes de montagne

Coline Canonne

► **To cite this version:**

Coline Canonne. Impact des changements globaux sur la dynamique de population des galliformes de montagne. Milieux et Changements globaux. Université Paris sciences et lettres, 2020. Français. NNT : 2020UPSLP035 . tel-03177344

HAL Id: tel-03177344

<https://theses.hal.science/tel-03177344>

Submitted on 23 Mar 2021

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 DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITÉ PSL

Préparée à l'École Pratique des Hautes Études

**Impact des changements globaux sur la dynamique de
population des galliformes de montagne**

Soutenue par

Coline CANONNE

Le 28 septembre 2020

École doctorale n° 472

**École doctorale de l'École
Pratique des Hautes Études**

Spécialité

**Biologie des populations,
génétique et éco-éthologie**

Composition du jury :

Anne, LOISON D.R., LECA UMR 5553	<i>Présidente</i>
Matthieu, GUILLEMAIN I.R., OFB	<i>Rapporteur</i>
Björn, REINEKING D.R., INRAE	<i>Rapporteur</i>
Olivier, GIMENEZ D.R., CEFE UMR 5175	<i>Examineur</i>
Marc, MONTADERT I.R., OFB	<i>Co-encadrant</i>
Aurélien, BESNARD MCF, EPHE UMR 5175	<i>Directeur de thèse</i>



Sommaire

Introduction Générale.....	1
Les montagnes : des réservoirs de biodiversité de plus en plus menacés.....	1
Qualifier et quantifier les mécanismes par lesquels les changements globaux agissent sur la dynamique des populations	8
Les galliformes de montagne : un bon modèle d'étude pour aborder ces questions	10
Matériels et méthodes	11
Eléments de biologie des galliformes de montagne permettant de comprendre leur dynamique de populations	11
Statut de conservation des galliformes de montagne.....	17
Suivi des populations françaises par l'OGM (Observatoire des Galliformes de Montagne)18	
Problématique et objectifs de la thèse	23
Chapitre 1 : Stratégies démographiques, sensibilité aux pressions et viabilité des populations.....	26
Introduction	26
1-1 Comprendre comment les compromis entre traits d'histoire de vie façonnent les stratégies démographiques des espèces au sein du groupe des galliformes	27
1-2 Gradient de stratégies démographiques à travers la distribution d'une espèce.....	32
Life on the edge: common slow pace of life but contrasted trajectories of alpine rock ptarmigan populations at their southern margin	44
Supplementary materials: Life on the edge: common slow pace of life but contrasted trajectories of alpine rock ptarmigan populations at their southern margin	45
Discussion.....	58
Chapitre 2 : Quels sont les facteurs impactant le plus la dynamique des populations et à quelle échelle interviennent-ils ?	62
Introduction	62
2-1 Modélisation des tendances par sites des effectifs de mâles chanteurs de lagopède alpin dans les Alpes	63
2-2 Facteurs biotiques et abiotiques suspectés d'influencer la dynamique de population des galliformes de montagne	66
Drivers of black grouse trends in the French Alps: the prevailing contribution of climate .	73
Supplementary material	104
Discussion.....	115

Chapitre 3 : Quelle est notre capacité à détecter un déclin dans le cas d'espèces difficiles à compter et caractérisées par de fortes variations des effectifs d'une année à l'autre en réponse à des facteurs locaux.	118
Introduction	118
Statistical power for detecting declines in species with strong annual variability of abundances and detection	120
Supplementary materials	143
Discussion.....	171
Discussion générale	174
Rappel des résultats principaux de la thèse	174
Comprendre les mécanismes par lesquels les changements globaux influencent la biodiversité en montagne : une tâche complexe qui nécessite de croiser les approches	178
Bibliographie.....	196
Annexe 1 : Canonne, C., Perrot, C., Séranne, L., Montadert, M., Besnard, A., 2020. Démographie et compromis entre traits d'histoire de vie chez les galliformes. État de la connaissance. Faune Sauvage. 325: 36-41	213
Annexe 2-1 : Tendances par sites Lagopède alpin	218
Annexe 2-2 : An integrated state-space model to assess Italian alpine galliforms status from count and bag data.....	219
Annexe 3 : Etude diachronique de l'habitat du tétras-lyre à partir de photos aériennes.	258



Remerciements

En premier lieu je tiens à remercier tout particulièrement Aurélien, qui a toujours su être là, tout en me laissant suffisamment de liberté pour choisir mes directions de travail. Sans ta patiente et ta clairvoyance, cette thèse n'existerait probablement pas.

Je tiens ensuite à remercier toute l'équipe galliformes de montagne, pour avoir su partager leur passion avec bienveillance. Merci Marc pour toutes les choses que tu m'as apprises avec patience. Je me souviens encore de ton expression attendrie quand tu m'as expliqué ce que sont un lek et des comptages au chien d'arrêt. Merci aussi à Jenni de m'avoir sauvée avec du café bien chaud au retour d'un comptage bien humide et venteux dont je me souviendrais longtemps. Merci à la team Dévoluy pour les supers moments passés avec vous là-haut, sur les traces des bartavelles couleur cailloux. Des remerciements particuliers à Ariane, pour avoir su me transmettre ton enthousiasme et avoir toujours été là pour répondre à mes questions. Merci à l'équipe pyrénéenne pour leurs conseils et retours sur mes travaux. Un merci particulier à Claude, ta gentillesse et ta force tranquille ont apporté tellement de chose à cette thèse. Un merci particulier aussi à Manu, pour ton énergie et ton positivisme. C'est toujours un plaisir de lire des morceaux de ton livre qui nous immerge dans tes forêts. Je garderais en souvenir quand, en retour de comptage, avec tes amis nous avons dû braquer ma voiture avec un fil de fer pour récupérer les clefs que j'avais laissées à l'intérieur.

Merci à mon jury : Matthieu Guillemain, Björn Reineking, Anne Loison et Olivier Gimenez pour le temps consacré à évaluer mon travail, et pour vos travaux de recherche qui ont participé à mes réflexions pendant cette thèse. Un grand merci également aux membres de mon comité de thèse : Gilles Yoccoz et Clément Calenge, qui ont été de vraiment bons conseils. Un merci particulier à Clément, d'avoir répondu à mes nombreux mails lorsque j'étais perdue dans mes modèles ou statistiques. L'OFB et l'OGM ont vraiment beaucoup de chance de t'avoir parmi eux ! Merci d'ailleurs à Michael Schaub pour les même raisons, d'avoir répondu à mes mails pleins de questions modélo trop pointues pour moi.

Merci à mes superviseurs successifs au sein de l'ONCFS pour votre réactivité et votre écoute : Daniel Maillard, Michel Salas et Stéphane Marchandeu. Merci aussi à Katia Martinez pour sa patience face à mon incompréhension de l'administratif. Merci aussi aux autres collègues ONCFS/OFB : Mattieu Garel pour m'avoir aidée avec la gestion des données Modis, Alain Caizergues pour la transmission de tes données (non présentes dans ce manuscrit mais prête à être intégrées à un IPM dans un futur proche !), Guillaume Souchet et Claire Pernollet pour

les bons moments passés avec vous à discuter de poules ou tout autres choses. Et bien sûr un merci chaleureux à Charlotte Pérot, avec qui c'est toujours un grand plaisir de travailler, depuis toutes ces années, dès mes débuts avec les flamants. Un grand merci général à tous les membres de l'Observatoire des Galliformes de Montagne, pour ce temps et cette énergie mis en commun pour essayer de mieux comprendre ces petites bêtes. Longue vie aux galliformes. Merci aux membres du CS pour leurs conseils sur mes travaux lors des présentations. Merci également à la petite assemblée FDD avec laquelle j'ai pu échanger sur mes travaux en cours et leurs bons conseils. Merci aux techniciens des PN que j'ai pu croiser, à leur enthousiasme pour le sujet et leurs détails sur comment se passent les suivis dans leurs parcs. Un merci particulier à Ludovic avec qui c'est toujours un plaisir d'échanger et qui fait vraiment du bon travail.

Merci à mes deux stagiaires, Léo Séranne et Océane Lair, pour leur excellent travail et leur dévouement à la cause ! Je remercie au passage les co-encadants d'Océane du côté de la maison de la télédétection : Samuel Alleaume et Sandra Luque, qui ont permis d'apporter tout un plan vraiment intéressant à ce travail à travers la description dans le temps des habitats. Merci Alessio, mon stagiaire/thésard, ça a vraiment été un plaisir de pouvoir travailler avec toi, je te souhaite de t'en sortir avec tes libellules, et sinon tu pourras toujours revenir vers tes racines poules !

Des remerciements aussi à mes anciens encadrants de stages, qui en plus de m'avoir bien formée m'ont vraiment inspirée et donné l'envie d'en être là aujourd'hui : Serge Aubert, Jaerg Wunder, Arnaud Grégoire, Marcel Lambrechts, Arnaud Bécher, Roger Pradel, Jocelyn Champagnon et Jean-Baptiste Mouronval. Une pensée à toute la team TDV, avec qui j'ai vraiment passé de bons moments, en particulier lors des opérations de baguages. Du côté de l'équipe mésanges, merci aussi à Amélie Fargevieille pour ses bons conseils sur les analyses comparatives pour mes poules.

Du côté du CEFÉ, merci à Marie-Claude Quido pour son aide précieuse sur l'utilisation des clusters de calcul et Cyril Bernard pour sa super formation SIG. Merci à Remi Choquet et Jean-Yves Barnagaud de m'avoir apporté leurs expertises sur divers sujets de statistiques. Des remerciements pour notre nouvelle équipe HAIR, dont la dynamique promet de belles choses à venir ! Merci en particulier à Lorelei pour ton aide avec la formation bayésien. Une petite pensée pour Julie dans sa nouvelle contrée allemande, j'espère que la saison des gripes est terminée et que tu y trouves ton bonheur. Merci à toute l'équipe BEV: ses permanents et ses

moins permanents. Merci Philippe pour ta gentillesse. Merci à Thibault et Guillaume pour votre bonne humeur permanente et vos sourires encourageants. Merci aux anciens, maintenant parti voler de leurs propres ailes ou reviennent de temps en temps : Pierrick, Julie et Wiwi, Alicia, Marco, Seb, Thani, Julie, Marion, Bobby etc... Que de monde en quatre ans de thèse ! Merci aux membres éminents du bureau 114 pour tous ces bons moments passés à ne pas travailler et boire beaucoup trop de café. Comme L'espoir J'étais Temporaire. Ode à notre hymne axolotl, qui restera une louange éternelle à notre Khaleesi Émilie, voleuse de titre de chef de bureau ! Merci dr Chiffard Carricaburu pour ton éminente sagesse. Tu es la seule personne à avoir répondu à ma demande de rançon par un couteau planté sur mon bureau, pour cela nous te devons le respect éternel. Merci Guillaume pour ta bonne humeur, et les nombreux pains au chocolat. Merci Marie pour ton énergie à toute épreuve ! Merci Santa pour toute cette riche et délicieuse culture que tu as partagée avec nous. Merci Tim d'être fidèle à toi-même (et ton style vestimentaire), ça a vraiment été un plaisir de partager cette fin de thèse avec toi, félicitations we did it !

Merci aux copains de Montpellier. Julie pour avoir pris soin de Talvi et mes petites plantes ☺. Je garderais de très très bons souvenirs des tournois de go au Salagou à siroter de la bière en jouant aux cartes. Merci aussi à Phoenix d'être toujours en phase bien que si loin. Merci aux copains de la team Grésivaudan, spécialement Yoy et Juju, pour votre soutien indémentable bien que vous ne compreniez pas bien ce que je fabrique. Une petite dédicace au premier bébé team Grésivaudan conçu pendant la rédaction de ce manuscrit: le confinement aura aussi apporté de belles choses. Des remerciements infinis pour Leyli, Tyf touf et mes deux Pollocs ! Tyf touf, Popo Tim et moi on a pris un peu d'avance mais tu vas bientôt nous rejoindre du côté de la liberté ! De grosses pensées pour toi pendant cette dernière ligne droite. Leyli, ton courage, ta détermination et ta sensibilité ont été des piliers dans cette tranche de vie. Merci Pauline numéro deux pour tous ces bons cookies végan de motivation et ta naïveté envers mes blagues pas drôles. Et Popo, bien que je resterai pour toujours maîtresse de la galaxie, merci tout simplement pour tout ce que tu as fait pour moi pendant ces quatre ans et toutes ces sessions créations !

Merci à ma famille, à deux et à quatre papattes, d'être toujours là, et merci beaucoup à ma maman d'avoir relu consciencieusement tout ce manuscrit. Arthur, les poules attendent patiemment que tu développes ton drone infrarouge thermique télécommandé. Pour terminer, merci à Talvi, Didite et mon petit cœur Guillaume, pour toute la tendresse apportée pendant l'élaboration de cette thèse.

Introduction Générale

Les montagnes : des réservoirs de biodiversité de plus en plus menacés

Des caractéristiques physiques à l'origine de nombreux microclimats

Les montagnes abritent une grande variété d'écosystèmes et une importante biodiversité (Körner 2004). Si l'on se base sur la définition donnée par le Global Mountain Biodiversity Assessment, qui croise les notions de topographie et rugosité, les montagnes représentent environ 27% de la surface du globe (Körner and Paulsen 2004). Elles peuvent faire partie d'une chaîne de montagnes ou bien former un relief isolé. Les origines de leur façonnement sont multiples et vont déterminer le type de roche mère qui les compose. Bien que leurs surfaces, hauteurs et formes diffèrent considérablement d'une région à l'autre, elles partagent comme attribut la complexité de leur topographie. Cette dernière est à l'origine de gradients environnementaux particulièrement marqués. Ces changements de température et des précipitations sur de faibles distances génèrent l'existence d'une forte hétérogénéité des microclimats (Beniston 2006, Visinoni et al. 2014, Hoorn et al. 2018).

Les facteurs géographiques qui influencent le plus le climat en montagne sont l'altitude, la latitude, la continentalité et la topographie (Barry 1992). La température de l'atmosphère le long des pentes évolue rapidement, et se refroidit en moyenne de 5,5 degrés pour 1000 mètres de dénivelé positif (Barry 2008). Si ce refroidissement est particulièrement net pendant la nuit, en journée, la relation entre température et altitude est moins forte et non linéaire du fait des différences d'ensoleillement locales (Körner 2004). Quant à l'amplitude saisonnière des variations de température, elle augmente avec la latitude, comme c'est également le cas en plaine. L'inertie thermique engendrée par la proximité avec une large surface en eau (mer, océan) diminue l'amplitude thermique diurne et nocturne et augmente les précipitations. Enfin, les conditions topographiques (pente, dimension des surfaces homogènes, exposition) jouent également un rôle important dans le déterminisme des climats locaux, en raison des différences de quantité d'énergie solaire et de précipitations reçues (Beniston 2006).

Comprendre comment les conditions pédoclimatiques en montagne façonnent la répartition des êtres vivants est un enjeu majeur pour appréhender l'impact sur ces écosystèmes des changements globaux en cours (Mitchell 2007).

Le gradient altitudinal est à l'origine d'un étagement de la végétation comparable à la zonation des milieux par la latitude en plaine

Ces variations importantes de conditions abiotiques sur de courtes distances s'accompagnent naturellement de changements importants de végétation (Rougerie 1955). Au fur et à mesure que l'altitude augmente, en raison des fortes différences des conditions climatiques (principalement la température, précipitation, énergie solaire, vents etc...), les forêts de feuillus laissent place à celles de conifères, puis ces derniers sont remplacés par les prairies d'alpage, qui finissent par laisser la place aux rochers nus, éventuellement recouverts de neige (Figure 1). Les seuils altitudinaux de cet étagement vont varier d'un massif à l'autre, en particulier en fonction de la latitude (Walther et al. 2005).

A l'étage montagnard, on rencontre souvent le hêtre (*Fagus sylvatica*) et le sapin (*Abies sp*), un feuillu et un résineux qui aiment tous les deux l'ombre et l'humidité mais craignent le grand froid. Le hêtre disparaît au niveau de l'étage subalpin, laissant place aux résineux, plus résistants au froid que les feuillus, dont les aiguilles leur permettent de conserver l'humidité en limitant l'évapotranspiration. A cet étage, on trouve notamment des mélèzes (*Larix decidua*), des pins à crochets (*Pinus uncinata*), des épicéas (*Picea abies*) et des pins cembro (*Pinus cembra*). La limite entre les étages subalpins et alpins est appelée zone de combat. Si la latitude, l'exposition et la continentalité sont les facteurs environnementaux identifiés comme majeurs pour déterminer son altitude, cette limite peut être légèrement décalée de son climax en raison des activités humaines, en particulier le pâturage (Fischer et al. 2008a).

L'étage alpin est essentiellement le domaine des étendues herbeuses et des landes où abondent les buissons de rhododendrons (*Rhododendron ferrugineum*). Les conditions climatiques très difficiles (le vent, le froid et le poids de la neige) ne permettent pas aux arbres de se développer normalement, seuls quelques arbres comme les pins cembro ou les pins à crochets arrivent à survivre tant bien que mal en rampant au ras du sol à ces altitudes. Cet étage est caractérisé par de forts contrastes des conditions climatiques et la végétation apparaît en mosaïque. En effet, à l'échelle du mètre, en fonction d'une petite inégalité de relief qui engendre de fortes différences des conditions climatiques, la composition floristique peut

changer brutalement. Par ailleurs, localement, ce sont les végétaux eux-mêmes qui peuvent créer des micro-habitats favorables à l'établissement et le maintien d'autres plantes, moins tolérantes aux stress (mobilité du substrat, amplitudes thermiques, forts éclaircissements) (Aubert et al. 2013).

Enfin, quel que soit l'étage, l'orientation de la pente par rapport au soleil aura des conséquences sur la densité des peuplements. En effet, l'ubac, moins exposé au soleil, donc plus humide, est en général plus boisé que l'adret exposé au sud et abrité du vent (Hoorn et al. 2018).

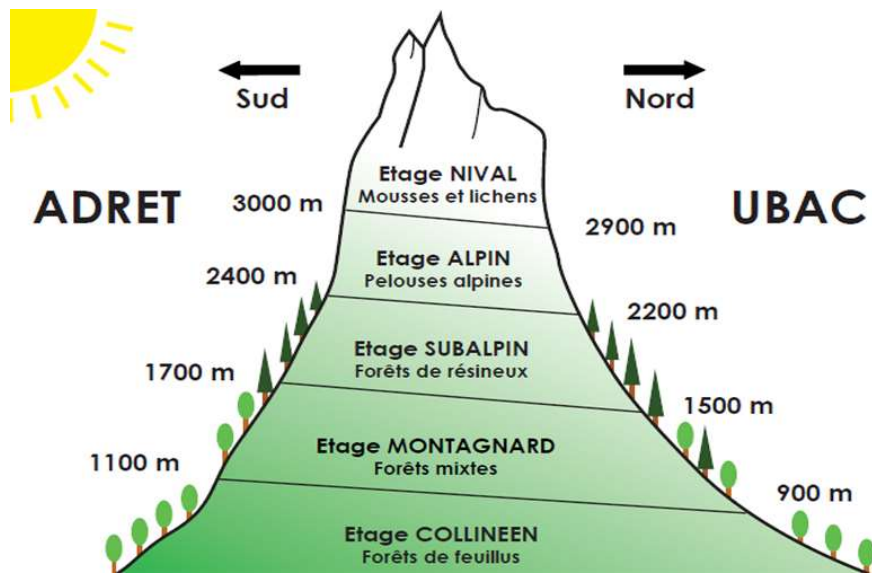


Figure 1: L'étagement de la végétation en montagne. Issue du site www.jardinalpindulautaret.fr.

Un parallèle est souvent établi entre l'étagement altitudinal de la végétation et la zonation observée en fonction de la latitude. Cette zonation voit se succéder les forêts méditerranéennes, les forêts de feuillus, les forêts mixtes, les forêts résineuses, les landes, la toundra puis les rochers et la glace (Olson and Dinerstein 2002). De nombreuses études soulignent les points communs climatiques et biologiques entre l'étage alpin et les zones de toundras arctiques. En effet, de nombreuses plantes, mais également animaux, ont une aire de distribution arctico-alpines disjointe : elles se retrouvent à la fois dans l'alpin des montagnes d'Europe tempérée et dans les toundras arctiques (Martin 2001a, Aubert et al. 2013). C'est le cas notamment des galliformes présents dans les montagnes françaises (Sandercock et al.

2005). Les gradients altitudinaux des écosystèmes montagnards fournissent alors des laboratoires naturels pour étudier l'impact des changements globaux sur la biodiversité le long de gradients environnementaux à travers les différents milieux (Tito et al. 2020).

Le rôle majeur des montagnes dans l'expansion, la différenciation et la diversification des êtres vivants

Au gré des variations paléoclimatiques et de leurs effets sur les éléments de la biosphère, les montagnes ont joué le rôle de barrières, de ponts et le plus souvent de refuges pour les espèces (Körner 2004). Lors des périodes chaudes comme c'est le cas actuellement, la répartition des végétaux décrite ci-dessus et des peuplements animaux sont l'aboutissement de redistributions d'espèces en réponse à ces obstacles ou ces avantages. Dans les zones tempérées, lors de ces périodes chaudes, les espèces de montagne peuvent se diversifier et diverger des populations d'origine en se retrouvant isolées géographiquement ou écologiquement des populations d'origine par exemple sous l'effet des contraintes environnementales particulières qui règnent en montagne ou d'un isolement lié à la topographie (Bech et al. 2009, Hoorn et al. 2018). Ces mécanismes expliquent le taux d'endémisme plus important observé dans les massifs montagneux qu'en plaine (Steinbauer et al. 2016).

Néanmoins, bien que la diversité locale des oiseaux est plus forte en montagne, la richesse spécifique n'est pas proportionnelle à ce patron de diversification en raison d'un taux d'extinction local aussi plus important (Quintero and Jetz 2018). En effet, en comparaison des écosystèmes de plaine, les distributions des espèces en montagne présentent des surfaces plus réduites et donc des tailles de populations plus réduites du fait de l'étagement des communautés et sont de fait davantage soumises aux risques d'extinction (Körner 2004). Néanmoins, bien qu'il soit plus facile pour une espèce, en réponse aux changements climatiques, de se déplacer de quelques centaines de mètres pour atteindre sa niche écologique sur le gradient bioclimatique altitudinal, les individus rejoignent petit à petit des milieux de plus en plus fragmentés dans lesquelles la connectivité entre populations est moindre et le risque d'extinction est alors plus élevé (Dirnböck et al. 2011).

Il apparaît alors crucial d'évaluer les capacités d'adaptation et d'identifier les risques d'extinction locale des espèces de haute altitude dans les décennies à venir, en réponse aux changements globaux et notamment climatiques qui favorisent la colonisation de nouveaux

espaces dans les basses altitudes par des espèces de plaines et font remonter en altitude les milieux favorables aux espèces alpines (Walther et al. 2005, Quintero and Jetz 2018).

Une biodiversité de plus en plus menacée

Bien que seulement un quart de la population mondiale vive en montagne ou sur leurs contreforts (Meybeck et al. 2001), les ressources et services écosystémiques qu'elles prodiguent sont utilisées par plus de la moitié de l'humanité (Kollmair et al. 2005, Beniston 2006). La biodiversité liée aux écosystèmes montagnards présente aujourd'hui un état de conservation assez favorable comparé aux écosystèmes de plaines, qui peut s'expliquer principalement par le fait que les contraintes de milieu (fortes pentes et accessibilité, longueur des hivers et fort enneigement) ont limité la destruction ou la dégradation des habitats par l'homme et des espèces végétales et animales qui y sont liées (Kollmair et al. 2005). Cependant, cet état relativement satisfaisant ne doit pas masquer la rapidité des changements en cours, tant ceux des usages de la montagne que ceux liés aux changements climatiques, qui modifient drastiquement les paysages et le fonctionnement des écosystèmes (Chapin III et al. 2000).

Jusqu'à la dernière guerre mondiale, l'évolution de la biodiversité et des paysages de montagne a été intimement liée à la présence de l'homme à travers l'utilisation des terres et des ressources, cette présence étant restée relativement stable. L'organisation des paysages de montagne reflétait de longues traditions agricoles vieilles de plus de dix mille ans, notamment le pâturage, à l'origine notamment de milieux semi-ouverts comme les landes, les prairies ou les pelouses situées à la limite supérieure de la forêt (Laiolo et al. 2004, Decout 2007). Cependant, ces dernières décennies, cet équilibre entre occupation de l'homme et la nature qu'il a façonné a commencé à être profondément chamboulé par une multitude de facteurs sociétaux. L'intensité et la durée de ces changements ont varié en fonction des massifs (Walther et al. 2005, Chemini and Rizzoli 2014).

En premier lieu, l'accélération de la construction de voiries forestières dès l'après-guerre a engendré deux types de modifications délétères pour la biodiversité. Les travaux ont facilité l'accès à des zones autrefois préservées et ont engendré un rajeunissement marqué des forêts. Ensuite, plus récemment depuis les années 70-80, le pastoralisme en montagne a fait l'objet de mutations sur de larges échelles. On a observé un fort abandon dans certaines zones, généralement les plus difficiles d'accès (Tasser and Tappeiner 2002), et au contraire une

intensification là où l'accès est le plus facile et le rendement meilleur (Strebel and Bühler 2015). Dans les zones de plus haute altitude, où le pastoralisme a fortement diminué, une remontée rapide de la lisière supérieure de la forêt suite à la recolonisation par les ligneux a été observée (Figure 2), avec le remplacement d'une flore typiquement alpine par des espèces plus liées aux étages inférieurs (Chemini and Rizzoli 2014).

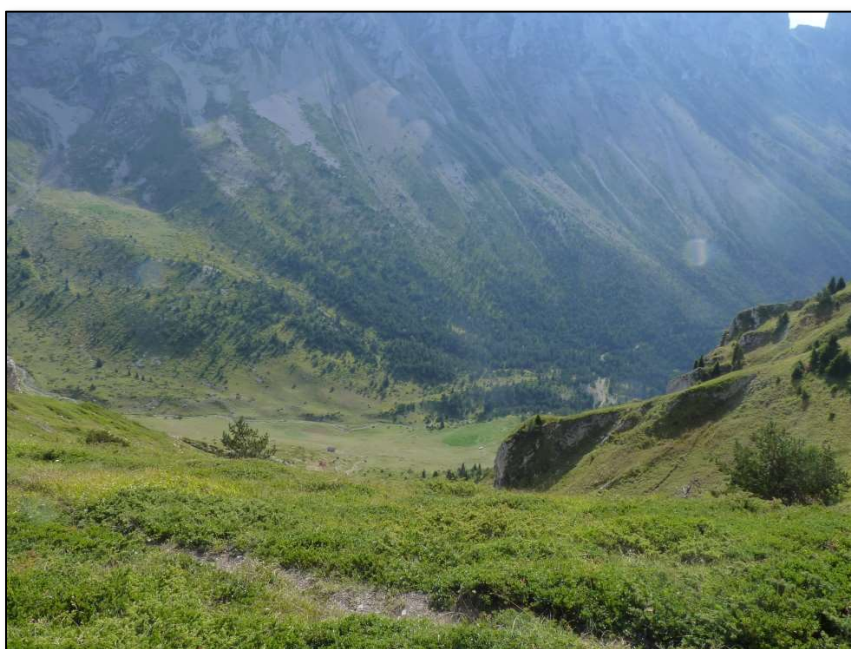


Figure 2: Recolonisation par les ligneux dans le Devoluy, Préalpes du nord.

L'explosion des activités de pleine nature ces dernières décennies en tous lieux et en tout temps dans certaines montagnes, notamment en Europe, génèrent également de nouveaux impacts directs ou indirects considérables sur la biodiversité (Arlettaz et al. 2007, Jenni-Eiermann and Arlettaz 2008, Rixen et rolando 2013). On peut citer comme conséquence de ces activités, de façon non exhaustives : l'urbanisation, l'accès motorisés à de nombreuses zones, le changement dans le régime des eaux pour l'acheminer ailleurs et pouvoir l'utiliser pour diverses activités, la modification des tapis herbacés du fait des remodelages et des ensemencements des pistes de ski, l'érosion en raison du fort déboisement, la destruction et l'îlotage de certains habitats pour l'installation de stations de ski, la perturbation de la faune par la présence des activités humaines ainsi que la mortalité directe notamment des oiseaux par collision avec des câbles voire l'écrasement par les dameuses.

Par ailleurs, tous ces changements d'usages ont entraîné un profond remodelage des chaînes trophiques (Jetz et al. 2007). Outre les changements de régimes de pâturage, ont également eu lieu de fortes mutations des niveaux d'herbivorie sauvage. Ces changements ont eu de lourdes conséquences sur la biodiversité locale. L'augmentation de la pression sur les plantes vasculaires qui par endroit peut localement être considérable, entraîne des réactions en cascade le long de toute chaîne trophique (Motta 1996). En parallèle, on assiste dans certaines zones à une augmentation drastique des effectifs de prédateurs généralistes dont la pression sur les populations de proies a un impact fort sur leur dynamique de population (Elmhagen et al. 2010).

Comme décrit plus haut les fluctuations successives du climat durant le quaternaire ont laissé de nombreuses traces au sein de l'environnement (Bech et al. 2013), néanmoins le rôle des changements climatiques dans la disparition des espèces au cours du XXème siècle est considéré comme relativement faible (Ceballos et al. 2015). Les études montrent que ces disparitions sont plutôt le résultat de transformations d'habitats complexes (forêts, zones humides) en zones agricoles (Loehle and Li 1996), ou des introductions d'espèces en milieux insulaires (Jones et al. 2016). En revanche, les prédictions climatiques pour le XXIème siècle suggèrent une intensification du réchauffement moyen de l'ordre de 1.5 à 6.5 degrés à l'horizon 2080 (Stocker et al. 1993). Ces changements, qui n'ont pas lieu de façon uniforme ni dans le temps ni dans l'espace (Walther et al. 2005), sont particulièrement marqués au niveau des zones de montagne (Beniston 2003, Scridel et al. 2018). En effet, des études ont montré que l'augmentation des températures dans les zones montagneuses d'Europe depuis 1971 a été trois fois plus forte que l'augmentation moyenne observée à l'échelle du globe (Walther et al. 2005). De nombreuses études ont montré qu'une des réponses attendues face à l'augmentation des températures serait une forte remontée de la limite supérieure de la forêt qui entraînerait un rehaussement altitudinal des biomes en montagne (Körner and Paulsen 2004, Lenoir et al. 2008). Par ailleurs, les scénarios climatiques prédisent des changements dans la distribution et l'intensité des précipitations (Walther et al. 2005), ces dernières déterminant notamment les régimes d'enneigement et l'humidité des sols qui façonnent de nombreux écosystèmes en montagne. De nombreuses études commencent à s'accumuler pour montrer l'impact des changements climatiques à la fois sur la faune et la flore, qui résultent généralement en des changements de distribution (Chen et al. 2011), de tailles de populations (Stephens et al. 2016) ainsi que de phénologie (Both et al. 2006).

Cependant, si le principe général pour une espèce face aux changements globaux est de « s'adapter, se déplacer ou s'éteindre », les différents organismes, en fonction de leurs traits d'histoire de vie, notamment la longueur de leur cycle de vie et leur capacité de dispersion, ne répondent pas nécessairement à la même vitesse face à des changements de leur environnement (Owens and Bennett 2000, Jiguet et al. 2007). Ainsi, il est difficile de prédire quelles seront les conséquences de décalage des réponses entre espèces sur l'ensemble de la chaîne trophique (Visser and Both 2005). Dans le contexte actuel d'augmentation des pressions découlant des activités humaines, il apparaît comme nécessaire de mieux comprendre comment ces changements globaux vont agir sur les espèces (Beniston 2003, Chemini and Rizzoli 2014). Pour cela une bonne connaissance de leur statut et de leur fonctionnement démographique est un préalable nécessaire pour appréhender leurs réponses face à un environnement changeant (Jiguet et al. 2007).

Qualifier et quantifier les mécanismes par lesquels les changements globaux agissent sur la dynamique des populations

En réponse aux pressions anthropiques croissantes sur la biosphère (Ceballos et al. 2015), a émergé la biologie de la conservation, une discipline récente dont l'objectif est de développer des connaissances opérationnelles pour maintenir en bon état la diversité de la nature et permettre une utilisation des ressources naturelles de façon durable (Shaffer, 1981, Soulé, 1987). Afin d'appréhender cet objectif particulièrement complexe dans son ensemble, les systèmes d'étude s'étendent du gène à l'écosystème, avec des allers-retours entre différentes échelles spatiales et temporelles. Cette démarche repose sur de nombreuses disciplines, tant fondamentales (physiologie, génétique, écologie, biogéographie), qu'appliquées (gestion des ressources naturelles, évaluation de risques), en passant par l'économie, le droit et les sciences sociales (Morris et al. 2002).

Une méthode généralement utilisée pour hiérarchiser et prioriser les actions de conservation à entreprendre repose sur l'évaluation du statut de conservation des espèces, à partir de séries de comptages qui permettent de décrire les tendances des populations et leur assigner un statut de conservation (ex : Liste rouge IUCN ; Butchart et al. 2005). Comprendre comment les effectifs des populations varient dans le temps et dans l'espace est en effet un préalable nécessaire à la mise en place d'actions de conservation efficaces (White 2019). Néanmoins, dans sa pratique, cette approche soulève un certain nombre de questions méthodologiques et

logistiques, notamment lorsqu'il s'agit de répartir efficacement l'effort dans le temps et dans l'espace (Yoccoz et al. 2001).

Les études concernant les tendances de populations reposent généralement sur des données collectées sur le terrain par un nombre plus ou moins important d'observateurs, suivant un dispositif spécifique dont la facilité de mise en œuvre peut être variable. Ces comptages présentent deux sources d'incertitudes : celles liées au processus d'échantillonnage en lui-même et celles découlant du processus d'observation, la collecte de données en milieu naturel reposant sur un certain nombre de contraintes et d'imprévisibilité rendant son exécution délicate (De Valpine and Hastings 2002). Pouvoir quantifier dans quelle mesure les tendances des effectifs estimés sont fiables et précises apparaît comme un préalable indispensable à la mise en place d'actions de gestion. La fiabilité des tendances démographique reste à ce jour encore assez peu étudiée (Wauchope et al. 2019), en particulier dans les écosystèmes de montagne (Lehikoinen et al. 2018).

Connaître la tendance générale des effectifs d'une espèce, ou des populations, n'informe cependant pas sur les mécanismes sous-jacents permettant de comprendre le lien entre les variations d'effectifs et les changements dans son environnement (Boyce et al. 2006). Pour cela, il est nécessaire de décrire plus finement la dynamique des populations en décomposant le cycle de vie des espèces (Caswell 2001), dans l'objectif d'estimer les différents paramètres démographiques (Morris et al. 2002). Cette approche permet d'identifier quelle partie du cycle de vie d'une espèce (ex survie adulte, fécondité, succès de la reproduction etc) est à l'origine de ces variations d'effectifs, pour essayer ensuite de faire le lien avec les changements dans son environnement et envisager des actions pertinentes pour améliorer leurs situations (Lebreton 2000, Morris & Doak 2002, Norris 2004, Ladle 2009).

Seule une compréhension fine des mécanismes sous-jacents faisant le lien entre les différents facteurs identifiés et les traits démographiques des espèces (survie, reproduction) peut aboutir à des propositions de gestion pertinentes et efficaces pour conserver la biodiversité en montagne, dans un contexte d'accélération des changements globaux dans les milieux d'altitudes.

Les galliformes de montagne : un bon modèle d'étude pour aborder ces questions

En France, le groupe des galliformes de montagne est composé de six espèces à forte valeur patrimoniale (le grand tétras *Tetrao urogallus*, le tétras lyre *Tetrao tetrix*, le lagopède alpin *Lagopus muta*, la gélinotte des bois *Bonasa bonasia*, la perdrix grise des Pyrénées *perdrix perdrix hispaniensis* et la perdrix bartavelle *Alectoris graeca*. Le terme galliformes de montagne regroupe des espèces de différentes familles (Tétraoninés et Phasianidés) qui partagent des caractéristiques écologiques communes leur permettant de couvrir l'ensemble des écosystèmes montagnards, qu'ils soient forestiers ou non. Les six espèces françaises de galliformes de montagne font partie du petit groupe de 11 espèces répertoriées à la fois dans l'Annexe 1 et l'annexe 2 de la Directive Oiseaux de l'UE 2009/147 / CE, ce qui signifie qu'elles sont considérées à la fois comme chassables et prioritaires en terme de conservation.

Inféodées à des strates d'altitude restreintes, ces espèces sédentaires et spécialistes du froid apparaissent comme de bons modèles d'étude pour étudier l'impact des changements globaux sur les écosystèmes de montagne. En effet, les populations montagnardes françaises représentent le bastion sud de la distribution de ces espèces, qui peut s'étendre jusqu'aux milieux arctiques. Si le déclin de ces espèces semble actuellement se généraliser (Jahren et al. 2016), c'est à cette marge sud qu'il a tout d'abord été décelé à partir des années post-guerre (Storch 2007), période qui correspond à de forts changements des habitats en milieu montagnard suite à des modifications profondes de l'utilisation de la montagne décrite ci-dessus (Chemini and Rizzoli 2014). En effet, des études ont pu montrer l'impact des modifications de régimes de pâturages sur les populations de tétras lyre dans les alpes (Braunisch et al. 2016). Les galliformes de montagne semblent particulièrement sensibles à l'essor des activités de loisir, et notamment à l'installation massive de stations de ski (Bech et al. 2012a, Arlettaz et al. 2013a). Située à la marge de leur niche écologique, on s'attend à des effets particulièrement marqués des changements climatiques sur la dynamique de population de ces espèces (Chamberlain et al. 2016). Des études ont de fait d'ores et déjà pu montrer une remontée de certaines populations dans les alpes vers les hautes altitudes (Pernollet et al. 2015), ainsi qu'une sensibilité marquée de la dynamique à des conditions climatiques plus extrêmes que la moyenne (Novoa et al. 2008, Barnagaud et al. 2010, Viterbi et al. 2015). La diversité des stratégies démographiques de ces espèces à la fois entre espèces mais également

entre populations d'une même espèce (Sandercock 2005) est un atout majeur pour mesurer les réponses relatives aux différentes pressions que subissent les populations et comprendre quels sont les mécanismes sous-jacents impliqués dans ces évolutions de populations.

Malgré un essor des études concernant les galliformes dans leur ensemble ces dernières années (Tian et al. 2018), les traits démographiques des espèces montagnardes restent à ce jour encore mal connus. Notre compréhension de l'influence des changements globaux sur la dynamique de population de ce groupe d'espèce est assez locale et superficielle et ne permet ni de proposer des mesures de gestion efficaces à de larges échelles, ni de fixer des quotas de chasse en assurant la durabilité à long terme de ces populations (Storch 2007). Ce manque de connaissances résulte des difficultés logistiques et topographiques des suivis en Montagne (Chamberlain et al. 2016). En effet, le travail de terrain en haute altitude est fastidieux et met à rude épreuve à la fois les observateurs et le matériel. La détection d'oiseaux en montagne est particulièrement difficile en raison des fortes variations de météo d'un jour à l'autre mais également au sein d'une même journée, par ailleurs, le relief rend impossible l'observation sur de grandes distances. Ainsi, les erreurs liées à la détection ainsi que la forte variabilité de microclimats font qu'il est difficile d'obtenir des estimations d'abondances et de tendances de populations précises et représentatives pour l'ensemble d'un massif ou des reliefs d'un pays.

Sensibles aux différentes pressions que subissent actuellement les écosystèmes de montagne, les galliformes de montagne apparaissent donc comme un modèle d'étude de choix pour prédire les conséquences des changements globaux sur la biodiversité en montagne et comprendre quels sont les mécanismes impliqués et leurs effets respectifs sur les différents paramètres démographiques de ces espèces.

Matériels et méthodes

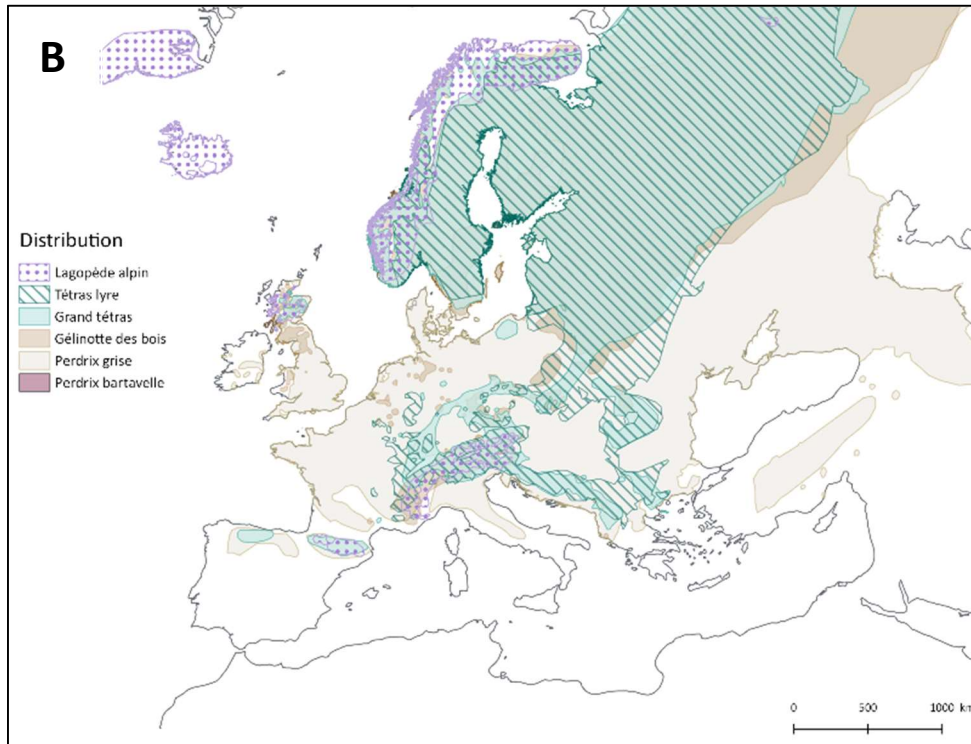
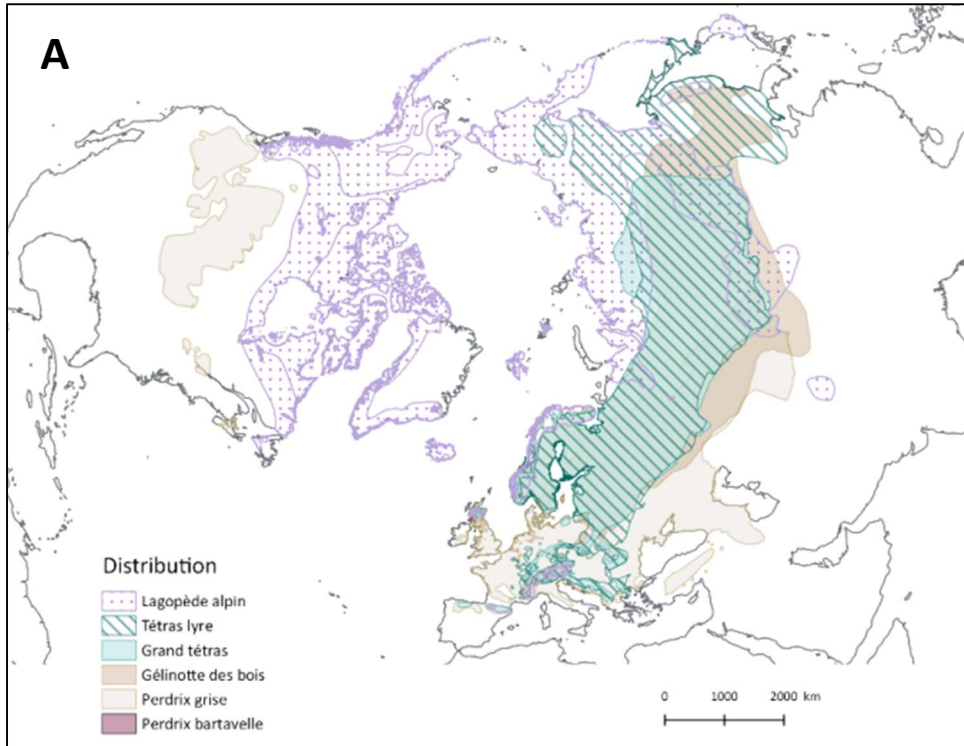
Eléments de biologie des galliformes de montagne permettant de comprendre leur dynamique de populations

L'ordre des galliformes est un clade monophylétique d'oiseaux anciens présent dans presque tous les biomes. Ce groupe est composé d'environ 300 espèces, réparties en cinq familles, de taille moyenne ou grande, et toutes caractérisées par des nids très sommaires et des poussins nidifuges. Les galliformes ont en commun un corps dodu, un bec court et solide et des ailes

arrondies et sont généralement des oiseaux préférant la marche au vol (Del Hoyo et al. 1994). En revanche, les galliformes se distinguent des autres groupes par une grande diversité des systèmes d'appariement et reproducteurs (Annexe 1).

Les espèces présentes en France font toutes partie de la famille des Phasianidés. Trois espèces, toutes faisant partie de la sous-famille Perdicipinés, sont associées aux agrosystèmes de plaines : la perdrix rouge (*Alectoris rufa*), la perdrix grise (*Perdix perdix*) et la caille des blés (*Coturnix coturnix*). Ensuite, quatre espèces faisant partie de la sous-famille des Tétracopinés : le grand tétras (*Tetrao urogallus*), le tétras lyre (*Tetrao tetrix*), le lagopède alpin (*Lagopus muta*) et la gélinotte des bois (*Bonasa bonasia*), ainsi que deux espèces de Perdicipinés : perdrix grise des Pyrénées (*Perdix perdix hispaniensis*) et perdrix bartavelle (*Alectoris graeca*), sont inféodées aux écosystèmes de montagne. Relique de l'ère glaciaire et spécialistes du froid, les galliformes de montagne présentent une vaste distribution mondiale, ou paléarctique, s'étendant des écosystèmes arctiques de hautes latitudes jusqu'aux montagnes du sud de l'Amérique du nord, de l'Europe, et du Japon où leur aire de distribution tend à être plus morcelée (Figure 3).

De leurs origines nordiques, les galliformes de montagne ont conservé de nombreuses caractéristiques morphologiques, physiologiques et comportementales leur permettant d'évoluer dans des milieux aux conditions environnementales extrêmes d'où tout autre galliforme est absent et où très peu d'oiseaux sédentaires sont capables de vivre (Leclercq and Ménoni 2018). En effet, chez les tétracopinés certaines plumes de contour sont doublées d'une sous-plume duveteuse, ce qui rend leur plumage particulièrement isolant. Leurs narines recouvertes de fines plumes protègent leurs voies respiratoires de l'air froid, de même leurs tarses peuvent être recouverts de plumes qui font office de chaussettes. Le lagopède alpin quant à lui, présente même des plumes au niveau des doigts, fait unique chez les oiseaux. Quant aux espèces ne présentant pas de doigts emplumés, des petites barbules se développent en automne et leur servent de raquettes pour se déplacer sur la neige. Cette caractéristique est particulièrement utile puisque le mode de vie des galliformes est essentiellement terrestre, avec parfois des mouvements migratoires mais qui restent très limités (de l'ordre de quelques dizaines de kilomètres, (Ellison et al. 1989, Bernard-Laurent 1991).



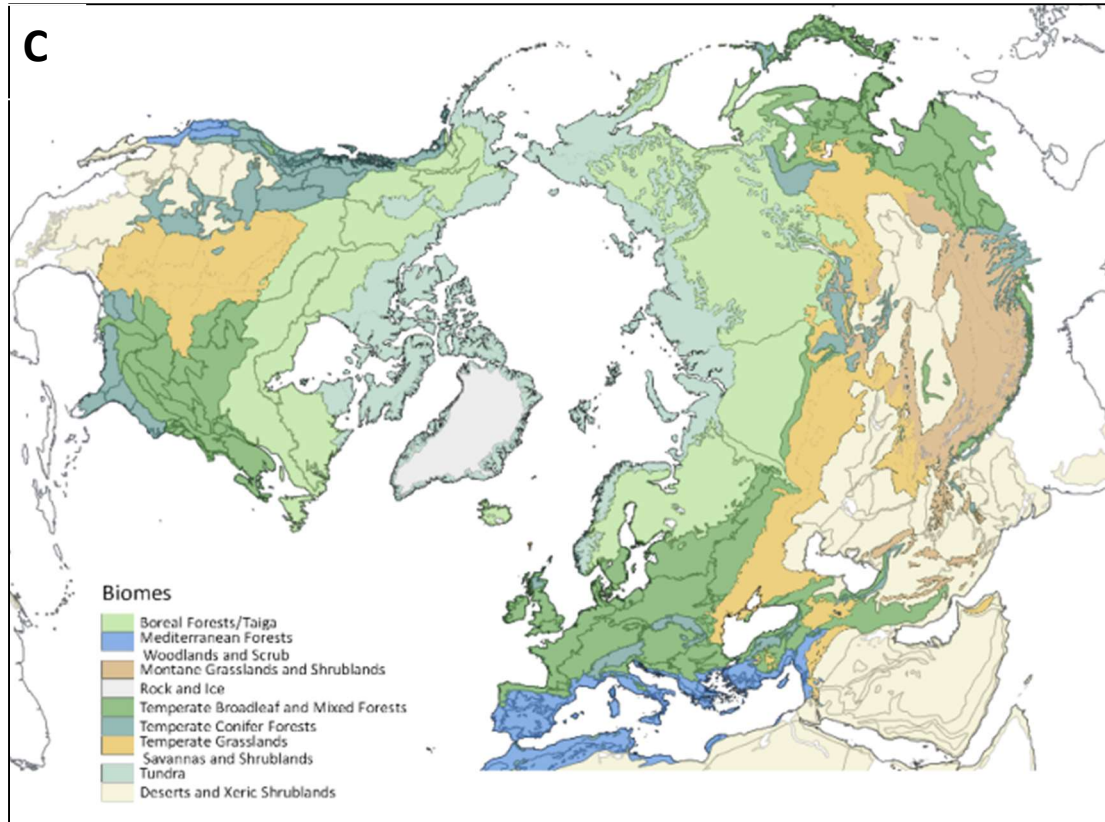


Figure 3 : Distribution mondiale (A) et européenne (B) des six espèces de galliformes de montagne présentes en France (Birdlife). La carte (C) présente les différents biomes dans lesquels sont retrouvées ces espèces (Olson and Dinerstein 2002).

Leur régime alimentaire est adapté aux conditions locales comme aux saisons, constitué principalement de végétaux et parfois d'insectes, notamment lors de la phase d'élevage des nichées (Watson and Moss 2008). Certaines espèces présentent des adaptations spécifiques du système digestif. Par exemple, les tétras présentent un développement considérable des caecums leur permettant de digérer en partie la cellulose de végétaux ligneux en hiver dans les lieux de vie enneigés ou seuls les conifères dépassent (Moss 1983, Chapuis and Lefeuvre 1987).

Les galliformes de montagne en France, selon les milieux qu'ils affectionnent, sont cantonnés à des strates d'altitudes qui suivent l'étagement de la végétation. On trouve le grand tétras dans les forêts résineuses ou mixtes claires, ainsi que dans les landes supra forestières dans les Pyrénées, du montagnard au subalpin inférieur (Leclercq and Ménoni 2018). Ensuite, c'est parmi les forêts de résineux mêlées de bouleaux, noisetiers, érables ou alisiers que se cache la

très discrète gélinotte des bois, du collinéen au subalpin inférieur (Montadert and Léonard 2004). Le tétras lyre affectionne des mosaïques d'habitats où il trouve à la fois sa nourriture et les arbres et buissons qui lui servent de refuge (Schweiger et al. 2012). On le trouve à la lisière de la partie supérieure de la forêt de résineux là où la forêt se mélange aux alpages d'altitude et constitue ce que les botanistes nomment la zone de combat, du montagnard supérieur au subalpin inférieur. Dans cette zone, les boisements de mélèzes, de pins à crochets ou d'aroles alternent avec les pelouses d'altitude et les landes à myrtilles et rhododendrons (Bernard 1981a, Caizergues 1997a). Ces trois espèces sont spécialistes du froid et affectionnent les expositions tendance nord. Quant aux espèces de milieux ouverts ou semi-ouverts, à l'adret (versant exposé au soleil), du montagnard au subalpin, on retrouve la perdrix bartavelle dans les Alpes et la perdrix grise dans les Pyrénées (Novoa 1998). Ces deux espèces affectionnent les landes, prairies et pelouses supra forestières, avec pour la perdrix bartavelle une composante rocheuse importante, qui occupe sur ces versants toutes les altitudes au rythme des saisons (Bernard-Laurent et al. 2017). Enfin, à l'ubac dans le domaine du froid, du vent et des neiges éternelles au-dessus de 2000m d'altitude on retrouve le lagopède alpin. Cette espèce est attirée par les étendues d'alpages, les landines à arbrisseaux nains et les éboulis (Schweiger et al. 2012, Novoa et al. 2014a).



Figure 4: Comptage de mâles de tétras lyre dans les landes sur le versant d'en face, proche d'une place de chant située sur la crête. Bauges, Préalpes du nord.

Le cycle de reproduction des galliformes de montagne commence au printemps par une période de parade des mâles (Figure 4&5). Chacune des espèces présente des vocalisations bien particulières, et chez certaines espèces, comme le tétras lyre, ces chants sont accompagnés de danse (Bradbury 1981). Les mâles de tétras lyre et de grand tétras se regroupent sur une « arène » appelée lek, où ils sont ensuite rejoints par les femelles (Alatalo et al. 1991). Les nids sont construits de façon sommaire au sol, néanmoins, la couleur terne des femelles, ainsi que leur capacité à retenir les odeurs permettent d'éviter les prédateurs pendant l'incubation (Bernard 1981b). Les poussins sont nidifuges, ils quittent le nid quelques heures seulement après l'éclosion, puis vont suivre leur mère à la recherche de nourriture constituée de végétaux et de petits invertébrés (Savory 1989, Baines et al. 2017). Ensuite, ces jeunes vont éventuellement se déplacer durant l'automne pour atteindre leurs zones d'hivernage (Giraud 2013). Chez ces espèces, la dispersion post-natale est généralement plus marquée chez l'un des sexes, avec des distances qui peuvent être assez variables entre individus et populations (Caizergues and Ellison 2002, Montadert and Leonard 2006).

Les galliformes de montagne présentent une démographie que l'on peut qualifier d'intermédiaire. Il est difficile, même pour le grand tétras, de parler d'espèces longévives qui renvoient chez les oiseaux plutôt à des oiseaux marins comme l'albatros ou des rapaces comme le vautour fauve (Bennett and Owens 2002). Cependant leur longévité dépasse largement celle d'autres galliformes à la démographie très rapide qui repose principalement sur une reproduction élevée comme par exemple la caille des blés (Balasubramaniam and Rotenberry 2016). Ainsi, avec des survies annuelles situées autour de 0.7 en moyenne (Caizergues 1997a), on s'attend à des taux de croissance sensibles à la fois à des changements dans les paramètres de survie et de reproduction. On note aussi chez certaines de ces espèces une amélioration du succès reproducteur passée la première année (Figure 6; Caizergues and Ellison 2000). Cependant, malgré la grande quantité d'énergie investie dans le suivi des galliformes de montagne, leurs paramètres démographiques ne sont que localement connus.

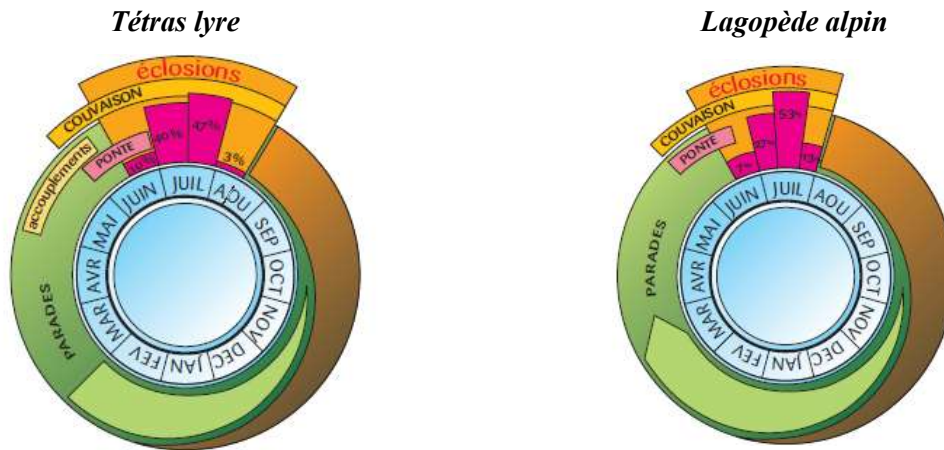


Figure 5: Cycle annuel de vie du tétras lyre (gauche) et du lagopède alpin (droite). Les dates correspondent aux observations faites dans le Parc national des écrivains donc vont varier légèrement le long de la distribution (Parc National des Écrins 2006).

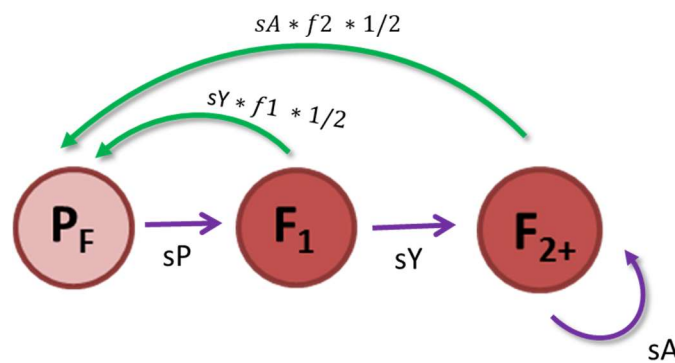


Figure 6: Exemple synthétique de cycle de vie selon le type de représentation proposée par Caswell (2001), après reproduction, décrivant la dynamique globale de population des galliformes de montagne. Les femelles sont divisées en 3 classes : les poussins, les subadultes et les adultes. Le paramètre s correspond à la survie et le paramètre f à la fécondité.

Statut de conservation des galliformes de montagne

Bien que ces espèces ne soient pas menacées à l'échelle mondiale (à l'exception de la perdrix bartavelle qui est classée NT « quasi menacée »), les populations alpines de ces espèces sont en déclin localement et voient leurs aires de distribution se contracter, avec quelques disparitions régionales (Ménoni 2008), de sorte que les listes rouges à l'échelle nationale et régionales les classent de LC « préoccupation mineure » à CR « en danger critique » (Le grand tétras en Allemagne, Südbeck et al. 2007). La table 1 résume la classification des statuts de conservation selon les listes rouges nationales et internationales.

Table 1: Classifications IUCN des galliformes de montagne à différentes échelles. LC correspond à la catégorie IUCN « préoccupation mineure », NT à « quasi menacée », VU à « vulnérable », EN à « en danger », CR à « en danger critique ». En Allemagne R correspond à la catégorie « rare » et 0 à « localement éteint ». En Slovaquie, + signifie population croissante, - décroissante et +/- fluctuante. En Espagne, distinction entre les deux sous espèces : T.u. aquitanicus et T.u. cantabricus. Sources : (BirdLife International 2016); Europe and EU27: (BirdLife International 2015); FR: (UICN France et al. 2011); IT: (Peronace et al. 2012); CH: (Keller et al. 2010); AUT: (Zulka 2009); DE: (Südbeck et al. 2007); SLO: (BirdLife International 2015).

	Monde	Europe	UE27	France	Italie	Espagne	Andorre	Suisse	Autriche	Allemagne	Slovaquie
Tétras lyre	LC	LC	LC	LC	LC			NT	NT	EN	+
Grand tétras	LC	LC	LC	VU	VU	T.u.a VU T.u.c EN	LC	EN	VU	CR	+
Gélinotte des bois	LC	LC	LC	VU	LC			NT	NT	EN	-
Lagopède alpin	LC	NT	VU	LC	VU	VU	LC	NT	LC	R	
Perdrix bartavelle	NT	NT	VU	NT	VU			NT	VU	0	+/-
Perdrix grise des Pyrénées	LC	LC		NT		VU	LC				










Suivi des populations françaises par l'OGM (Observatoire des Galliformes de Montagne)

L'Observatoire des Galliformes de Montagne est une Association Loi 1901 créée en 1998. Elle regroupe actuellement une cinquantaine de membres institutionnels et non-institutionnels Alpins, Pyrénéens et Vosgiens, impliqués dans le suivi des galliformes de montagne et de leurs habitats (observatoire-galliformes-montagne.com). L'OGM anime des programmes d'acquisition de connaissances qui portent sur la répartition des espèces, la cartographie de leurs habitats, leur suivi démographique, les modalités de chasse, l'inventaire des causes de mortalité mais porte aussi des actions de conservation (Observatoire des Galliformes de

Montagne (OGM) in press). Cette multitude de programmes, et donc de protocoles de suivis différents, découlent notamment de la disponibilité des agents, de l'accessibilité des terrains ainsi que des fonds disponibles. Les études menées par l'OGM sur la dynamique des populations tendent à répondre à trois questions principales : Combien y a-t-il d'oiseaux ? Comment évoluent les effectifs ? Naît-il assez de poussins pour que les populations soient stables ? Pour répondre à ces questions, l'OGM se repose sur différents suivis, dont les protocoles diffèrent légèrement en fonction des espèces.

En premier lieu, des « inventaires » basés sur enquêtes communales ont été conduits pour les six espèces présentes en France, afin d'obtenir une estimation approximative de la répartition de ces six espèces à l'échelle nationale de façon décennale (6 enquêtes depuis les années 1960). Ces estimations ont été réalisées en comptant les oiseaux simultanément sur de larges secteurs. Les effectifs ainsi comptés sont sommés, puis servent de base d'extrapolation pour les zones n'ayant pas pu être comptées. Ces enquêtes communales décennales permettent également de dessiner des cartes de distribution nationale et d'identifier d'éventuelles contractions ou expansions. Ensuite, des comptages de coqs chanteurs au printemps sont effectués sur des « sites de références » afin de déterminer l'abondance sur le site et la tendance des effectifs. Ces sites sont des surfaces de quelques centaines ou milliers d'hectare, qui sont visités régulièrement par l'OGM. Leur positionnement n'a pas été sélectionné de façon aléatoire mais est le résultat de mises en place progressives en fonction des initiatives locales, généralement dans des zones connues favorables. Enfin, en été l'OGM mène des comptages d'oiseaux à l'aide de chiens d'arrêt afin de déterminer un indice de reproduction annuel, proportion de jeunes dans les populations. Pour certaines espèces, d'autres types de suivis menés par l'ONCFS/OFB viennent compléter ces informations, notamment des suivis télémétriques à l'aide de VHF et plus récemment de GPS qui renseignent à la fois sur la survie, la reproduction et les mouvements des oiseaux équipés. La table 2 résume les différents suivis démographiques effectués par l'OGM sur ces six espèces et précise les périodes et sur quels massifs ces suivis sont effectués.

Table 2 : Suivis démographiques des six espèces de Galliformes de Montagne menés par l'OGM et l'OFB (suivis individuels). Images issus du site www.observatoire-galliformes-montagne.com.

						
	Grand tétras <i>Tetrao urogallus</i>	Tétras lyre <i>Tetrao tetrix</i>	Lagopède alpin <i>Lagopus muta</i>	Perdrix bartavelle <i>Alectoris graeca</i>	Perdrix grise des Pyrénées <i>Perdix perdix hispaniensis</i>	Gélinotte des bois <i>Bonasa Bonasia</i>
Comptages chant printemps 	Pyrénées + Jura + Vosges	Alpes	Alpes + Pyrénées	Alpes	Pyrénées	
Comptages au chien été 	Jura + Pyrénées	Alpes	Alpes + Pyrénées	Alpes	Pyrénées	
Suivis télémétriques 	Pyrénées	Alpes	Alpes + Pyrénées	Dévoluy	Alpes sud	Alpes du sud

Depuis une dizaine d'années, la capacité de ces protocoles à répondre aux questions posées a fait l'objet de réévaluation. En premier lieu, il s'est avéré impossible de mettre en place un nombre d'inventaires d'unités naturelles complètes suffisant pour remettre à jour l'estimation décennale des effectifs de coqs chanteurs alpins. Par ailleurs, le calcul des tendances des effectifs et du succès reproducteur tels qu'ils sont réalisés soulève un certain nombre de problèmes. Tout d'abord, l'absence d'un dispositif d'échantillonnage probabiliste des sites de référence rend l'extrapolation à des échelles plus larges impossible, puisque les sites suivis ne sont probablement pas représentatifs de l'ensemble de la population. En effet, la mise en place des sites s'est faite progressivement et en fonction des volontaires disponibles, qui sont psychologiquement plus enclins à préférer suivre des sites présentant de fortes abondances. Par ce simple fait, il y a ainsi plus de chance sur le long terme de détecter des déclin car un site préalablement riche peut difficilement voir sa population augmenter encore (Fournier et al. 2019). En outre, certains sites ont été abandonnés après plusieurs années de suivi, ces sites étaient généralement des zones où les densités étaient très faibles suite à un déclin des populations, ce qui biaise les tendances. Ensuite, jusque ici les analyses de tendances étaient effectuées à l'aide du logiciel TRIM (Pannekoek and van Strien 2005), dont l'algorithme

postule afin d'imputer les valeurs manquantes une distribution aléatoire de ces dernières dans la séries ainsi qu'une homogénéité des tendances de sites faisant partie d'un même ensemble géographique. Des tests réalisés ont montré que les calculs des taux de croissance peuvent être faussés quand on s'écarte de ces postulats, ce qui est souvent le cas dans les séries de données des galliformes de montagne dont les données manquantes sont souvent concentrées en début de suivi et qui présentent généralement peu d'autocorrélation spatiale des tendances (Calenge 2008).

Enfin, l'approche utilisée consiste à ne garder que le comptage maximum lorsque plusieurs répliquats intra-annuels sont effectués et entraînent des imprécisions, plus ou moins fortes selon les espèces. On peut distinguer deux types d'erreurs, celles liées à la probabilité d'émission propre à l'oiseau, et celle liée à la perception auditive des observateurs humains (Simons et al. 2009). Lors des comptages, la distinction des oiseaux pour éliminer les doubles comptages se fait par confrontation des relevés des différents observateurs, confrontations qui peuvent être assez subjectives. Par ailleurs, les oiseaux peuvent éventuellement être comptés deux fois quand ces derniers se déplacent pendant la durée du comptage. Ces erreurs potentielles peuvent être amplifiées du fait des conditions climatiques, de la topographie du milieu montagnard et des caractéristiques comportementales des oiseaux (par exemple le statut reproducteur, (Marin-Cudraz 2019)).

De nouveaux protocoles mieux adaptés ont été proposés à partir de ces réflexions depuis une dizaine d'années. Concernant le suivi du grand tétras, un nouveau dispositif d'échantillonnage a été mis en place pour l'estimation des tendances et abondances, basé sur des sites de références fixes et des sites tirés aléatoirement tous les 6 ans (Calenge 2012). L'innovation proposée par ce protocole et les analyses associées est la prise en compte de la probabilité de détection des coqs sur les places de chants (Figure 7). De nouveaux dispositifs d'échantillonnages sont également en cours de mise en place pour le tétras lyre et le lagopède alpin. Pour le suivi à l'échelle alpine du tétras lyre, un premier protocole a été envisagé afin d'estimer à la fois les abondances et tendances de populations, basé sur un échantillonnage stratifié en grappe d'abondance. Cependant, après plusieurs années de mise en pratique, la précision atteinte n'est pas suffisante en regard de ce qui avait été envisagé. Une approche par échantillonnage aléatoire est actuellement en cours de réflexion (Montadert and Aubry 2015). En ce qui concerne le Lagopède alpin, les surfaces envisagées d'être suivies sont plus restreintes, néanmoins, sans des informations a priori sur la qualité des habitats ou les

abondances d'oiseaux, seul un échantillonnage aléatoire peut être envisagé (Aubry 2017). Enfin, des travaux récents en bioacoustique offrent des pistes très prometteuses concernant les comptages de lagopède alpin, le volet observateur humain pourrait éventuellement être complété de façon très précise par un tel suivi (Marin-Cudraz 2019).

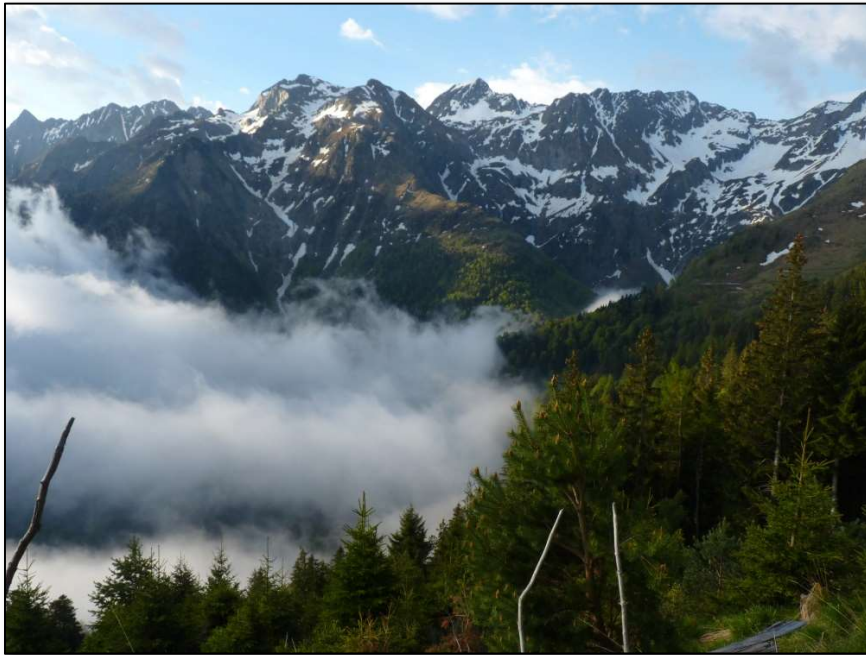


Figure 7: Place de chant d'Esbas, une de plus gros leks de grand tétras des Pyrénées, avec environ une quinzaine de coqs.

Problématique et objectifs de la thèse

Les montagnes sont un cadre de travail particulièrement adéquat pour s'intéresser à l'impact des changements globaux sur la biodiversité puisque les interactions biotiques et l'emprise des activités humaines y sont moins élevées qu'en plaine. On s'attend à ce qu'il soit alors moins complexe de pouvoir isoler les effets du climat et évaluer les impacts respectifs des différentes contraintes qui pèsent sur ce milieu. Parmi l'avifaune alpine, les galliformes de montagne constituent un groupe de choix pour étudier ces questions, puisque ces derniers sont présents à toutes les strates de moyennes et hautes altitudes et couvrent donc les différents écosystèmes montagnards. De plus, les pressions majeures caractérisant ces milieux montagnards sont susceptibles de les impacter de façon significative, du fait de leur spécialisation écologique. Par ailleurs, ces espèces présentent une forte valeur patrimoniale et sont à la fois inscrites sur l'annexe 1 (espèces prioritaires) et l'annexe 2 (espèces chassables) de Directive Oiseaux de l'UE 2009/147 / CE, ce qui veut dire que de solides connaissances sont nécessaires pour permettre une gestion pérenne de ces populations. Une compréhension fine de leur fonctionnement démographique est notamment indispensable pour comprendre les mécanismes par lesquels les différentes pressions influent sur les populations.

Ce travail de thèse participe donc à l'effort de recherche animé par l'OGM pour acquérir de solides connaissances concernant la dynamique de population de ce groupe d'espèces, en passant notamment par le développement de nouvelles méthodologies d'analyse et l'évaluation de la capacité du suivi existant à répondre aux questions posées initialement. Les travaux présentés ci-dessous portent plus spécifiquement sur deux de ces six espèces, pour lesquelles les données démographiques sont les plus documentées et les besoins en analyse jugés les plus urgents car notamment intéressants à valoriser sur le plan international : le tétras-lyre et le lagopède alpin. Cependant, la démarche et les méthodologies développées pour ces deux espèces ont pour vocation par la suite, à être généralisées à l'ensemble du groupe et tendre vers des éléments concrets de gestion permettant de mettre en place une chasse durable dans un contexte de changements globaux rapides et importants. Dans cette optique, les approches ont été faites à des échelles d'études variables, de l'échelle multi-espèces à la métapopulation, à la population, à l'individu, avec des allers-retours entre ces échelles.

Connaître les paramètres démographiques est nécessaire à la compréhension de sa dynamique de population et pouvoir comprendre par quels mécanismes les pressions environnementales agissent sur les différents paramètres (survie, reproduction). Dans les différents chapitres de cette thèse, nous chercherons dans un premier temps à évaluer s'il est possible de se reposer sur les connaissances concernant l'évolution des compromis entre traits d'histoire de vie chez les galliformes pour inférer des données locales manquantes. Une comparaison inter-populations de lagopèdes alpins nous permettra de vérifier s'il est possible de se reposer sur la littérature accumulées dans les pays scandinaves pour la gestion des populations alpines, situées en marge sud de distribution et de quantifier par ailleurs, quels sont, dans les massifs français, les traits démographiques qui influent le plus sur la dynamique des populations.

Dans le deuxième chapitre nous chercherons en premier lieu à décrire les tendances de populations, à la fois dans le temps et dans l'espace, dans un objectif à long terme de préciser le statut de conservation de ces espèces. Nous évaluerons le niveau de synchronie entre les différents sites afin d'évaluer s'il faut s'attendre à une prépondérance de facteurs locaux ou à large échelle. Afin de mieux comprendre quels sont les facteurs environnementaux qui influencent le plus la dynamique de populations des galliformes de montagne et envisager des bras de levier pertinents à actionner pour la conservation de ces espèces nous évaluerons l'impact respectif de différents facteurs climatiques et anthropiques sur les tendances des populations de tétras lyre sur les sites de références suivis à travers les Alpes.

Enfin, le dernier chapitre visera à évaluer notre capacité à détecter un déclin en se basant sur des séries de comptages, dans un cadre plus général d'espèces présentant des difficultés de comptages, une forte variabilité interannuelle et peu d'autocorrélation spatiale des tendances comme c'est le cas des galliformes de montagne. L'objectif de ce chapitre est d'essayer d'identifier des pistes d'amélioration des suivis par comptages, pour répartir au mieux l'effort entre les répliques spatiaux et temporels.

*Chapitre 1 : Stratégies démographiques,
sensibilité aux pressions et viabilité des
populations*



Chapitre 1 : Stratégies démographiques, sensibilité aux pressions et viabilité des populations

Introduction

Pour mesurer l'impact des changements globaux sur les populations des galliformes de montagne et identifier des bras de levier pertinents à actionner pour favoriser la viabilité des populations, il est primordial de comprendre par quels mécanismes les différentes pressions agissent sur le cycle de vie des espèces (Johnston et al. 2019). Une bonne compréhension du fonctionnement démographique de ces populations peut permettre d'identifier plus spécifiquement sur quels paramètres démographiques les différentes pressions identifiées agissent et les impacts que cela engendre sur le taux d'accroissement de la population. Pour les galliformes, qui sont des espèces chassées, l'exploitation est en particulier un facteur majeur dans la dynamique des populations qui impacte à la fois les effectifs, mais également la structure des populations (Péron 2013). Ainsi, l'exploitation durable d'une espèce et la mise en place de plan de prélèvements soutenable à moyen ou long terme nécessitent au préalable une bonne compréhension du fonctionnement démographique des populations exploitées ainsi que des conséquences directes et indirectes des prélèvements à la fois sur la survie et la reproduction (Niel and lebreton 2005, Lebreton 2005, Dillingham 2010). Une méthode classiquement utilisée pour étudier le fonctionnement démographique des espèce repose sur l'utilisation de modèles matriciels, qui permettent de mesurer la sensibilité du taux de croissance à des changements de chacun des paramètres démographiques (Caswell 2001).

Cependant ces modèles nécessitent de disposer d'estimations des différents paramètres démographiques (survie et reproduction âge ou état-dépendant par exemple). En France et plus généralement dans les alpes, bien que quelques études aient porté sur les traits démographiques des galliformes de montagne, nos connaissances de ces paramètres sont toujours parcellaires et il est difficile d'atteindre la précision des valeurs de paramètres démographiques nécessaire pour parvenir à fixer des quotas de chasse en se basant sur de tels modèles (Lebreton 2005).

Des suivis télémétriques ont permis des premières estimations de taux de survie et reproduction. En effet, le tétras lyre a fait l'objet d'un suivi intense dans le Queyras de 1982 à

1988 et de 1992 à 1995 (Caizergues 1997b, Caizergues and Ellison 1998), le grand tétras dans le haut jura de 1977 à 1986, dans les Pyrénées centrales de 1985 à 2001 et en Catalogne de 2008 à 2013 (Voir la synthèse de ces études dans Leclercq and Ménoni 2018), le lagopède alpin dans le Haut Giffre et sur le Canigou de 1999 à 2007 (Novoa et al. 2011), la gélinotte des bois dans les alpes de haute Provence de 1998 à 2001 (Montadert and Leonard 2003, Montadert and Léonard 2006), la perdrix grise dans le massif du Carlit de 1992 à 2001 (Besnard et al. 2010), et plus récemment la perdrix bartavelle dans le Dévoluy de 2012 à 2016 (Bernard-Laurent et al. 2017). Par ailleurs, pour la plupart de ces espèces, des comptages au chien d'arrêt sont effectués vers la fin août lors de l'élevage des nichées afin de fournir un indice du succès reproducteur (nombre de poussins/poule; Novoa et al. 2008, Barnagaud et al. 2010). Néanmoins, tous ces suivis ont été effectués à des échelles très locales et sur de courtes périodes de temps, ce qui rend leur extrapolation difficile et ne nous donne pas accès à la démographie de l'espèce à large échelle (Fournier et al. 2019).

Ce manque de connaissances des paramètres démographiques des galliformes de montagne s'explique notamment par le fait que les conditions de terrain en haute montagne sont particulièrement ardues (Imperio et al. 2013a). En effet, les sites de suivis sont souvent dans des zones isolées et difficile d'accès ce qui rend la logistique compliquée et le travail fastidieux, voire dangereux, pour les agents (Martinoli et al. 2017). Il apparaît alors particulièrement pertinent d'étudier s'il est possible de combler ces lacunes par les connaissances que l'on peut trouver dans la littérature soit sur des espèces proches, soit sur d'autres populations de la même espèce ailleurs dans leur aire de distribution.

1-1 Comprendre comment les compromis entre traits d'histoire de vie façonnent les stratégies démographiques des espèces au sein du groupe des galliformes

Introduction

Lorsque l'on manque d'information concernant un ou plusieurs traits démographique pour une espèce donnée, des études comparatives à plus larges échelles taxonomiques peuvent permettre d'inférer des valeurs manquantes, ou de prédire la sensibilité des espèces aux prélèvements, à partir de connaissances mieux établies chez des espèces proches (Kindsvater et al. 2018). Une telle approche a notamment été utilisée en France pour inférer des valeurs

manquantes et établir un modèle de dynamique de population de la sarcelle d'hiver à partir d'une analyse comparative à l'échelle de l'ordre des ansériformes (Devineau 2007).

En effet, la stratégie démographique d'une espèce est façonnée par des contraintes physiologiques qui ne permettent pas aux individus de maximiser simultanément la survie et la reproduction (Zammuto 1986). Les approches comparatives ont montré que de nombreux traits d'histoire de vie sont corrélés entre eux (Bennett and Owens 1997). La théorie des traits d'histoire de vie postule que le calendrier et la durée des événements clés de la vie d'un organisme (naissance, reproduction, migration, mort) sont façonnés par la sélection naturelle, en fonction notamment de la prévisibilité des conditions environnementales dans lesquelles l'espèce évolue, pour produire le plus grand nombre possible de descendants survivants au cours d'une vie (Saether and Bakke 2000). On parle de gradient lent-rapide. Certaines espèces investissent massivement et tôt dans la reproduction au détriment de leur propre survie, pour faire face à des environnements imprévisibles et changeants (Healy et al. 2019). Ces espèces sont dites à démographie rapide, les temps de générations sont courts, les individus présentent un fort taux de mortalité et les soins parentaux sont généralement absents ou assez réduits. Chez les galliformes, c'est le cas par exemple de la caille des blés (*Coturnix coturnix*), un phasianidé de petite taille (longueur totale de 17 cm et envergure de 34 cm), qui peut effectuer plusieurs pontes d'une dizaine d'œufs lors d'une même saison de reproduction, et présente une longévité très faible de moins de deux ans (Madge et al. 2002). D'autres espèces, adoptent une stratégie inverse : les individus investissent massivement dans la maintenance et la survie, se reproduisent tardivement mais pendant plusieurs années, ont peu de descendants à chaque reproduction et investissent dans des soins parentaux. Ces espèces sont dites à démographie lente (Guillaumet et al. 2016). Un exemple classique pour illustrer cette stratégie est l'éléphant de savane (*Loxodonta africana*), du haut de ses quatre mètres au garrot et 4-6 tonnes cette espèce atteint sa maturité sexuelle à partir de 11 ans pour les femelles, et 15 ans pour les mâles. La gestation dure 22 mois, puis la lactation peut durer jusqu'à 4-5 ans. Le temps de génération chez cette espèce est estimée à 25 ans (Pacifici et al. 2013).

Le taux de renouvellement des espèces est directement lié à la position sur ce gradient lent-rapide, ce qui a des conséquences sur leur sensibilité aux perturbations ou sur leur capacité de réponse aux perturbations. Dans une étude publiée en 2016, Hilbers et collaborateurs ont élaboré une approche de modélisation qui quantifie le risque d'extinction des espèces en fonction des relations allométriques bien décrites dans la littérature entre divers paramètres démographiques des espèces et leur masse (Zammuto 1986, Bennett and Owens 2002). A

partir de ce travail, il leur a été possible de prédire le risque d'extinction approximatif d'une espèce sachant sa masse, son groupe taxonomique et son régime alimentaire. Cette étude montre notamment que les espèces de grande taille sont plus sujettes aux risques d'extinction, ainsi que plus sensibles à l'exploitation (Lebreton 2005).

La taille (et donc la masse corporelle) semble être en effet un bon indicateur de la position d'une espèce le long du gradient lent-rapide et apparaît alors comme un proxy intéressant pour évaluer le risque d'extinction d'une espèce (Saether and Bakke 2000). Cependant, ces relations allométriques (corrélation entre traits et masse) sont variables en fonction des taxons, ce qui implique que les généralités connues à des échelles taxonomiques élevées (classe, ordre, Saether and Bakke 2000, Gaillard et al. 2005) ne permettent souvent qu'une estimation assez approximative de ces liens entre traits à des échelles plus fines (famille, genre, espèce, Rochet et al. 2000). Des études comparatives à plus petite échelle taxonomique, au sein d'un groupe d'espèces, apporte alors des informations complémentaires et plus précises quant aux différentes stratégies démographiques existantes au sein du groupe (Devineau 2007a).

L'ordre monophylétique des galliformes, dont font partie les six espèces étudiées dans ce travail, comporte environ 300 espèces réparties en cinq grandes familles, qui sont largement réparties sur le globe et occupent des milieux extrêmement variés (toundra, savanes, garrigues, forêts tropicales humides etc). La taille des individus varie au sein du groupe de 12 à 235 cm de long, pour 45g à 22 kg (Cramp and Simmons 1980). La variation des durées de vie au sein de ce groupe est immense, de moins de deux ans à plus de 20 ans (Tian et al. 2018). Quant aux paramètres de la reproduction, les tailles de pontes s'étalent de un œuf (mégapode de Pritchard, *Megapodius pritchardii*) jusqu'à 24 œufs (Talégalle de Latham, *Alectura lathamii*). Les méthodes d'incubation (absente chez les mégapodes, double-incubation chez la perdrix bartavelle avec la femelle et/ou le mâle qui couvent chacun un nid (Bernard-Laurent et al. 2017) et les systèmes d'appariement (monogamie, polygamie, polyandrie, promiscuité) sont eux aussi extrêmement variés (Bergerud 1988). Une analyse comparative récente effectuée sur ce taxon par Balasubramaniam et Rotenberry (2016) a permis de mettre en lumière l'importance de l'interaction entre altitude et latitude sur les traits liés à la reproduction. Néanmoins, aucune étude de ce type n'a été conduite sur les paramètres de survie ni sur les stratégies démographiques en prenant en compte l'ensemble du cycle de vie.

Dans l'objectif de compléter ce travail effectué pour le groupe des galliformes sur la reproduction et l'étendre aux autres aspects de la démographie de ces espèces, nous avons constitué une base de données à partir de la littérature internationale, qui regroupe les valeurs des traits d'histoire de vie des 300 espèces de galliformes. Nous avons notamment mis un accent particulier dans le relevé d'informations concernant les traits liés à la démographie et les mesures de précision associées aux différents paramètres (écart-type, min - max, coefficient de variation). Les résultats de ces travaux ont fait l'objet d'une publication dans Faune Sauvage (Annexe 1) et sont résumés ci-dessous.

Le travail de compilation de la littérature pour compléter la base de données démographique a été réalisé par Léo Séranne dans le cadre d'un stage de Césure sous ma direction. Ce travail a permis de saisir 4 100 données, provenant de 269 sources différentes. La démarche suivie pour chercher les références a été de commencer par différents handbook et synthèses bibliographiques (de différents continents et biomes), pour compléter ensuite par des études plus ciblées en insistant sur les espèces et traits (en particulier la survie) manquants dans la base.

Les traits relevés ont été regroupés en quatre grandes catégories. La première catégorie contient les caractères morphologiques, à savoir la masse, la longueur du tarse et la longueur de l'aile. Dans une seconde catégorie nous avons regroupé les caractères liés aux œufs : leurs nombre et dimensions (longueur, largeur et poids), ainsi que la durée moyenne d'incubation. La troisième catégorie concerne les caractéristiques de la reproduction : l'âge de première reproduction, l'âge de maturité sexuelle, le taux de succès du nid, le type de système reproducteur (monogamie, polygamie, promiscuité, etc.), quel sexe construit le nid, couve et participe à l'élevage des jeunes, et s'il existe chez l'espèce des pontes multiples ou des pontes de remplacements. Enfin la dernière catégorie, sur laquelle nous avons mis un accent particulier lors de nos recherches, se concentre sur la survie : longévité moyenne, longévité maximale, survie annuelle, temps de génération, mortalité la première semaine après éclosion, mortalité le premier mois après éclosion, mortalité la première année de vie.

Résultats

Il est ressorti de cette synthèse bibliographique que les recherches portant sur les traits d'histoire de vie ne représentent qu'une petite proportion des études menées sur les galliformes. Ce résultat vient confirmer ce qui avait été montré en partie par Tian et al. (2018) sur les paramètres de la reproduction. De ce fait, si les caractéristiques morphologiques sont

plutôt bien connues (au moins une donnée pour 245 espèces sur les 300 constituant ce taxon), les traits démographiques, et encore plus particulièrement ceux liés à la survie sont méconnus pour un grand nombre d'espèces (Figure 1). Concernant la reproduction, le nombre, la dimension des œufs et la période d'incubation sont souvent bien documentés, de même que les traits qualifiant le système de reproduction. En revanche, l'investissement ou non des mâles dans la construction des nids, l'incubation et l'élevage des nichées sont décrits chez moins de la moitié des espèces. Enfin, le succès reproducteur, l'âge à la maturité sexuelle ou l'âge de première reproduction mais aussi la proportion de pontes multiples ou de remplacement ne sont connus au mieux que pour 15 % des espèces.

Nos relevés bibliographiques montrent que les données disponibles en ce qui concerne la survie des individus sont particulièrement rares. Si pour certaines espèces, comme le lagopède des saules (3,6 % des occurrences de la base) ou le colin de virginie (1,9 % des occurrences de la base), plusieurs populations ont fait l'objet d'un suivi de la survie et sont donc plutôt bien connues, cela ne représente qu'une infime partie des galliformes. En effet, nous n'avons trouvé des données concernant la survie annuelle que pour 36 des 300 espèces, quasi exclusivement des phasianidés et odontophoridés. Concernant la longévité maximale, bien que sa connaissance soit mieux répartie au sein des familles, nous n'avons trouvé des informations à son sujet que pour 29 espèces.

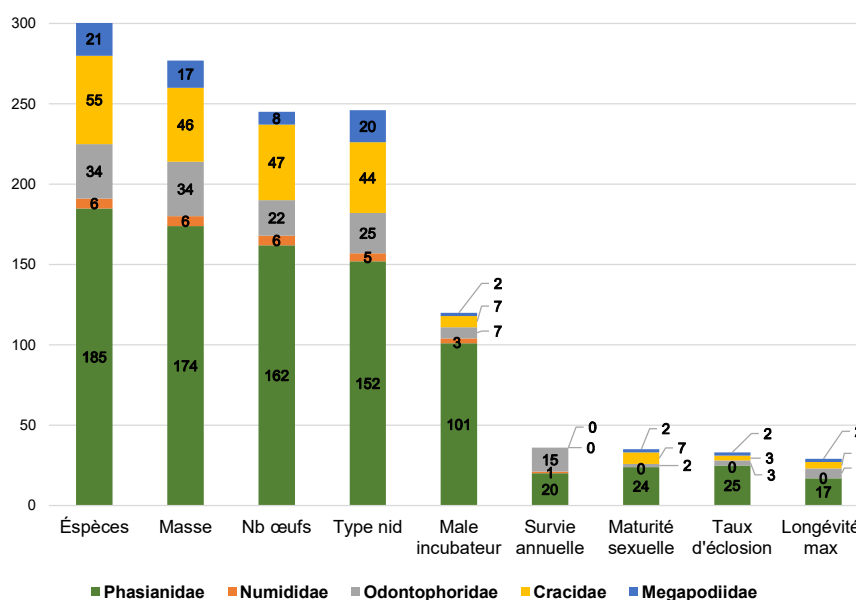


Figure 1: Nombre d'espèces pour lesquelles nous avons au moins une donnée concernant le trait étudié. La première colonne indique la répartition du nombre d'espèces dans les cinq grandes familles de galliformes (couleurs).

Nos recherches nous ont également permis de montrer un fort biais géographique quant aux espèces étudiées au bénéfice des espèces d'Amérique du nord et d'Europe. Il est par ailleurs ressorti que la littérature grise est une source riche de données concernant les traits mais est globalement très peu accessible et de qualité hétérogène. En effet, de nombreuses études ne donnent que très peu de détails concernant la récolte des données et des informations de base sont parfois manquantes (taille d'échantillon, degré d'incertitude associé aux valeurs, localisation exacte...).

Enfin, une dernière difficulté soulevée est que pour les espèces de galliforme qui sont élevées en captivité pour être relâchées et chassées, la distinction entre oiseaux sauvages et d'élevage est souvent mal indiquée. Ces deux groupes d'oiseaux présentent pourtant des caractéristiques démographiques souvent très différentes (Bech et al. 2012b), leur confusion dans la littérature peut alors conduire à des aberrations dans des modèles matriciels par exemple.

1-2 Gradient de stratégies démographiques à travers la distribution d'une espèce

En dehors d'une approche de démographie comparée, une autre démarche classique dans la littérature pour inférer les traits démographiques d'une population que l'on ne connaît pas est de se reposer sur des valeurs issues d'autres populations de cette espèce étudiée ailleurs (Devineau 2007a).

Les quatre espèces de tétraoninés présentes dans les massifs montagneux français présentent une distribution globale large à travers l'hémisphère nord (voir figure 2 de l'introduction générale), qui s'étend sur de vastes surfaces des toundras de hautes latitudes vers des isolats en marge sud dans les milieux montagnards des latitudes tempérées (Storch 2007). Ces espèces, gibiers affectionnées dans de nombreuses régions, ont fait l'objet de nombreux suivis dès les années post-guerre (Rogers 1963, Gates et al. 1968). De nombreuses études ont notamment porté sur la cyclicité des populations nordiques, dont les mécanismes locaux, en lien avec les pressions de prédation, ont été bien décrits (Linden 1988, Lindström et al. 1997). Nous avons donc cherché dans un deuxième temps s'il était pertinent de se reposer sur les connaissances acquises dans les autres populations, notamment nordiques, pour la gestion des populations françaises, qui présentent les particularités d'être inféodées aux milieux froids mais montagnards et non en plaine et sont de plus situées en marge de la distribution des espèces.

En effet, un nombre croissant d'études a montré l'existence de stratégies démographiques variées au sein même de la distribution d'une espèce (Sandercock et al. 2005, Alice Boyle et

al. 2016a). Des travaux ont notamment montré que les populations situées en marge de distribution dans des habitats sub-optimaux présentent généralement des dynamiques de populations plus lentes et sont plus sensibles aux risques d'extinction (López-López et al. 2012, Vilà-Cabrera et al. 2019). Ces résultats suggèrent qu'il peut exister une forte variabilité des traits démographiques entre populations d'une même espèce (Kawecki 2008). Ce constat peut remettre en question la pertinence d'utiliser les estimations obtenues sur des populations éloignées dans des contextes écologiques sensiblement différents pour construire des modèles démographiques pour les galliformes des Alpes.

Dans cette partie, nous nous sommes intéressés plus particulièrement à la comparaison des stratégies démographiques le long de la distribution du lagopède alpin, ce dernier présentant une dynamique assez rapide et des densités relativement élevées au nord de sa distribution, en Islande, au Svalbard, ainsi qu'en Fennoscandie (Sandercock et al. 2005, Unander et al. 2016, Fuglei et al. 2019). Nous avons cherché à tester l'hypothèse selon laquelle les populations françaises situées à la marge sud européenne de la distribution de l'espèce présentent une dynamique de population plus lente que les populations du nord de l'Europe, avec une sensibilité de ce fait plus forte du taux de croissance à des modifications de la survie adulte. Par ailleurs, nous avons comparé deux populations françaises présentes sur deux massifs distincts (Alpes et Pyrénées), afin de voir si à une échelle plus fine, il existe des disparités de démographie entre populations au sein même des marges de distribution.



Life on the edge: common slow pace of life but contrasted trajectories of alpine rock ptarmigan populations at their southern margin

Authors: Canonne, Coline, Novoa, Claude, Muffat-Joly, Bertrand, Resseguier, Jean, Desmet, Jean-François, et al.

Source: Wildlife Biology, 2020(2)

Published By: Nordic Board for Wildlife Research

URL: <https://doi.org/10.2981/wlb.00628>

BioOne Complete (complete.BioOne.org) is a full-text database of 200 subscribed and open-access titles in the biological, ecological, and environmental sciences published by nonprofit societies, associations, museums, institutions, and presses.

Your use of this PDF, the BioOne Complete website, and all posted and associated content indicates your acceptance of BioOne's Terms of Use, available at www.bioone.org/terms-of-use.

Usage of BioOne Complete content is strictly limited to personal, educational, and non - commercial use. Commercial inquiries or rights and permissions requests should be directed to the individual publisher as copyright holder.

BioOne sees sustainable scholarly publishing as an inherently collaborative enterprise connecting authors, nonprofit publishers, academic institutions, research libraries, and research funders in the common goal of maximizing access to critical research.



Life on the edge: common slow pace of life but contrasted trajectories of alpine rock ptarmigan populations at their southern margin

Coline Canonne, Claude Novoa, Bertrand Muffat-Joly, Jean Resseguier, Jean-François Desmet, Josep Blanch Casadesus, Marc Arvin-Berod and Aurélien Besnard

C. Canonne (<https://orcid.org/0000-0001-7638-597X>) ✉ (coline.canonne@gmail.com), C. Novoa, B. Muffat-Joly, J. Resseguier, OFB, Direction de la Recherche et de l'Appui Scientifique, Unité Petite Faune Sédentaire et espèces Outre-Mer, 147 Avenue de Lodeve Ju vignac, FR-34990 Ju vignac, France. – CC and A. Besnard, EPHE, PSL Research Univ., CNRS, UM, SupAgro, IRD, INRA, UMR 5175 CEFE, Montpellier, France. – J.-F. Desmet, GRIFEM Groupe de Recherches et d'Information sur la Faune dans les Ecosystèmes de Montagne, Samoëns, France. – J. Blanch Casadesus, Generalitat de Catalunya, Dept Agricultura, Ramaderia, Pesca i Alimentació, Ripoll, Spain. – M. Arvin-Berod, OFB, Service Départemental de la Haute-Savoie, Sevrier, France.

Investigating how and why the life history and demographic traits of a species vary across its range is fundamental to understand its evolution and population ecology and then develop sustainable management recommendations. At the margins of a species' distribution range, populations are expected to exhibit a slower pace of life than in core areas, making them less able to withstand pressures that impact survival. To explore these questions, we estimated age and sex-dependent seasonal survival probabilities using 305 radio-tagged birds monitored over a 18-year period in two alpine rock ptarmigan populations at the southern limit of their distribution, one in the Alps and one in the Pyrenees. We also estimated fecundity of both populations and then conducted sensitivity analysis as well as population viability analyses using deterministic and stochastic population models. Annual survival probability was high in both populations (0.65 for adults and 0.60 for juveniles), but reproductive success was much lower in the Alps (0.55 chicks per hen in the Alps vs 1.19 in the Pyrenees). The results showed that adult survival was the most sensitive demographic parameter. While population in the Pyrenees was stable ($\lambda=1.01$; 0.87–1.16), the other in the Alps appeared to be strongly declining ($\lambda=0.81$; 0.72–0.91) and this difference was clearly driven by differences of fecundity. While our findings confirm that our peripheral populations are associated with a slower pace of life, they present the particularity to be situated both at the edge and at high altitude. A more systematic study of peripheral population at higher latitude or on island may provide new insight on inter-pop variations of pace of life that would be useful for manager of these cold-adapted species. Key-words: Life history traits, demography, matrix model, telemetry, population viability analysis, age-class survival, fecundity.

Investigating how and why demographic traits of a species vary across its range is fundamental to understand life history evolution and population ecology (Holt and Keitt 2005). The limits of a species' distribution provide natural laboratories to explore these questions (Kawecki 2008, Nadeau and Urban 2019). Because marginal populations occupy less favorable habitat, their demographic characteristics may vary from those located at the core of the species' distribution (Holt and Keitt 2000). Populations at margins are often more fragmented resulting in lower

and more variable density than populations in core habitats (Channell and Lomolino 2000, but see Sagarin et al. 2006). Consequently, they tend to be more prone to local extinctions due to environmental fluctuations and demographic stochasticity (Channell and Lomolino 2000, Hampe and Petit 2005, Angert 2006, Munilla et al. 2007, Kawecki 2008). Peripheral populations may use a strategy characterized by a longer lifespan and reduced annual productivity allowing spreading the reproductive effort over several years to lower the risk associated with harsh years (Stearns 1976, Gillespie 1977, Bennett and Owens 2002). Hence, marginal populations are expected to exhibit a slower pace of life than core populations (Hampe and Petit 2005).

Because life history strategies may differ across a species distribution, their populations' growth rate are also expected to varyingly be sensitive to changes in the demographic rates

This work is licensed under the terms of a Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY) <<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>. The license permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

(Saether et al. 2008). Understanding the variation in demographic rates that impact the growth rate may inform management plans. In exploited species, differences in life history strategies among populations can result in a potential risk of unsustainable hunting in peripheral populations if harvest management regulations are based on knowledge acquired from core populations, which have a different life history strategy. Populations with this fast life history pattern are indeed more sensitive to variation in fecundity than adult survival (Bennett and Owens 2002). In contrast, populations with a slow life history, such as peripheral populations, are expected to be more sensitive to changes in adult survival (Oli and Dobson 2003).

Arctic and alpine ptarmigan, *Lagopus* sp., are relevant subjects for studying demographic strategies and harvest tolerance along the core–periphery gradient (Ellison 1991, Sandercock et al. 2005b, Boakes et al. 2018) driven both by latitude and elevation (Balasubramaniam and Rotenberry 2016). They have large populations and wide distributions across Eurasia and North America. The peripheral populations occur in mountaintop refugia or in islands (McCarty 2001, Bech et al. 2009), and many are known to be declining. Ptarmigan at the southern extent appear to have declined earlier than in core populations (Storch 2000). While habitat loss and degradation seem to be the main causes, interactions with other threats, such as disturbance by human activity or climate change, remain poorly understood (Storch 2007).

Grouse are game birds and monitoring their populations has a long tradition in many parts of Europe and North America (Rogers 1963, Gates et al. 1968). Studies providing demographic parameters on arctic and alpine grouse in their core range are widespread, especially for cyclic northern populations: e.g. in Scotland (Watson et al. 1998), Norway (Unander et al. 2016), Iceland (Magnússon et al. 2004, Nielsen 2011), Alaska (Theberge and Bendell 1980) and Canada (Cotter 1999). In contrast, smaller mountain populations at the southern edge of the European range have been the subject of only few demographic studies (however see Caizergues 1997, Montadert and Leonard 2003, Novoa et al. 2008, Kobayashi and Nakamura 2013). This paucity of research stems from the fact that these are low density populations living at high altitudes, making field work particularly arduous (Imperio et al. 2013).

The rock ptarmigan *Lagopus muta* is a small-bodied grouse (male mass 448–880 g; female mass 406–700 g) occurring over a wide latitudinal range (Del Hoyo et al. 1994). While its distribution is continuous over large areas of North America and Russia (Supplementary material Appendix 1), rock ptarmigan is also present in several alpine areas in North America and in the southern mountains of Europe and Japan. Most populations inhabit subarctic or arctic lands above 60°N, where they exhibit major cyclic fluctuations caused by a well-studied combination of biotic factors and climatic variation (Watson et al. 1998, Moss and Watson 2001, Nielsen 2011). Spring population density in core areas is variable but generally high: e.g. 7–34 males per km² at some locations in Iceland (Gardarsson 1988) and 3–5 pairs per km² in Svalbard (Henden et al. 2017). A recent review of populations from seven arctic countries also indicated a mean density of males in spring around 4.3

per km², with high variations among the monitoring sites (range = [0.4, 17.1], Fuglei et al. 2019). Populations of the southern mountains of Europe tend to have medium to low density, varying from 1.5 to 6.7 per km² in the Austrian Alps (Nopp-Mayr and Zohmann 2008) and from 1.1 to 4.8 in northern French Alps, Italy and Switzerland (Desmet 1988a, Morscheidt 1994, Imperio et al. 2013).

A recent comparison of inter-population rock ptarmigan vital rates suggests a continuum from a relatively fast to a relatively slow pace of life along a latitudinal gradient (Unander et al. 2016). The same pattern has been documented in comparisons of closely related species of ptarmigan across biomes, with peripheral alpine populations exhibiting slower life history strategies (Sandercock et al. 2005a, b, Wilson and Martin 2011).

In our study, we aimed to test the hypothesis that peripheral populations of rock ptarmigan exhibit a slower pace of life than core populations. To do this, we estimated age and sex-dependent survival and fecundity parameters of two alpine rock ptarmigan populations at the southern edge of their distribution (one in the Alps and one in the Pyrenees), and then compared these estimations with recent results from core populations (Unander et al. 2016). We expected these two peripheral populations to exhibit higher survival and lower fecundity compared to northern core populations. In addition, we developed deterministic and stochastic population models to obtain insights on population trajectories and population growth rate sensitivity to demographic parameters.

Material and methods

Study areas

The study was conducted in the Pyrenees and Alps mountain ranges in France, located approximately 520 km apart (Fig. 1). We studied two subspecies of rock ptarmigan *Lagopus m. helvetica*, and *L. m. pyrenaica*, the first one living in the Alps and the second one in the Pyrenees. Our study areas in the northern Alps was the Haut Giffre massif (HG, 20 000 ha) and in the Pyrenees the Canigou Massif (CM, 27 000 ha). Additional data was also collected on adjacent massifs approximately 10–25 km from the study sites (Fig. 1). In both locations, rock ptarmigan occupy alpine habitats between 1850 and 2900 m a.s.l., dominated by ericaceous shrubs mixed with other dwarf alpine plants. However, the substrate and climate differ markedly between the two locations. The HG study area is a limestone plateau with abundant crevasses and small cliffs and is one of the wettest regions in the French Alps (mean annual precipitation 1666 mm at 700 m a.s.l.; Desmet 1988b). The CM study area is a succession of eroded plateaus and U-shaped valleys with large extents of gneiss scree and a relatively dry climate (850 mm at 1550 m a.s.l.), where woodlands of mountain pine *Pinus uncinata* occur at the lowest elevations of rock ptarmigan habitat. Hunting of rock ptarmigan was permitted during autumn from late September to mid-November in the department of Haute-Savoie (including HG) but was a minimal cause of death (annual hunting

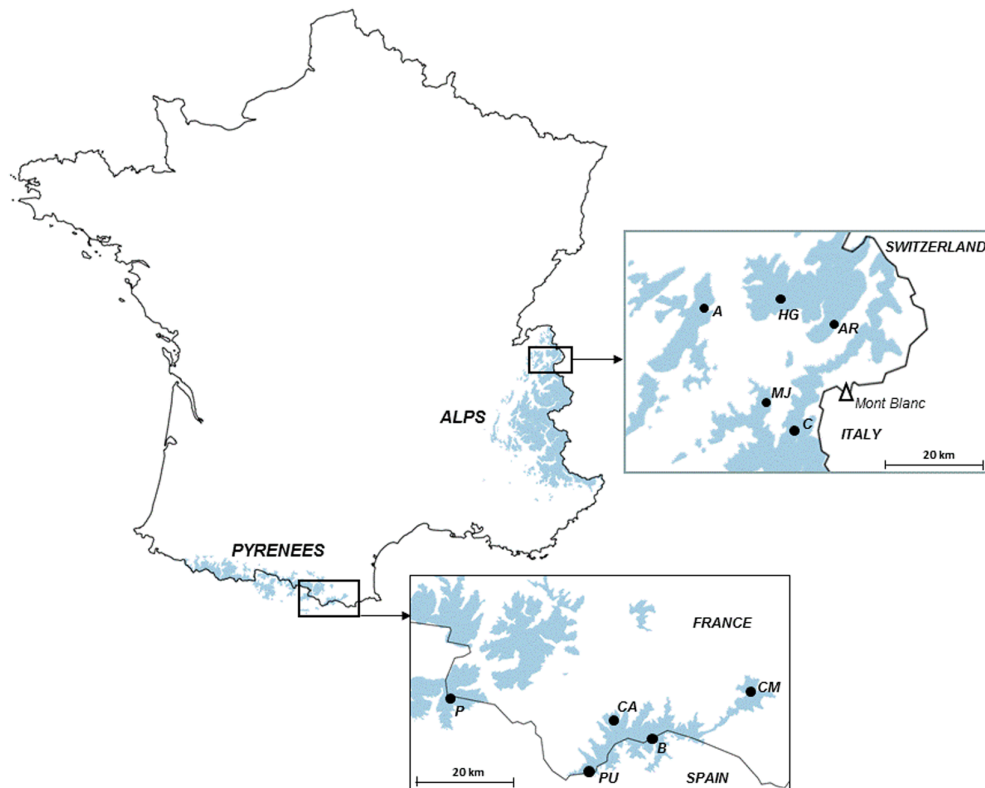


Figure 1. Maps of the two French mountain range where rock ptarmigan birds were captured, radioequipped and monitored to estimate survival and reproductive parameters, from 1999 to 2007. Light blue surfaces correspond to the potential rock ptarmigan distribution. Black dots represent capture sites within the study areas (northern Alps: A=Aravis, HG=Haut Giffre, AR=Aiguilles Rouges, MJ=Mont Joly, C=Contamines-Montjoie; eastern Pyrenees: P=Puigpedrós, PU=Puigmal, CA=Cambre d'Ase, B=Bastiments, CM=Canigou massif).

bag varying from 0 to 17 birds during the study period). On the contrary it was prohibited at CM and surrounding areas. During the study period, cattle and sheep grazing were moderate at the two locations, with stocking rates of around 0.05–0.10 animal unit month/ha (Novoa et al. 2011). Both areas are visited by a large number of hikers in July–August. The HG site includes a popular ski resort (Flaine-Grand Massif), which covers one-third of the study area, while CM is only sparsely frequented in winter. At both sites, the potential predators of adult rock ptarmigan are the golden eagle *Aquila chrysaetos*, goshawk *Accipiter gentilis*, peregrine falcon *Falco peregrinus*, Eurasian eagle-owl *Bubo bubo*, red fox *Vulpes vulpes*, pine marten *Martes martes*, stone marten *Martes foina* and stoat *Mustela erminea*. Potential nest predators are mainly the red fox, pine marten, stone marten, stoat, occasionally the alpine marmot *Marmota marmota*, northern raven *Corvus corax* and red-billed chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*.

Data collection

From 1999 to 2017, 305 rock ptarmigan were captured and fitted with 7–8.5-g necklace radio-transmitters (Holohil system, <3% of body mass) with an expected lifespan of 1–3 years. Each bird was weighted (before marking) and its age was determined by the amount of black pigment on the second and third outermost wing primaries (Weeden and Watson 1967, Ellison and Léonard 1996). Females

were classified as juveniles (0–7 months), yearlings (8–20 months) if the ninth wing primary (P9) had darker pigmentation than the eighth (P8), and as adults (>20 months) if P9 had the same or lighter pigmentation than P8. We considered chicks to be fully grown at the age of 4–5 weeks. We defined juveniles as young birds independent of parental care and less than 8 months old: thus birds moved from one age class to the next on 31 March (i.e. at the onset of the spring molt). Capture effort was comparable between the two areas (Supplementary material Appendix 2), and the most effective capture method was to lure brood-rearing females toward a net with a tape-recorded chick distress call (Brenot et al. 2002). The sample of radio-tagged individuals was female-biased (105 adult females versus 18 adult males at HG, and 68 females versus 6 males at CM). Juveniles (30 at HG and 78 at CM) were caught in the autumn (mostly September) by driving the brood toward a barrage of nets. In addition, several birds (13 adult females and 18 adult males at HG and 6 adult males at CM) were captured outside the rearing period using a net gun. Some previously equipped adult females were physically recaptured, either during reproduction (in order to change their transmitter – 35 birds) or during autumn (in order to change their transmitter – 3 birds, or in order to capture their chicks – 13 birds).

Birds were located at least once per month from the ground using a portable receiver (Yaesu, Custom Electronics or ICOM ICR20) and a handheld Yagi antenna. Loca-

tion monitoring intensity varied throughout the year, with a maximum of effort during reproduction and autumn dispersal (Supplementary material Appendix 3). Nests for the majority of birds were located using binoculars, from a distance of approximately five meters during incubation. Nests were not found for 18% of birds in the Alps, however it was unknown if nests were initiated or not based on our monitoring effort. Clutch size was rarely known. Brood size was recorded from hatching to the end of reproduction using both transmitter monitoring and counts with pointing dog at the end of August (Novoa et al. 2011). We considered that a female had a successful clutch when at least one egg hatched, and had successfully reared a brood when at least one chick fledged in late August.

Transmitter failure was characterized by a sudden ceasing of the signal, whereas the mortality sensor that activated after 12 h of immobility. Aerial surveys by fixed-wing aircraft were conducted one month after transmitter signal was lost. Nearly all birds whose transmitter stopped working prematurely have been observed using color banding, confirming the distinction between transmitter failure and mortality. We considered the date of bird death to be the median between the last 'alive' and the first 'dead' signal (CM: median 8.5 days; HG: 13.5 days, with the difference due to challenging access during winter). Dead birds were discovered and they were examined to determine the cause of mortality.

Data analysis

Survival analysis

We estimated monthly survival using multi-state capture-mark-recapture (CMR) models (Lebreton and Pradel 2002). The data consisted of monthly individual encounter histories from the date of capture to the date of death or radio failure. We applied right censoring on individuals whose transmitters stopped working, thus detection prob-

ability was always equal to 1. We grouped encounter occasions by season, according to the species' annual life cycle: [Apr–Aug] = breeding season, [Sep–Oct] = autumn dispersal and [Nov–Mar] = winter. We considered that the breeding season starts in April at the molting period, which also corresponds to pair formation (Scherini et al. 2003). The autumn period starts in September when family groups break up and juveniles begin to disperse (Favaron et al. 2006).

Individuals could be in nine mutually exclusive states (Fig. 2, Supplementary material Appendix 4). These states combined information on a bird's age class (juvenile: J, yearling: Y or adult: A and AR) and whether they were recently equipped or not (1: less than one month, 2+ two months or over). Female adults that were physically recaptured a second or third time were coded AR. The two last possible states were 'newly dead' (ND) and 'dead' (D) in order to model the detection probability of dead individuals (Lebreton et al. 1999). Hence, the nine states are J1, Y1, A1, J2, Y2, A2, AR, ND and D. At first capture, birds could be in one of the three following states: J1, Y1 or A1. The transition from one state to another from month t to $t+1$ was modeled through three successive steps: survival (φ), physical recapture (r) and ageing (a). The step of recapture here refers to radio-equipped birds that were physically recaptured a second or a third time. In our dataset, it included only adult females that were recaptured in order to mark their brood. Ageing refers to the transition from one age class to another, thus (a) was equal to 1 at occasions corresponding to the March–April transition (no captures from December to March) and 0 for other transitions.

Numerous studies conducted on radio-tagged grouse (Caizergues and Ellison 1998, Blomberg et al. 2018) have highlighted the potential for negative impacts of capturing, handling and marking on survival (Cotter and Gratto 1995) and/or reproduction (Erikstad 1979), while others have found no effect (Thirgood 1995, Hagen et al. 2006). Gen-

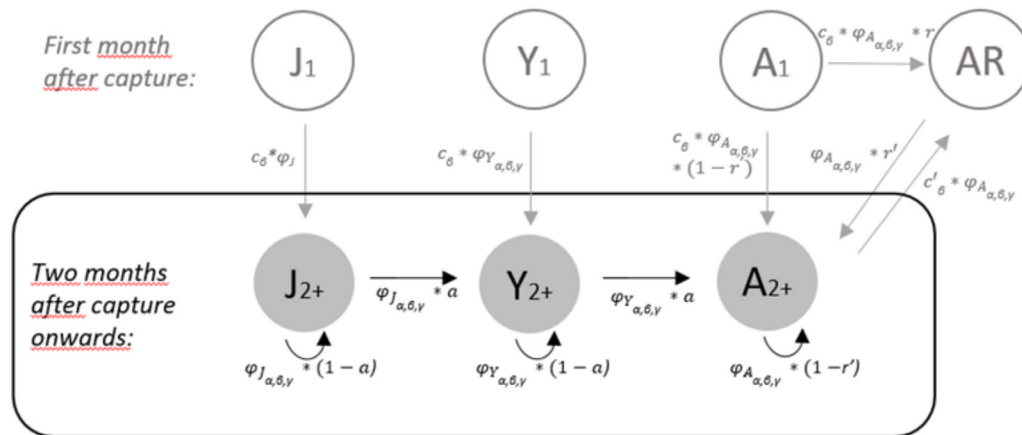


Figure 2. The complete post-breeding lifecycle used as base model (before model selection) in the survival analysis of radio-equipped rock ptarmigan in northern Alps and eastern Pyrenees from 1999 to 2007. We defined nine states combining information on the age class of the bird (juvenile: J, yearling: Y or adult: A and AR) and whether they were recently radio-equipped (1: less than one month ago, 2+ two months or more). The states AR represented female adults that were physically recaptured a second or third time. The last two possible states were 'newly dead' (ND) and 'dead' (D). A bird entered at state J1, Y1 or A1. The transition from one state to another from month t to $t+1$ was modeled through three successive steps: survival (φ), physical recapture (r and r') and ageing (a). Ageing was the transition from one age class to the next, thus (a) was equal to 1 at occasions corresponding to the transition March–April and 0 for other transitions (no capture from December to March). We tested several effects on survival probabilities: α season, β sex, γ site and finally coefficients c and c' that model capture effects.

erally, short-term effects on survival are right censored and individuals that died 2–4 weeks after release are excluded from the analysis (Caizergues 1997, Kaler et al. 2010). Thus, potentially inflating the survival as some birds may have died from natural causes. In our study, we modeled survival using ‘time since release’ as a temporal covariate. We applied an additive effect of first capture and physical recapture on survival to deal with the fact that captures occurred unevenly across months and seasons (A1 captures: 1.3% winter, 95.3% breeding period, 3.1% autumn; Y1 captures: 94.7% breeding period, 5.3% autumn; J1 captures: 97.2% autumn, 2.8% breeding period; R1 recaptures: 68.6% breeding period, 31.4% autumn). Consequently, the impact of capture on juvenile survival was extrapolated from the effect on yearlings and adults.

Model selection and parameter estimations were carried out using the E-SURGE program (2.1.4) (Choquet et al. 2009) and based on Akaike’s information criterion for small samples (AICc) (Burnham and Anderson 2002). We adopted a sequential backward selection procedure from a general model that included effects, as well as all interactions between effects, of 1) age and season on state at first capture, 2) state (A or AR) on physical recapture probability, 3) age, sex, season and site on natural survival rate, and lastly, 4) season and sex of the capture effect on survival following capture/recapture. We first simplified the effects on initial states, then on physical recapture probability, and finally on monthly survival. We progressively simplified the monthly survival estimation, first we tried to remove site effect, then age, then sex by season and finally season, always starting with interactions, this order being based on expert knowledge regarding the most important factors.

Analysis of breeding parameters

We estimated apparent nest success (the proportion of initiated nests that successfully hatched) using data from females that had been monitored since the beginning of the breeding season in March ($n=164$). We fitted generalized linear mixed models (GLMM), assuming binomial error with year and individual identity as random effects using the lme4 package. We tested for potential effects of age and site on both nest success and the proportion of hens with chicks at the end of August (hens with a successful nest and then at least one chick that survived through the rearing period). Next, we looked for potential effects of age (yearling versus adult) and site on the number of chicks per hen, but only for females with at least one chick in late August ($n=154$). We fitted a GLMMs assuming truncated Poisson error with year as a random effect and the number of hens as an offset using the glmmTMB package (Brooks et al. 2017) in R ver. 3.4.4 (<www.r-project.org>). All reproductive parameters model selections were done using ANODEV.

Matrix population model and population viability analysis

To build the matrix population model, we used estimates from the best model obtained on survival and reproduction above. Hence, because, neither survival nor reproduction varied significantly between yearlings and adults we grouped them, ending up with only two age classes: juveniles and yearling-adults (below referred to as adults). We built a two-

age-class post-breeding female-based matrix model to estimate the population growth rate at each site (Caswell 2006). Variation in the size and age structure of a population from time t to $t+1$ was computed from:

$$n_{t+1} = A \times n_t$$

where n was a vector describing the age structure of the population and A was the population projection matrix below:

$$A: \begin{bmatrix} sj \times bp \times Nbc \times \frac{1}{2} & sa \times bp \times Nbc \times \frac{1}{2} \\ sj & sa \end{bmatrix}$$

where sa was the yearly survival of adults and yearlings and sj the yearly survival of juveniles (from September to August); bp was the proportion of hens with chicks at the end of August and $Nbc \times 1/2$ was the number of juvenile females per brood assuming a balanced sex ratio at fledging.

Following the model selection performed using E-SURGE, we coded the best model for the survival analysis in Bayesian using JAGS (4.2.0 Plummer 2015). We derived annual survival (sj and sa) from the product of monthly survival. Fecundity (f) was defined as the product of $bp \times Nbc \times 1/2$. We modeled the proportion of hens with chicks (bp) using a binomial distribution, and brood size (Nbc) using a zero-truncated Poisson distribution. We then jointly coded likelihoods for survival and fecundity estimations along with the matrix model. We used Markov chain Monte Carlo (MCMC) methods to obtain the posterior distributions of the parameters of interest, with vague prior distributions for all the parameters to reflect little prior knowledge. We ran three chains of 100 000 iterations with 50 000 burn-in iterations and a thinning of 9. We checked for convergence by visualizing the mixing of chains and using the Brooks–Rubin–Gelman diagnostic (Brooks and Gelman 1998). We first ran a deterministic model using constant values for sj , sa , bp and Nbc over the years, retrieving parameter estimations from each iteration of the MCMC chain. The deterministic model allowed us to estimate, for both sites, population growth rates (the dominant eigenvalue), reproductive values, stable-age distributions, generation times and elasticities, using the popbio package (Stubben and Milligan 2007) in R (<www.r-project.org>). We also looked at elasticities of lambda to the lower-level parameters (sa , sj , bp and Nbc), keeping in mind that these elasticities do not sum to unity and thus cannot directly be interpreted as absolute contributions to lambda (Caswell 2006).

In a second step, we introduced environmental stochasticity in the model by allowing the matrix A to be drawn each year from the posterior distributions of each demographic parameter. Such a modeling approach intentionally mixed environmental stochasticity and sampling variance. We simulated 1000 population trajectories over 40 years and then calculated extinction risk and the median time to extinction (Morris and Doak 2004). We fixed the initial number of females in a population to 100, which we assumed corresponds to the minimum size of the study population based on the number of territories. We applied an initial age ratio

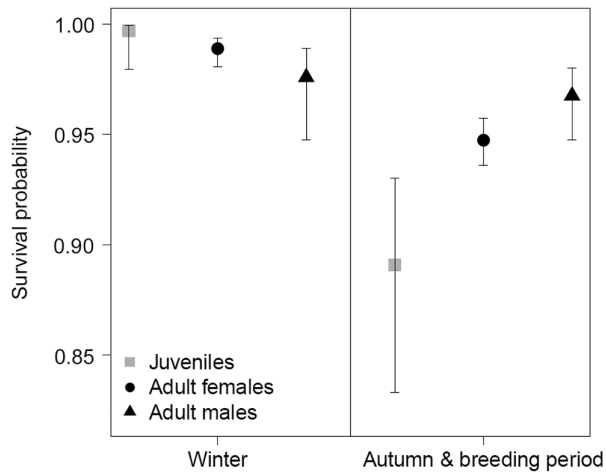


Figure 3. Seasonal monthly survival rates (95% CI) of 305 radio-equipped rock ptarmigans (juveniles $n=108$, adult females $n=173$, adult males $n=24$), estimated from the multi-event model, from 1999 to 2017 at both study sites (survival was comparable in the northern Alps and in the eastern Pyrenees). Presented survivals take into account correction for short-term capture effect.

of 75% adults and 25% juveniles, based on observations during the study period of July–August. Because we lack proper information to deal with it, we did not include density dependence in our models. Our study design allowed us to take into account emigration, since the location of birds was known and no bird left the study area. However, we had no information about immigration.

Results

Survival analysis

The best model from the selection procedure included the effects of age and season on initial state and of age, sex and season on survival probability (Supplementary material Appendix 4). The best model did not include any site effect; however, survival during the first month after release was different from base survival. We did not find any impact of site or sex on the capture effect.

Monthly survival probability was similar between yearlings and adults (hereafter, adult survival). Moreover, the best model included similar monthly survival probability for the breeding period and autumn for both juveniles and adults. However, compared to these two seasons, monthly survival probability in winter was about 2% higher for adults and 10% higher for juveniles (Fig. 3). During winter, juveniles survival was higher than adults

(+2% per month, adult female = 0.99, IC 0.98–0.99; adult male = 0.98, IC 0.95–0.99; juvenile = 1.00, IC 0.98–1.00). In contrast, juvenile monthly survival probability was 11.46% lower than that of adults during the breeding period and autumn (juvenile = 0.89, CI 0.83–0.93; adult female = 0.95, CI 0.46–0.96; adult male = 0.97, IC 0.95–0.98).

Despite the relatively low number of adult males sampled, we found marginal effects of sex on adult monthly survival probability, which varied between seasons. Adult male monthly survival probability was slightly higher than that of females during the breeding period and autumn (female = 0.95, 95% CI 0.94–0.96; male = 0.97, 95% CI 0.95–0.98), but lower during winter (female = 0.99, 95% CI 0.98–0.99; male = 0.98, 95% CI 0.95–0.99). Derived annual survival probability for adult and yearling males was on average 11% higher than annual survival probability for adult and yearling females, however, the 95% CI overlapped. Monthly survival probability in the month following initial capture, as well as following physical recapture in the breeding period, was 9% lower compared to the monthly survival probability one month after the capture and later ($\beta_{\text{capture}} = -3.99$, 95% CI 4.30–3.69; $\beta_{\text{recapture}} = -3.09$, 95% CI -3.91 to -2.27). However, monthly survival immediately after physical recapture in autumn was equal to one because all birds survived ($n=16$).

Analysis of breeding parameters

We found no significant effect of age on nest success (Supplementary material Appendix 6, $\beta = -0.09$, SE = 0.43, $z_{\text{value}} = -0.20$, $p = 0.84$; Yearlings: mean = 0.56, SE = 0.01; Adults: mean = 0.58, SE = 0.01). We found a marginally significant effect of site, as nest success was 22% lower at HG than at CM ($\beta = -0.56$, SE = 0.33, $z_{\text{value}} = -1.73$, $p = 0.08$, HG: mean = 0.51, SE = 0.002; CM: mean = 0.65, SE = 0.002). The proportion of hens with chicks at the end of August did not differ according to age ($\beta = -0.02$, SE = 0.46, $z_{\text{value}} = -0.05$, $p = 0.96$; HG: mean = 0.30, SE = 0.02; CM: mean = 0.29, SE = 0.01), but differed between sites, with almost twice as much at CM than at HG (Table 1, $\beta = 0.88$, SE = 0.35, $z_{\text{value}} = 2.50$, $p = 0.01$). The brood size of hens with chicks at the end of August did not vary with age ($\beta = -0.003$, SE = 0.13, $z_{\text{value}} = -0.02$, $p = 0.98$; HG: mean = 2.76, SE = 0.03; CM: mean = 2.81, SE = 0.03), but was almost twice as high at CM than at HG (Table 1, $\beta = 0.20$, SE = 0.10, $z_{\text{value}} = 1.96$, $p = 0.05$). Our models converged and had minimal overdispersion (~ 1.1) in the truncated Poisson.

Table 1. Median rates of demographic parameters (derived quantities from posterior densities) with credibility intervals (CI) from the deterministic demographic models for the two sites (CM Canigou massif and HG Haut Giffre).

Parameter	CM median (95% CI)	HG median (95% CI)
ϕ_{YAy} adult female yearly survival		0.65 (0.59–0.70)
ϕ_{YJy} juvenile yearly survival		0.60 (0.51–0.67)
bp Proportion of hens with chicks in late August	0.39 (0.29–0.51, $n=74$)	0.22 (0.14–0.31, $n=90$)
Nbc Number of chicks per brood in late August	3.06 (2.67–3.49, $n=78$)	2.49 (2.13–2.9, $n=76$)

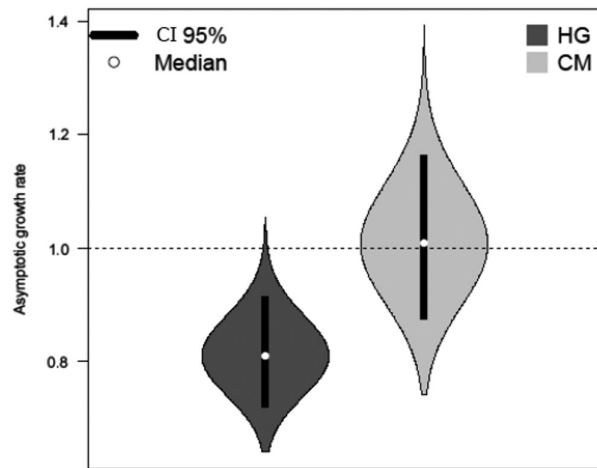


Figure 4. Asymptotic population growth rates from 1999 to 2017 of rock ptarmigan populations at Haut Giffre (HG, dark grey) and Canigou Massif (CM, light grey) obtained with the deterministic model that combined both the models of survival and reproduction. The outer shape represents the posterior distribution of parameters. The inner black line represents the 95% credibility interval. The central white dot represents the median value.

Matrix population model and population viability analysis

Deterministic model

Our demographic models revealed contrasting population dynamics between the two sites, where λ at CM indicated stable population (median = 1.01; 95% CI = 0.87–1.16, Fig. 4, Table 2). Alternatively, λ at HG suggested a declining population (median = 0.81; 95% CI = 0.72–0.91). Generation time was about 11% higher at HG than at CM (4.94 and 4.41 respectively, Table 2). Adults were the dominant age class at both sites, but the stable age structure differed with nearly twice the proportion of juveniles at CM (39%) versus HG (20%). The elasticity of λ to the lower-level parameters indicated that changes in adult survival were affecting λ (Table 2). Adult survival elasticity accounted for ~66% of λ variations at HG, but ~50% at CM.

Stochastic model

After modeling 1000 population trajectories, estimates indicated that the risk of extinction after 40 years was null at CM, whereas it was 100% at HG (Fig. 5). With an initial

Table 2. Median rates of parameters (derived quantities from posterior densities) with credibility intervals (CI) from the deterministic demographic models for the two sites (CM Canigou massif and HG Haut Giffre).

Parameter	CM median (95% CI)	HG median (95% CI)
λ Asymptotic growth rate	1.01 (0.87–1.16)	0.81 (0.72–0.91)
Gt Generation time	4.41 (4.16–4.72)	4.94 (4.46–5.65)
E ϕ YA Elasticity adult survival	0.65 (0.57–0.72)	0.80 (0.73–0.87)
E ϕ J Elasticity juvenile survival	0.35 (0.28–0.43)	0.20 (0.13–0.27)
E f Elasticity fecundity	0.35 (0.28–0.43)	0.20 (0.13–0.27)

population size of 100 females, the median time to extinction at HG was 23 years. The median stochastic λ resulting from the 1000 trajectories was comparable to the asymptotic λ obtained with deterministic models: 0.811 (SD = 0.007) at HG and 1.01 (SD = 0.01) at CM.

Discussion

Based on the monitoring of more than 300 individuals over 18 years from two alpine rock ptarmigan populations at the southern margin of the species' European distribution, our results indicated high annual survival at both sites compared to estimates for core populations. As expected, the opposite pattern was found for fecundity where mean brood size was low at both sites compared to what is known in arctic populations. Consistent with our hypothesis, the pace of life was thus slower in southern peripheral populations than in the northern core populations. Thus, peripheral populations were more sensitive to changes in adult survival than those in the core. These patterns were manifested in contrasting estimates of λ for our two study populations.

Short-term impact of radio-tagging on survival

Radio-tagging estimation of survival relies on the assumption that transmitters do not influence demographic rates (Pollock et al. 1989, Hagen et al. 2006). Previous studies on grouse species have observed negative impacts of this marking method on survival and/or reproduction (Erikstad 1979, Caizergues and Ellison 1998). We developed an innovative modeling method to test a potential short-term capture effect on survival directly by modeling its effect on survival. We also explored the hypothesis that the impact of capture/physical recapture on survival would be noticeable over several months by using a more complex model based on 17 states (Supplementary material Appendix 5). This analysis showed that only the first month after the recapture present a different survival probability. Survival probability immediately after breeding season capture was on average 9–10% lower than survival probability not following capture. The magnitude of this negative impact is quite low compared to that highlighted in a previous study on rock ptarmigan in Canada (Cotter and Gratto 1995), where they found that radio-equipped adult males had a survival rate about 20–38% lower than leg-banded birds during the month of June. We estimated the impact of capture on survival by comparing survival immediately after the first capture with the survival of birds during the whole season and of the years after. However, in our study first captures were biased towards brood-rearing females, which are known to have lower survival than non-brood hens. Thus, our study design may overestimate the impact of capture on survival. Females recaptured during the breeding period that were handled in order to change their transmitter had similar mortality rates to that following initial capture. The 16 females recaptured during autumn survived the first month after release, however, only three were fitted with new transmitters, the remainder were only lured to catch their chicks. We cannot conclude whether this higher survival in autumn is related to body condition or reduced stress related to brooding older chicks.

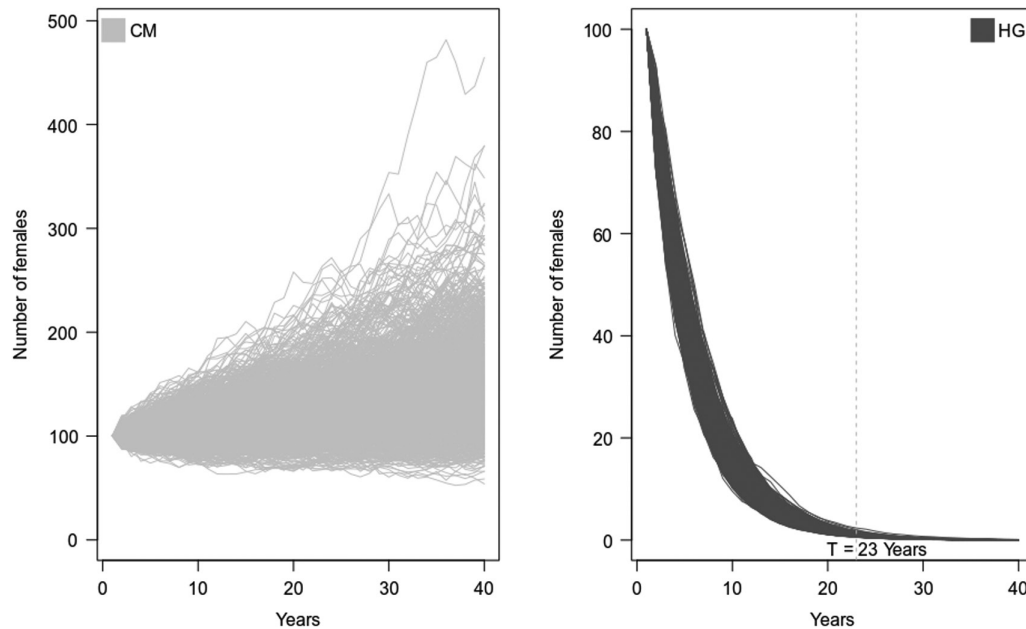


Figure 5. Population trajectories predicted for the next 40 years by the stochastic model for the Canigou massif (CM, left) and Haut Giffre (HG, right), that combined both the models of survival and reproduction, with an initial population of 100 females. Parameter values were derived each year from the posterior distributions. ‘T = 23’ corresponds to the median extinction rate at HG.

Contrasting population trajectories

Our findings suggested that the population at CM was stable, and the one at HG was declining. The asymptotic λ obtained at CM ($\lambda = 1.01$) was consistent with annual spring counts of males and late summer counts of adults and young, which indicated a slight decline (<1% per year) from 2000 to 2009 (<www.observatoire-galliformes-montagne.com>). Spring counts at HG indicated a decline (4% per year) (Calenge 2011, Novoa et al. 2014), but our estimates indicated a 19% annual decline. We speculate that asymmetrical dispersion may explain this difference between the estimated λ and observations from counts. Source–sink dynamics seem a common feature of grouse populations in anthropogenic, fragmented landscapes (Kiroł et al. 2015). Previous studies on white-tailed ptarmigan have shown the importance of external recruitment on the persistence of small populations (Martin et al. 2000).

We did not find measurable difference in survival between our two sites. Alternatively, we detected strong differences in breeding success that explained the contrasting trajectories of our populations. We found a 30% lower nest success, and productivity (i.e. chicks per hen and brood size) two times lower at HG than at CM. These results indicated that breeding failure was much higher at HG and throughout the reproductive period. We speculate that a succession of years with an unfavorable climate, especially due to rainfall during the chick-rearing period in the Alps lead to this low reproductive success. Additionally, bird body condition in the Alps was poor compared to the Pyrenees (Novoa et al. 2008, Kobayashi and Nakamura 2013). Breeding failure could be related to a divergence in predator community related to the large ski resort in HG that may foster generalist predators (Watson and Moss 2004).

Sex, age and seasonal-dependent variations of survival probabilities

Our results showing variation in survival between sexes and seasons are consistent with those of other studies. Monthly survival was higher in winter compared to autumn or breeding period. This seasonal pattern of survival is consistent to what has been observed in Norway for the willow ptarmigan (Sandercock et al. 2011). Mountain populations’ natural mortality was highest during autumn movements and nesting due to predation by gyrfalcons *Falco rusticolus*, while lower for coastal populations with wintering falcons (Brøseth et al. 2012). We suspect a comparable pattern in our mountain populations with a decrease in the occurrence of mammalian predators and raptors during winter. We also found that adult male monthly survival was marginally higher than females during autumn and the breeding period, but the opposite occurred in winter. Generally, females are more exposed to predation during reproduction (from June to August), and males are more vulnerable during territorial defense (from March to June, Hannon et al. 2003).

Slow pace of life in peripheral populations of rock ptarmigan

As expected, our annual survival estimates were high (female=0.65) compared to previous estimates for northern populations of rock ptarmigan (range=0.40–0.65, Unander et al. 2016). However, we found the opposite pattern for fecundity: mean brood size in late August turned out to be low at both sites (2.5 at HG and 3.0 at CM) in comparison with arctic populations (from 5.5 to 7.1 in Svalbard; Steen and Unander, 1985). Our results support the hypothesis that these southern populations exhibit survivor strategies of

the 'slow-fast continuum' within this species (Unander et al. 2016). With higher survival and reduced annual fecundity, the generation times estimated at both sites (Alps=4.94 years, Pyrenees=4.41 years) were about 43% higher than those reported for rock ptarmigan in Canada (2.61 years; Wilson and Martin 2012). In addition, adults were the dominant age class at both sites (60–80%) in contrast to northern populations (70–83% of young; Magnússon et al. 2004, Novoa et al. 2008). Demographic strategies based on a longer lifespan allow reproductive efforts to be distributed over time, lessening the consequences of the occasional year of reproductive failure (Stearns 1976, Gillespie 1977, Bennett and Owens 2002). The populations we studied are inevitably more sensitive than northern populations to changes in survival compared to changes in reproduction. The slow demography of our study populations make them less able to tolerate disproportional mortality to adults (i.e. excessive predation or harvesting rates) compared to populations from core areas (Lebreton 2005, Péron 2013, Okamoto 2018).

Conclusion

We confirmed our hypothesis indicating that peripheral population was associated with a slower pace of life compared to core populations. Nevertheless, our two populations were unique because they were situated at their distributional limits and at high altitude. The importance of interactive effects across elevation and latitude on life history-traits for precocial birds in temperate regions cannot be ignored (Balasubramaniam and Rotenberry 2016). Indeed, latitude determines the altitude at which preferred ptarmigan habitats occur (Unander et al. 2016, Balasubramaniam and Rotenberry 2016). Arctic and alpine habitats are both characterized by short breeding seasons, cold temperatures, limited food availability and potentially high predation rates. However, day length and breeding prospect duration differs drastically during the breeding period along the latitudinal gradient (Sandercock et al. 2005b). Therefore, the disentangling of the respective influence of latitude versus position at the periphery or core was not totally possible in our study.

Acknowledgements – We would like to thank Laurence Ellison, whose encouragement to develop the study and useful advice and help throughout the project was greatly appreciated. We are also extremely grateful for the time and assistance of the many students and volunteers who helped collect field data, and for the support of Geoffrey Garcel, Sébastien Bernard, Olivier Zermatten, Jérôme Sentilles, Michel Bouchard, Edith Resseguier, Jordi Gracia Moya, Jean-François Brenot, Pierre Mach, the officers of the French National Agency for Hunting and Wildlife, and the rangers of the Natural Reserves of Haute-Savoie and Pyrénées Orientales and of the Generalitat of Catalunya. We would also like to thank Roger Pradel and Rémi Choquet for their advice on the design of the survival CMR model.

References

Angert, A. L. 2006. Demography of central and marginal populations of monkeyflowers (*Mimulus cardinalis* AND *M. lewisii*). – *Ecology* 87: 2014–2025.

- Balasubramaniam, P. and Rotenberry, J. T. 2016. Elevation and latitude interact to drive life-history variation in precocial birds: a comparative analysis using galliformes. – *J. Anim. Ecol.* 85: 1528–1539.
- Bech, N. et al. 2009. Population genetic structure of rock ptarmigan in the 'sky islands' of French Pyrenees: implications for conservation. – *Anim. Conserv.* 12: 138–146.
- Bennett, P. and Owens, I. 2002. Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems and extinction. – Oxford Univ. Press.
- Blomberg, E. J. et al. 2018. Detecting capture-related mortality in radio-marked birds following release. – *ACE* 13: art5.
- Boakes, E. H. et al. 2018. Examining the relationship between local extinction risk and position in range: extinction risk and position in range. – *Conserv. Biol.* 32: 229–239.
- Brenot, J. F. et al. 2002. Mise au point d'une méthode de capture des poules de lagopède alpine *Lagopus mutus* accompagnées de jeunes. – *Alauda* 70: 190–191.
- Brooks, S. P. and Gelman, A. 1998. General methods for monitoring convergence of iterative simulations. – *J. Comput. Graph. Stat.* 7: 434.
- Brooks, M. E. et al. 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. – *R J.* 9: 378–400.
- Brøseth, H. et al. 2012. Temporal quota corrections based on timing of harvest in a small game species. – *Eur. J. Wildl. Res.* 58: 797–802.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. A practical information-theoretic approach. – Springer.
- Caizergues, A. 1997. Survival of black grouse *Tetrao tetrix* in the French alps. – *Wildl. Biol.* 3: 177–186.
- Caizergues, A. and Ellison, L. 1998. Impact of radio-tracking on black grouse *Tetrao tetrix* reproductive success in the French Alps. – *Wildl. Biol.* 4: 205–212.
- Calenge, C. 2011. Estimation des tendances d'évolution des effectifs du lagopède alpin. – Technical report, Observatoire des Galliformes de Montagne.
- Caswell, H. 2006. Matrix population models. El-Shaarawi, A. H. and Piegorisch, W. W. (eds), *Encyclopedia of environmetrics*. Wiley, pp. vam006m.
- Channell, R. and Lomolino, M. V. 2000. Dynamic biogeography and conservation of endangered species. – *Nature* 403: 84–86.
- Choquet, R. et al. 2009. Program E-Surge: a software application for fitting multievent models. – In: Thomson, D. L. et al. (eds), *Modeling demographic processes in marked populations*. Springer, pp. 845–865.
- Cotter, R. C. 1999. The reproductive biology of rock ptarmigan (*Lagopus mutus*) in the central Canadian Arctic. – *Arctic* 23–32.
- Cotter, R. C. and Gratto, C. J. 1995. Effects of nest and brood visits and radio transmitters on rock ptarmigan. – *J. Wildl. Manage.* 59: 93–98.
- Del Hoyo, J. et al. 1994. Handbook of the birds of the world. – Lynx Edicions.
- Desmet, J.-F. 1988a. Densité de peuplement en période de reproduction, du Lagopède alpin (*Lagopus mutus helveticus*, Thieneman 1829) en haute vallée du Giffre (Haute-Savoie). – *Gibier Faune Sauvage* 5: 447–458.
- Desmet, J.-F. 1988b. Le Lagopède alpin (*Lagopus mutus helveticus*, Thieneman 1829) dans les Alpes françaises septentrionales ; descriptif de l'habitat en haute vallée du Giffre (Haute-Savoie, France). – Actes du colloque Galliformes de Montagne, O.N.C., pp. 129–161.
- Ellison, L. N. 1991. Shooting and compensatory mortality in tetraonids. – *Ornis Scand.* 22: 229–240.
- Ellison, L. and Léonard, P. 1996. Validation d'un critère d'âge chez le lagopède alpin (*Lagopus mutus*) et sexe et âge ratios dans des tableaux de chasse des Alpes et des Pyrénées. – *Gibier Faune Sauvage* 13: 1495–1510.

- Erikstad, K. E. 1979. Effects of radio packages on reproductive success of willow grouse. – *J. Wildl. Manage.* 43: 170.
- Favaron, M. et al. 2006. Spacing behavior and habitat use of rock ptarmigan *Lagopus mutus* at low density in the Italian Alps. – *J. Ornithol.* 146: 618–628.
- Fuglei, E. et al. 2019. Circumpolar status of Arctic ptarmigan: population dynamics and trends. – *Ambio* 49: 749–761.
- Gardarsson, A. 1988. Cyclic population changes and some related events in rock ptarmigan in Iceland. – In: Bergerud, A. T. and Gratson, M. W. (eds), *Adaptive strategies and population ecology of northern grouse*. Univ. of Minnesota Press, pp. 300–329.
- Gates, C. E. et al. 1968. Line transect method of estimating grouse population densities. – *Biometrics* 24: 135.
- Gillespie, J. H. 1977. Natural selection for variances in offspring numbers: a new evolutionary principle. – *Am. Nat.* 111: 1010–1014.
- Hagen, C. A. et al. 2006. Radiotelemetry survival estimates of lesser prairie-chickens in Kansas: are there transmitter biases? – *Wildl. Soc. Bull.* 34: 1064–1069.
- Hampe, A. and Petit, R. J. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters: rear edges and climate change. – *Ecol. Lett.* 8: 461–467.
- Hannon, S. J. et al. 2003. Differential seasonal mortality of the sexes in willow ptarmigan *Lagopus lagopus* in northern British Columbia, Canada. – *Wildl. Biol.* 9: 317–326.
- Henden, J.-A. et al. 2017. Changed Arctic-alpine food web interactions under rapid climate warming: implication for ptarmigan research. – *Wildl. Biol.* 2017: wlb.00240.
- Holt, R. D. and Keitt, T. H. 2000. Alternative causes for range limits: a metapopulation perspective. *Ecol. Lett.* 3: 41–47.
- Holt, R. D. and Keitt, T. H. 2005. Species' borders: a unifying theme in ecology. – *Oikos* 108: 3–6.
- Imperio, S. et al. 2013. Climate change and human disturbance can lead to local extinction of alpine rock ptarmigan: new insight from the western Italian Alps. – *PLoS One* 8: e81598.
- Kaler, R. S. A. et al. 2010. Demography of a reintroduced population of Evermann's rock ptarmigan in the Aleutian islands. – *Wilson J. Ornithol.* 122: 1–14.
- Kawecki, T. J. 2008. Adaptation to marginal habitats. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 39: 321–342.
- Kirol, C. P. et al. 2015. Identifying greater sage-grouse source and sink habitats for conservation planning in an energy development landscape. – *Ecol. Appl.* 25: 968–990.
- Kobayashi, A. and Nakamura, H. 2013. Chick and juvenile survival of Japanese rock ptarmigan *Lagopus muta japonica*. – *Wildl. Biol.* 19: 358–367.
- Lebreton, J.-D. 2005. Dynamical and statistical models for exploited populations. – *Aust. N. Z. J. Stat.* 47: 49–63.
- Lebreton, J. D. and Pradel, R. 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. – *J. Appl. Stat.* 29: 353–369.
- Lebreton, J.-D. et al. 1999. Competing events, mixtures of information and multistratum recapture models. *Bird Study* 46: S39–S46.
- Magnússon, K. G. et al. 2004. Population cycles in rock ptarmigan *Lagopus muta*: modelling and parameter estimation. – *Raunvísindastofnun Háskólans*.
- Martin, K. et al. 2000. Recruitment, dispersal and demographic rescue in spatially-structured white-tailed ptarmigan populations. – *Condor* 102: 503–516.
- McCarty, J. P. 2001. Ecological consequences of recent climate change. – *Conserv. Biol.* 15: 320–331.
- Montadert, M. and Leonard, P. 2003. Survival in an expanding hazel grouse *Bonasa bonasia* population in the southeastern French Alps. – *Wildl. Biol.* 9: 357–364.
- Morris, W. F. and Doak, D. F. 2004. Buffering of life histories against environmental stochasticity: accounting for a spurious correlation between the variabilities of vital rates and their contributions to fitness. – *Am. Nat.* 163: 579–590.
- Morscheidt, J. 1994. Densités au printemps et succès de la reproduction chez le lagopède alpin *Lagopus mutus* dans la réserve domaniale du Mont Vallier (Ariège, France). – *Alauda* 62: 123–132.
- Moss, R. and Watson, A. 2001. Population cycle in birds of the grouse family (Tetraonidae). – *Adv. Ecol. Res.* 32: 53–111.
- Munilla, I. et al. 2007. Are edge bird populations doomed to extinction? A retrospective analysis of the common guillemot collapse in Iberia. – *Biol. Conserv.* 137: 359–371.
- Nadeau, C. P. and Urban, M. C. 2019. Eco-evolution on the edge during climate change. – *Ecography* 42: 1280–1297.
- Nielsen, O. 2011. Gyrfalcon population and reproduction in relation to rock ptarmigan numbers in Iceland. – *Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World* 2: 21–48.
- Nopp-Mayr, U. and Zohmann, M. 2008. Spring densities and calling activities of rock ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) in the Austrian Alps. – *J. Ornithol.* 149: 135–139.
- Novoa, C. et al. 2008. Effect of weather on the reproductive rate of rock ptarmigan *Lagopus muta* in the eastern Pyrenees. – *Ibis* 150: 270–278.
- Novoa, C. et al. 2011. Demographic traits of two alpine populations of rock ptarmigan. – *Ecology, conservation and management of grouse*. Published for the Cooper Ornithological Society, p. 267.
- Novoa, C. et al. 2014. Le Lagopède en Haute Savoie, biologie des populations et impact des activités humaines. – Publication ONCFS/Asters/GRIFEM.
- Okamoto, D. K. 2018. Spatial variation in exploited metapopulations obscures risk of collapse. – *Ecol. Appl.* 30: e02051.
- Oli, M. K. and Dobson, F. S. 2003. The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: cole's prediction revisited. – *Am. Nat.* 161: 422–440.
- Péron, G. 2013. Compensation and additivity of anthropogenic mortality: life-history effects and review of methods. – *J. Anim. Ecol.* 82: 408–417.
- Plummer, M. 2015. JAGS Ver. 4.0.0 user manual. – <<http://sourceforge.net/projects/mcmc-jags>>.
- Pollock, K. H. et al. 1989. Survival analysis in telemetry studies: the staggered entry design. – *J. Wildl. Manage.* 53: 7–15.
- Rogers, G. E. 1963. Blue grouse census and harvest in the United States and Canada. – *J. Wildl. Manage.* 27: 579–585.
- Saether, B.-E. et al. 2008. Geographical gradients in the population dynamics of North American prairie ducks. – *J. Anim. Ecol.* 77: 869–882.
- Sagarin, R. D. et al. 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. – *Trends Ecol. Evol.* 21: 524–530.
- Sandercock, B. K. et al. 2005a. Demographic consequences of age-structure in extreme environments: population models for arctic and alpine ptarmigan. – *Oecologia* 146: 13–24.
- Sandercock, B. K. et al. 2005b. Life history strategies in extreme environments: comparative demography of arctic and alpine ptarmigan. – *Ecology* 86: 2176–2186.
- Sandercock, B. K. et al. 2011. Is hunting mortality additive or compensatory to natural mortality? Effects of experimental harvest on the survival and cause-specific mortality of willow ptarmigan: harvest and ptarmigan survival. – *J. Anim. Ecol.* 80: 244–258.
- Scherini, G. C. et al. 2003. Social behaviour, reproductive biology and breeding success of Alpine ptarmigan *Lagopus mutus helveticus* in northern Italy. – *Ardea* 91: 11–23.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. – *Q. Rev. Biol.* 51: 3–47.
- Steen, J. B. and Unander, S. 1985. Breeding biology of the Svalbard rock ptarmigan *Lagopus mutus hyperboreus*. – *Ornis Scand.* 16: 191–197.

- Storch, I. 2000. Conservation status and threats to grouse worldwide: an overview. – *Wildl. Biol.* 6: 195–204.
- Storch, I. 2007. Conservation status of grouse worldwide: an update. – *Wildl. Biol.* 13: 5–12.
- Stubben, C. and Milligan, B. 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. – *J. Stat. Softw.* 22: 1–23.
- Theberge, J. B. and Bendell, J. F. 1980. Differences in survival and behaviour of rock ptarmigan (*Lagopus mutus*) chicks among years in Alaska. – *Can. J. Zool.* 58: 1638–1642.
- Thirgood, S. J. 1995. Effects of necklace radio transmitters on survival and breeding success of red grouse. – *Wildl. Biol.* 1: 121–126.
- Unander, S. et al. 2016. Populations on the limits: survival of Svalbard rock ptarmigan. – *J. Ornithol.* 157: 407–418.
- Watson, A. and Moss, R. 2004. Impacts of ski-development on ptarmigan (*Lagopus mutus*) at Cairn Gorm, Scotland. – *Biol. Conserv.* 116: 267–275.
- Watson, A. et al. 1998. Population dynamics of Scottish rock ptarmigan cycles. – *Ecology* 79: 1174–1192.
- Weeden, R. B. and Watson, A. 1967. Determining the age of rock ptarmigan in Alaska and Scotland. – *J. Wildl. Manage.* 31: 825–826.
- Wilson, S. and Martin, K. 2011. Life-history and demographic variation in an alpine specialist at the latitudinal extremes of the range. – *Popul. Ecol.* 53: 459–471.
- Wilson, S. and Martin, K. 2012. Influence of life history strategies on sensitivity, population growth and response to climate for sympatric alpine birds. – *BMC Ecol.* 12: 9.

Supplementary material (available online as Appendix wlb-00628 at <www.wildlifebiology.com/appendix/wlb-00628>). Appendix 1–6.

Supplementary materials: Life on the edge: common slow pace of life but contrasted trajectories of alpine rock ptarmigan populations at their southern margin

APPENDIX 1: Geographical breeding distribution of the rock ptarmigan (*Lagopus muta*). Stars indicate the position of our two study sites: Canigou massif (CM) in the French Pyrenees and Haut Giffre (HG) in the French Alps.



APPENDIX 2: Sample size details.

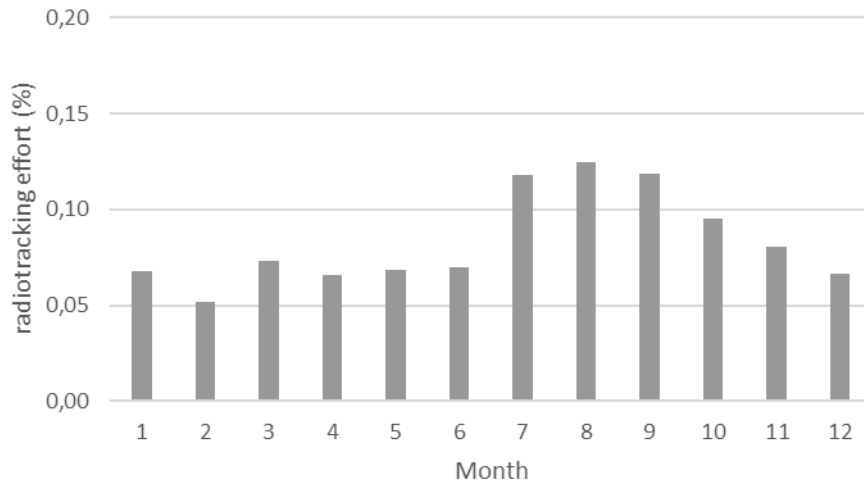
Year	99	00	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	Total
A		5	2	2	2	1	4	4	3	7	4	4		4	3	2	4	1	3	55
Y		1	1		1	1	2		1				3		3	1	2	2	1	19
J	1	1	1		1			1	5	6	8	9	9	5	6	10	1	3	11	78
Total	1	7	4	2	4	2	6	5	9	13	12	13	12	9	12	13	7	6	15	152

Table 1: Total number of radio-equipped rock ptarmigan (N=152) at CM (Canigou massif) by year and age (juvenile: <8 months, yearling: 8–20 months, adult: >20 months) between 1999 and 2017.

Year	99	00	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	Total
A			3	2	6	4	8	8	6	12	16	3	10	1	4	6	9	3	3	104
Y					1		2	1	3	2	1	3	1		2			1	2	19
J	0								3	3	4	4	4			3	5		4	30
Total	0	0	3	2	7	4	10	9	12	17	21	10	15	1	6	9	14	4	9	153

Table 2: Total number of radio-equipped rock ptarmigans (N=153) at HG (Haut Griffes) by year and age (juvenile: <8 months, yearling: 8–20 months, adult: >20 months) between 1999 and 2017.

APPENDIX 3: Fieldwork intensity throughout the year at both sites combined: Canigou massif (CM) in the French Pyrenees and Haut Giffre (HG) in the French Alps. Monitoring included both visual observation and radio-location from distant locations (such as from roads, especially in winter).



APPENDIX 4: Model selection for the survival analysis of radio-marked rock ptarmigan from 1999 to 2007 in the northern Alps and the eastern Pyrenees presented in the main text. The matrix presented in the main text of the article corresponds to a sub-part of the complete model selection presented in appendix 5. This appendix present the part of the model selection that rely to the analysis presented in the main text, while appendix 5 present the part of the model selection specific to the estimation of the duration of the capture effect.

We adopted a sequential backward selection procedure from a general model that included effects, and all interactions between effects: $\text{age.season.sex.site} + (J1,R)*x + f(Y1,Y)*x + f(A1,A)*x + f(R1,A)*x$

(1) Effect of age and season on state at first capture

Initial state()	# of parameters	Deviance	QAIC	QAICc	Delta AIC
age.season	46	1988.11	2080.11	2081.06	0
age	42	2306.89	2391.68	2391.68	310.62

(Note that in multi-state models, selection of initial states is independent from the selection of other parameters, so hereafter we applied a simple age effect for computational reasons.)

(2) Effect of state on physical recapture probability

r()	# of parameters	Deviance	QAIC	QAICc	Delta AIC
f(A A1)	41	2307.29	2390.05	2390.05	0
f(A, A1)	42	2306.89	2391.68	2391.68	1.63

(3) Effects of age, sex and season effect of capture/recapture on survival following capture/recapture

Age:

ax + b	# of parameters	Deviance	QAIC	QAICc	Delta AIC
f(J1Y1A1R1, JYA)*x	23	2328.72	2374.72	2374.96	30
f(J1Y1A1,JYA)*x + f(R,A)*x	24	2328.16	2376.16	2376.42	1.43

Chapitre 1

$f(J1,J)*x + f(Y1A1, YA)*x + f(R,A)*x$	25	2327.51	2377.51	2377.80	2.83
$f(J1,J)*x + f(Y1,Y)*x + f(A1,A)*x + f(R,A)*x$	26	2327.22	2379.22	2379.53	4.57

Sex and season:

	# of parameters	Deviance	QAIC	QAICc	Delta AIC
ax + b	17	2337.0105	2371.01	2371.14	0
season	18	2336.5134	2372.51	2372.66	1.52
sex	18	2336.9917	2372.99	2373.14	2.00

(4) Effect of site on natural survival

s()	# of parameters	Deviance	QAIC	QAICc	Delta AIC
age.season.sex	26	2327.22	2379.22	2379.53	0
age.season.sex+ site	27	2327.13	2381.13	2381.47	1.93
age.season.sex.site	42	2305.58	2390.38	2390.38	10.85

(5) Site, age and sex by season on natural survival (10 best models from selection with simple age effect on initial states; au=autumn, bp=breeding period, w=winter, aubp = autumn and breeding period together).

Natural survival	# of parameters	Deviance	QAIC	QAICc	Delta AIC
J.aubp + J.w + YA.aubp.sex + YA.w.sex	11	2339.29	2361.29	2361.35	0
J.aubp + J.w + YA.aubp.sex + YA.w	10	2341.55	2361.55	2361.60	0.24
J.aubp.site + J.w + YA.aubp.sex + YA.w	11	2340.54	2362.54	2362.60	1.25
J.aubp + J.w + YA.aubp.sex + YA.w	11	2340.66	2362.66	2362.72	1.37

YA.w.site					
J.aubp + J.w.site + YA.aubp.sex	11	2340.81	2362.81	2362.87	1.52
+ YA.w					
J.aubp + J.w + YA.bp.sex+ +	11	2340.84	2362.84	2362.90	1.54
YA.au + YA.w					
J.aubp + J.w + YA.aubp + YA.w	9	2345.12	2363.12	2363.15	1.80
J.aubp + J.w + YA.aubp.sex +	11	2341.31	2363.31	2363.37	2.01
YA.w + site					
J.aubp + J.w.site + YA.aubp.sex	11	2342.22	2364.22	2364.28	2.93
+ YA.w.sex					
J.aubp + J.w + YA.bp + YA.au	10	2344.26	2364.26	2364.31	2.96
+ YA.w					

APPENDIX 5: Survival analysis based on 17 states to test for the duration of the capture effect

The model presented here is a more complete version of the one presented in the main text, that aimed at estimating the duration of the effect by testing different thresholds. The initial model consisted of 17 states combining both the age class of the bird (J,Y or A) and whether they were recently radio-equipped (1: less than one month ago, 2: between one and two months, 3: between two and three months, 4+ four months or more). For female adults that were physically recaptured a second or third time (R) we used the same numbering (R1, R2, R3) to indicate when they were recaptured. The two last possible states were ‘newly dead’ (ND) and ‘dead’ (D). Recapture here refers to radio-equipped birds that were physically recaptured a second or a third time, all noted R because of low sample size. In our dataset, it included only adult females at states A1, A2 or A4+ that were recaptured in order to mark their brood.

We applied an additive effect of first capture and physical on survival to deal with the fact that captures occurred unevenly across months and seasons (A1 captures: 1.3% winter, 95.3% breeding period, 3.1% autumn; Y1 captures: 94.7% breeding period, 5.3% autumn; J1 captures: 97.2% autumn, 2.8% breeding period; R1 recaptures: 68.6% breeding period, 31.4% autumn). Consequently, the impact of capture on juvenile survival was extrapolated from the effect on yearlings and adults. To test the hypothesis that the impact of capture/physical

recapture on survival would lessen after a month, we forced survival from states 1 to 4+ to increase gradually, using a standardized covariate (in model selection noted x).

Figure 1: Initial state–state transition matrix used in the survival analysis of rock ptarmigan from 1999 to 2007 in the northern Alps and the eastern Pyrenees for the analysis that estimates the duration of the capture effect during the first four month after release. The matrix presented in the main text of the article corresponds to a sub-part of the complete model selection. The departure state at time $t-1$ is presented in rows and the arrival state at time t in columns. The transition from one state to another from occasion t to $t+1$ was modeled through three successive steps: survival (s), physical recapture (r) and ageing (a). At first capture, birds could be in one of the three following states: J1, Y1 or A1.

	J4+	Y4+	A4+	J1	J2	J3	Y1	Y2	Y3	A1	A2	A3	R1	R2	R3	ND	D	
J4+	$s*(1-a)s*a$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1-s
Y4+	0	$s*(1-a)s*a$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1-s
A4+	0	0	$s*(1-r)$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$s*r$	0	0	0	0	1-s
J1	0	0	0	0	s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1-s
J2	0	0	0	0	0	s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1-s
J3	s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1-s
Y1	0	0	0	0	0	0	0	s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1-s
Y2	0	0	0	0	0	0	0	0	s	0	0	0	0	0	0	0	0	1-s
Y3	0	s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1-s
A1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$s*(1-r)$	0	0	$s*r$	0	0	0	0	1-s
A2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$s*(1-r)$	0	$s*r$	0	0	0	0	1-s
A3	0	0	s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1-s
R1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	s	0	0	1-s
R2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	s	0	1-s
R3	0	0	s	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	s	0	1-s
ND	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

We adopted a sequential backward selection procedure from a general model that included effects, and all interactions between effects: $\text{age.season.sex.site} + (J1,J2,J3,J)*x + f(Y1,Y2,Y3,Y)*x + f(A1,A2,A3,A)*x + f(R1,R2,R3,A)*x$

Below is mentioned the part of the model selection that were specific to this model, that is complementary to the selection model of the main text analysis presented in appendix 4.

(1) Effect of state on physical recapture probability

r()	# of parameters	Deviance	QAIC	QAICc	Delta AIC
f(A A1, A2)	42	2303.97	2387.97	2388.77	0
f(A, A1, A2)	43	2302.54	2389.38	2389.38	0.60
f(A A1 A2)	41	2307.29	2390.05	2390.05	1.28
f(A A2, A1)	42	2305.58	2390.38	2390.38	1.61
f(A, A1 A2)	42	2306.89	2391.68	2391.68	2.91

Physical recapture probability was two times lower for states A1 and A4+ (adults radio-equipped less than a month ago or at least four months ago, $r=0.02$; 95% CI: 0.01–0.02) than for state A2 (adults radio-equipped between one and two months ago, $r= 0.04$; 95% CI: 0.02–0.09).

(2) Effect of duration of the capture effect

To estimate the effect of capture and the duration of this effect, we compared models using different values for the covariate in order to test slopes that corresponded to different durations and timing of the linear effect ($ax + b$ with a the slope and b the intercept).

x	# of parameters	Deviance	QAIC	QAICc	Delta AIC
-1 0 0 0	10	2341.55	2361.55	2361.60	0
-2 -1 -1 0	10	2343.14	2363.14	2363.19	1.60
-2 -1 0 0	10	2343.74	2363.74	2363.79	2.19
-3 -2 -1 0	10	2344.39	2364.39	2364.43	2.84
0 0 0 0	9	2348.50	2366.50	2366.54	4.94

-2 -2 -1 0	10	2346.51	2366.51	2366.55	4.96
-1 -1 -1 0	10	2346.56	2366.56	2366.61	5.01
-1 -1 0 0	10	2346.89	2366.89	2366.94	5.34

(5) Sex, season and duration of capture effect on survival following recapture (R) (with simple age effect on initial states) $ax + by + c$.

x/y	# of parameters	Deviance	QAIC	QAICc	Delta AIC
-1 0 0 0 / -1 0 0 0.season	13	2334.36	2360.3552	2360.44	0
-1 0 0 0 / -1 0 0 0	12	2338.49	2362.49	2362.56	2.13
-1 0 0 0 / -2 -1 0 0	12	2339.79	2363.79	2363.86	3.42
-1 0 0 0 / -3 -2 -1 0	12	2340.15	2364.15	2364.22	3.78
-1 0 0 0 / -1 0 0 0.sex	13	2338.32	2364.32	2364.40	3.97

APPENDIX 6: Details on reproduction analysis and models outputs.

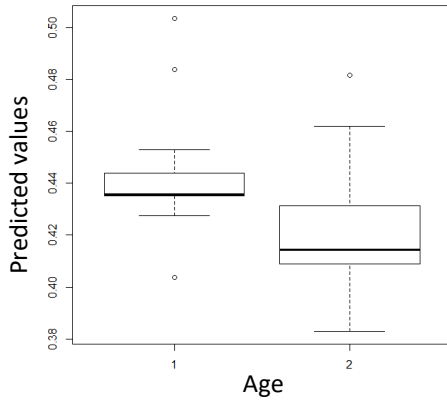
Nest success analysis using a generalized mixed model with a binomial error

Results from the r.squaredGLMM(MuMIn) : The random year effect explained 1.92% of variation while the random effect of hen’s identification number (id) effect accounted for very little of the variation. In the model with a fixed age model, the percentage of variance explained was comparable, while in the model with a fixed effect of site, the latest accounted for about 2.3% of the variation.

Age effect :

Random effects group name	Variance	Std.Dev.
Id (109)	< 0.001	< 0.001
Year (18)	0.064	0.253

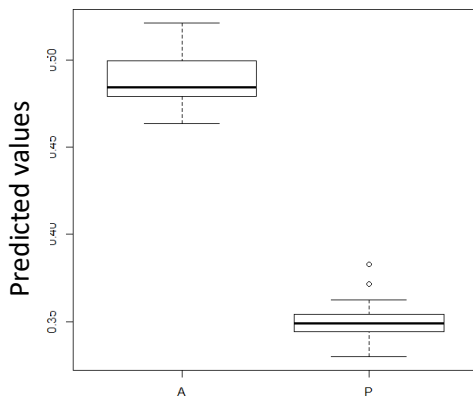
Fixed effects	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Intercept	-0.136	0.810	-0.168	0.867
age	-0.088	0.430	-0.203	0.839



Site effect :

Random effects group name	Variance	Std.Dev.
Id (109)	< 0.001	< 0.001
Year (18)	0.035	0.187

Fixed effects	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Intercept	-0.048	0.219	-0.218	0.827
siteP	-0.562	0.325	-1.727	0.084 .



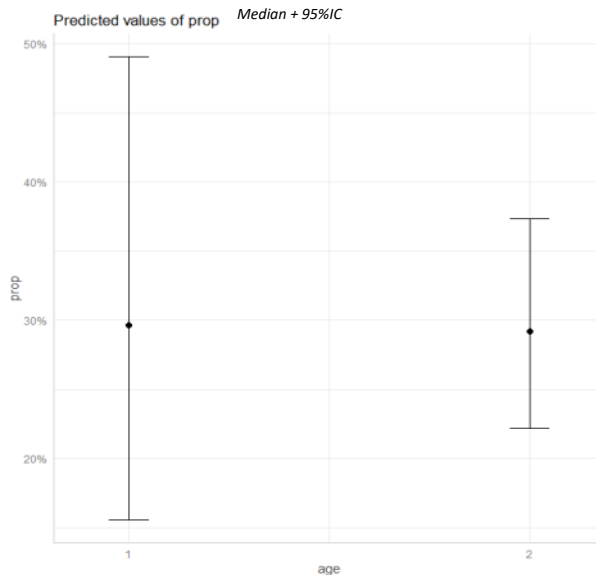
Proportion of hens with chicks at the end of August analysis using a generalized mixed model with a binomial error

Results from the r.squaredGLMM(MuMIn): Both the random effect of the hen's identification and the random year effect explained very little of the variation. In the model with a fixed age model, the percentage of variance explained was comparable, while in the model with a fixed effect of site, the latest accounted for about 5.5% of the variation.

Age effect :

Random effects group name	Variance	Std.Dev.
Id (109)	<0.001	<0.001
Year (18)	<0.001	<0.001

Fixed effects	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Intercept	-0.844	0.864	-0.977	0.328
age	-0.021	0.461	-0.045	0.964

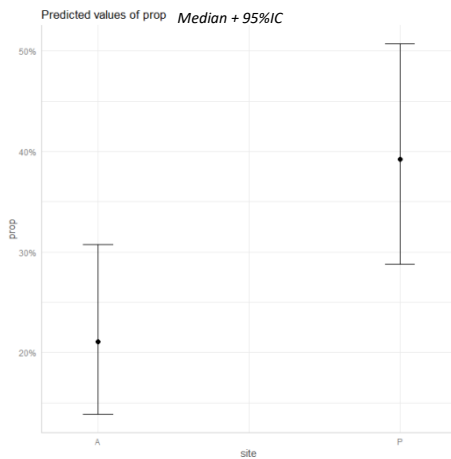


Site effect :

Random effects group name	Variance	Std.Dev.
---------------------------	----------	----------

Id (109)	<0.001	<0.001
Year (18)	<0.001	<0.001

Fixed effects	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Intercept	-1.318	0.258	-5.104	<0.001***
siteP	0.879	0.351	2.502	0.012 *



Brood size of hens with chicks at the end of August using a generalized mixed model with a zero-truncated Poisson error

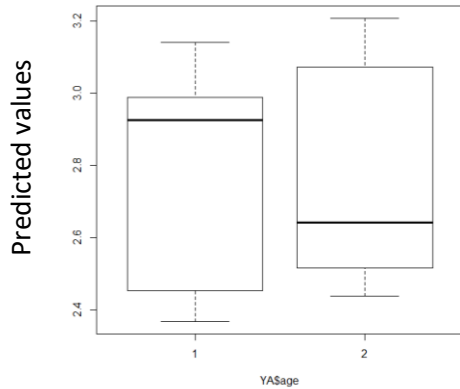
Plots of zero-truncated models results showed good convergence. The over dispersion parameter for the truncated Poisson model was of 1.1, which is acceptable. Because the MuMIn package cannot deal with ZTP, we quantified the percentage of variation explained by the models using a Poisson distributed error. Results from the `r.squaredGLMM(MuMIn)` : The random year effect explained 1,92% of variation while the random effect of hen's identification number (id) effect accounted for very little of the variation. In the model with a fixed age model, the percentage of variance explained was comparable, while in the model with a fixed effect of site, the latest accounted for about 1.9% of the variation.

Age effect :

Random effects group name	Variance	Std.Dev.
Id (138)	0.017	0.131

Chapitre 1

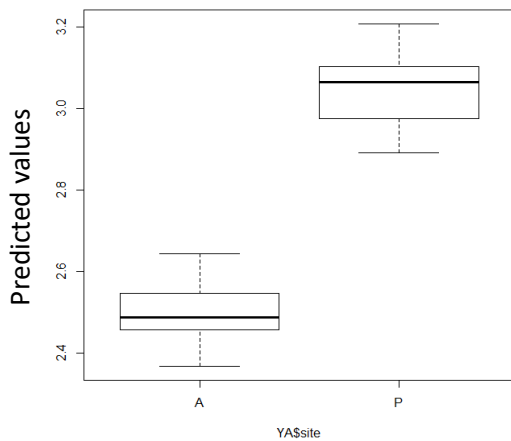
Fixed effects	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Intercept	1.027	0.251	4.09	<0.001***
age	-0.003	0.133	-0.02	0.984



Site effect :

Random effects group name	Variance	Std.Dev.
Id (138)	0.01126	0.1061

Fixed effects	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Intercept	0.916	0.082	11.178	<0.001***
siteP	0.200	0.102	1.956	0.050 .



Discussion

Démographie comparée au sein du taxon des galliformes

Notre étude bibliographique des traits démographiques des galliformes ne nous a pas permis d'effectuer une analyse comparative formelle comme nous le voulions initialement, en raison de la trop faible quantité de données disponibles, en particulier concernant la survie. Il est ressorti de ce travail, qu'à ce jour, il semble impossible de s'appuyer sur l'utilisation de métriques issues de l'étude des relations allométriques au sein de ce groupe comme cela a pu être fait dans d'autres situations (Devineau 2007a) pour inférer des valeurs de traits démographiques pour les espèces moins bien suivies.

Ce travail nous a néanmoins permis d'initier la construction d'une base standardisée de traits démographiques, qu'il serait intéressant de partager avec le reste de la communauté scientifique afin que des chercheurs puisse la compléter avec leur connaissance par exemple de la littérature grise mais aussi avec les résultats de travaux ultérieurs pour, à terme, effectuer une analyse comparative lorsque le nombre de données sera suffisant. Les analyses comparatives sont des approches très attrayantes. En effet, elles permettent la mise en lumière de grands patrons concernant les compromis de traits d'histoire de vie et leur évolution, qui apportent notamment de nombreuses informations sur le potentiel évolutif des espèces face à un environnement changeant (Sandercock et al. 2005, Jiguet et al. 2007). Elles peuvent être utilisées dans des analyses intégrées par exemple sous forme d'informations a priori (Kindsvater et al. 2018). Cependant, cette approche nécessite une grande quantité de données et de préférence de qualité homogène (Bennett and Owens 2002). Ces travaux illustrent le besoin de tendre vers une meilleure mise en commun des données à l'échelle mondiale, une amélioration des informations qui leurs sont associées (incertitude, localisation etc)(Reichman et al. 2011) et un effort de recherche sur des espèces ailleurs qu'en Europe ou Amérique du Nord.

Populations en marge de distribution : les galliformes de montagne en France caractérisés par des démographies lentes

Nos résultats, basés sur le suivi individuel de 300 lagopèdes alpins (répartis sur 18 ans), nous ont permis de confirmer le positionnement de populations en marge sud française à l'extrémité « survie élevée - reproduction faible » du gradient intra-spécifique chez cette

espèce (Unander et al. 2016). Ce résultat vient confirmer le fait qu'il est difficile, pour ce type d'espèce qui présente des stratégies démographiques très hétérogènes au sein de leur distribution, de se reposer sur des valeurs de traits démographiques issues de la littérature récoltées sur d'autres populations pour proposer des mesures de gestion.

Les populations françaises présentent en outre la particularité d'être situées à la fois en marge sud de la distribution, mais également en milieux montagnard. Des travaux ont montré l'importance de l'interaction entre gradients altitudinaux et latitudinaux sur l'évolution des compromis de traits d'histoire de vie chez les galliformes, en région tempérée et tropicales (Balasubramaniam and Rotenberry 2016). Les milieux arctiques et alpins sont tous deux caractérisés par une saison de reproduction courte, des températures froides, une quantité limitée de ressources et des taux de prédation élevés (Martin and Wiebe 2004). En revanche, ces milieux diffèrent fortement quant à leur durée journalière d'ensoleillement, ce qui peut avoir des conséquences fortes sur les opportunités de prospection alimentaires (Sandercock et al. 2005). Ainsi, la comparaison avec d'autres populations situées soit en milieux montagnard, soit en limite de distribution, permettrait de mieux dissocier les influences respectives de ces deux facteurs.

A l'échelle même de la France, bien que les deux populations étudiées présentent des taux de survie comparables, nos résultats ont montré de fortes disparités de succès reproducteurs. De ce fait, les deux sous-populations présentent des trajectoires démographiques très différentes, et la sensibilité du taux de croissance aux différents paramètres démographiques n'est pas tout à fait équivalente. Cette hétérogénéité illustre l'importance des conditions locales sur la démographie de cette espèce et démontre encore une fois, à une échelle plus fine, que de se baser sur des connaissances acquises dans une autre population est délicat et peut aboutir à de mauvaises décisions en termes de gestion.

L'analyse matricielle nous a permis de montrer que bien que le taux de croissance de cette espèce est sensible de façon prépondérante aux modifications des taux de survie adultes, l'influence de modifications des taux reproducteurs est non négligeable. Cette démographie intermédiaire est commune à nos différentes espèces de galliformes de montagne et explique pourquoi il est particulièrement difficile pour ces espèces de déterminer la part respective des différentes pressions qu'elles subissent, car ces dernières peuvent agir sur l'ensemble du cycle de vie (Caswell and Vindenes 2018).

Ces résultats ont des conséquences fortes en termes de conservation et de gestion des populations. Dans le cas d'espèces exploitées, un objectif central est de comprendre l'interaction entre les effets du prélèvement et la mortalité naturelle (Lebreton 2005, Péron 2013, Okamoto et al. 2020). En comparaison des populations nordiques situées en cœur de distribution, fortement sensibles à des changements du succès reproducteur, la démographie lente des populations française les rend moins susceptibles de tolérer de forts taux de prélèvements (Lebreton 2005, Péron 2013, Okamoto et al. 2020). Par ailleurs, comme la période de chasse en France chevauche des saisons de forte mortalité naturelle (automne et hiver), la chasse est probablement additive, en particulier pour les femelles (Hudson et al. 1997, Boyce et al. 1999, Kokko 2001). Une meilleure compréhension des impacts de la chasse sur la démographie de ces espèces est donc nécessaire pour ces populations montagnardes si l'on veut s'assurer de la durabilité des prélèvements.

Chapitre 2 : Quels sont les facteurs impactant le plus la dynamique des populations et à quelle échelle interviennent-ils ?



Chapitre 2 : Quels sont les facteurs impactant le plus la dynamique des populations et à quelle échelle interviennent-ils ?

Introduction

Les résultats du chapitre 1 ont montré qu'il est difficile pour les populations françaises de galliformes de montagne d'avoir accès aux paramètres démographiques de façon suffisamment détaillée et généralisée dans l'espace, c'est-à-dire sur plusieurs populations, pour étudier par quels mécanismes les pressions anthropiques et environnementales influencent la dynamique des populations. Une façon plus indirecte, pour étudier cette question est d'examiner l'influence relative de ces facteurs sur les tendances des populations (Sirkiä et al. 2010, Furrer et al. 2016). Comme illustré dans le chapitre 1 sur deux populations de lagopèdes alpins, les galliformes de montagne présentent des tendances très contrastées, à la fois dans le temps et dans l'espace (Cattadori 1999, Calenge 2011, Furrer et al. 2016, Martinoli et al. 2017). Si cette hétérogénéité complique particulièrement la généralisation des résultats obtenus localement, elle offre néanmoins une belle opportunité pour identifier les facteurs environnementaux qui influencent les tendances des populations.

Depuis 1998, les populations françaises de galliformes de montagne ont fait l'objet de nombreux suivis par comptages coordonnés par l'OGM. On peut distinguer deux grands types de comptages : les comptages de mâles chanteurs lors des parades au printemps et les comptages effectués en août, soit en fin de période de reproduction, à l'aide de chiens d'arrêt qui ciblent les femelles pour le tétras lyre et le grand tétras, afin d'estimer un ratio du nombre moyen de poussins par poule et ainsi obtenir une estimation de la fécondité. Pour le lagopède et les deux espèces de perdrix, comme il n'est pas possible de différencier les sexes lors des comptages d'été, on estime le ratio jeunes/adulte. Pour les comptages de printemps, le nombre de sites suivis, la période d'étude, la fréquence et le protocole d'écoute sont cependant assez variables d'une espèce à l'autre. Dans ce chapitre, nous avons choisi de nous concentrer sur les données disponibles pour deux espèces : le lagopède alpin et le tétras lyre.

L'objectif de ce chapitre est dans un premier temps de décrire les tendances globales pour ces deux espèces afin de mieux connaître leur statut de conservation. Un second enjeu majeur est de préciser nos connaissances quant à la variabilité spatiale et temporelle de ces tendances, afin d'évaluer dans quelle mesure nous pouvons nous reposer sur ces contrastes (variabilité spatio-temporelle) pour identifier des facteurs d'influence. La première partie de ce chapitre présentera les résultats de travaux de modélisation des tendances de populations pour le lagopède alpin sur 12 sites de références dans les Alpes. Ensuite, la seconde partie décrira dans un premier temps les tendances de populations de tétras lyre sur 48 sites de références dans les Alpes, puis cherchera à identifier dans un deuxième temps la part relative de l'influence de différentes variables anthropiques et environnementales sur ces tendances.

2-1 Modélisation des tendances par sites des effectifs de mâles chanteurs de lagopède alpin dans les Alpes

Jusqu'à présent, les analyses de tendances des populations de galliformes de montagne agrégées par l'OGM étaient effectuées sur les données de comptage à l'aide du logiciel TRIM (Pannekoek and van Strien 2005), puis la synthèse des résultats était présentée dans le bilan démographique de l'OGM par unités géographiques (regroupement par région bioclimatique, découpage des Alpes en quatre ensembles ou unités). L'étude des tendances par sites de lagopède alpin avait d'autre part fait l'objet d'analyses plus poussées, qui concluaient à une très forte variabilité spatiale et interannuelle (Calenge 2011). Cependant, un travail mené par C. Calenge quant à la pertinence de l'utilisation du logiciel TRIM pour l'Observatoire des galliformes de montagne a montré que les hypothèses intrinsèques à l'utilisation de TRIM sont trop contraignantes. Le non-respect de ces dernières affecte directement les résultats obtenus, qui par ailleurs ne sont pas associés à des mesures fiables de leur précision (Calenge 2008).

Les deux hypothèses non respectées qui posent le plus de problème dans le cadre de l'analyse des données de comptages des galliformes de montagne sont en premier lieu la distribution non aléatoire des valeurs manquantes qui génèrent des erreurs lors de l'imputation automatique de ces valeurs manquantes par le logiciel, et dans un deuxième temps le regroupement par unité géographique malgré des tendances hétérogènes au sein même des régions. Dans ce travail, nous avons donc analysé les séries de comptage avec une méthode qui permet de gérer ces deux difficultés, en plus de prendre par ailleurs en compte la variabilité de détection lors des comptages (De Valpine and Hastings 2002). En effet, de

nombreux travaux ont montré l'influence de différents facteurs sur la détection lors des comptages de galliformes, en lien avec le comportement des oiseaux et celui des observateurs (Muffat-Joly et al. in press, Marin-Cudraz et al. 2019, Dumont et al. 2019). Nous nous sommes basés pour cela sur un certain nombre de sites pour lesquels les comptages ont été répétés au sein d'un même printemps (jusqu'à 3 comptages, répartis sur 15 jours) et sur plusieurs années. Nous utiliserons des modèles hiérarchiques dits « state space » (De Valpine and Hastings 2002), ces derniers ayant déjà fait leurs preuves pour l'analyse des tendances de grand tétras dans les Pyrénées (Calenge 2012) et de lagopèdes alpins en Suisse (Furrer et al. 2016).

Matériel et Méthodes

Le lagopède alpin a fait l'objet de comptages de mâles chanteurs sur 14 sites de références suivis dans le temps par l'OGM entre 1992 et 2016. Deux des 14 sites de référence ont été écartés de l'analyse car leur mise en place était trop récente et les séries trop courtes (<6 ans). Les 12 sites analysés présentent des surfaces de tailles variables (de 200 à 2000 Ha). Le protocole impose de disposer d'autant d'observateurs que nécessaires pour couvrir, selon un poste fixe (ou un itinéraire) préalablement défini, l'ensemble de la zone par la vue ou par l'ouïe pendant la durée matinale du chant, soit plus précisément durant l'heure qui précède le lever du soleil. Selon les sites, l'observateur effectue un itinéraire en s'arrêtant régulièrement pour écouter pendant 5min ou se place au niveau d'un point fixe offrant une vue sur l'ensemble de la zone. Les comptages sont effectués par les membres du réseau OGM chaque année au cours des mois de mai et juin (mi-mai dans les Alpes du sud, fin mai /début juin dans les Alpes du nord), au plus proche du pic d'activité de chant, lorsque les oiseaux sont territoriaux, ce qui facilite leur comptage. Le comptage doit se faire dans de bonnes conditions météo. Sur certains sites et pour des raisons de logistique les comptages ont été effectués un an sur deux. Enfin, un second réplique intra-annuel est parfois disponible pour un certain nombre de sites et d'années. A noter que ce protocole présente diverses sources d'erreurs potentielles, notamment la difficulté d'estimer la distance et la direction des mâles chanteurs, ainsi que la mobilité des oiseaux pendant le chant, autant de points pouvant augmenter l'incertitude dans l'élimination des double-comptages (Muffat-Joly et al. in press, Marin-Cudraz et al. 2019). Dans notre analyse, ces incertitudes sont prises en compte grâce à la modélisation d'un processus d'observation.

L'analyse des tendances de population du lagopède alpin sur ces 12 sites de référence a été menée en utilisant le même modèle que celui appliqué aux séries de comptages tétras lyre, présenté dans l'article associé à ce chapitre (voir 2.2) dans un cadre bayésien.

Résultats

Les résultats des tendances site par site sont présentés plus en détail dans l'Annexe 2-1. Les figures de synthèse 1 et 2 présentent les taux de croissance annuels médians par site, ainsi que les intervalles de crédibilité à 80% et la probabilité a posteriori d'être en augmentation ou en déclin pour l'ensemble des sites. On observe une forte hétérogénéité des tendances selon les sites, néanmoins avec un intervalle de crédibilité de 80% on note que 4 des 12 sites sont en déclin significatif. Les intervalles de crédibilité des 8 autres sites recoupant zéro, il nous est impossible de conclure quant à la tendance des effectifs. Par ailleurs, les estimations sont associées à des intervalles de crédibilité assez larges, notamment pour les deux sites situés dans le parc national des écrivains (sites n° 5 et 10).

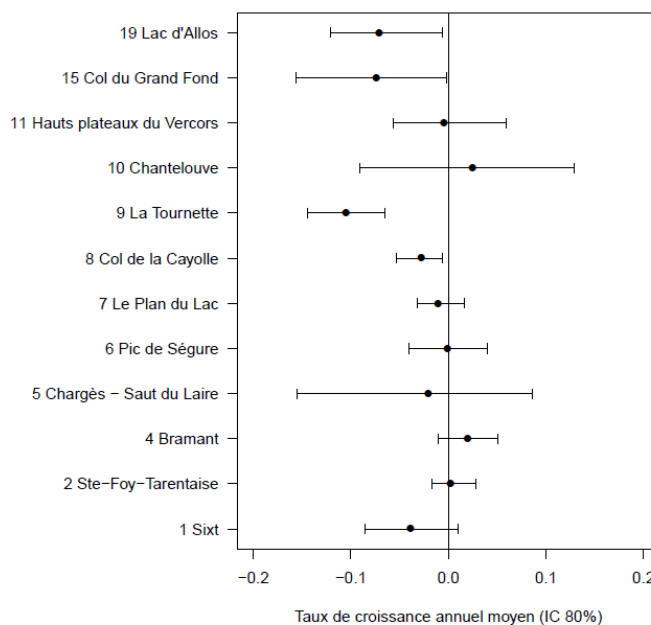


Figure 1 : Taux de croissance annuel médian (IC 80%) estimé par le modèle à « espace état » pour 12 sites de comptage lagopède alpin suivis par l'OGM.

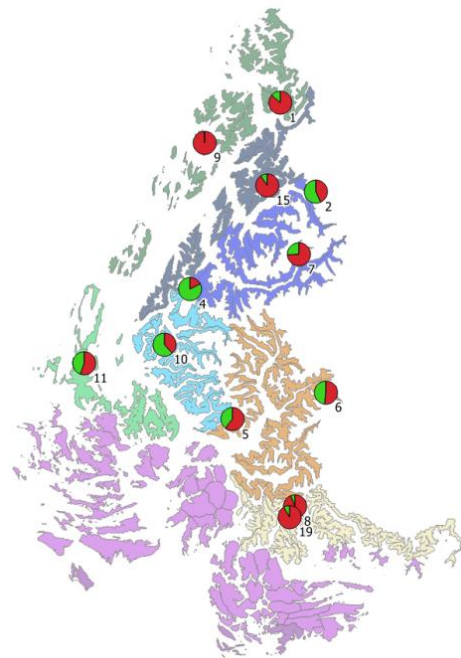


Figure 2 : Localisation des 12 sites de comptage lagopèdes alpin suivis par l'OGM utilisés dans l'analyse. Les camemberts représentent pour chaque site la part de la distribution à posteriori du taux de croissance annuel médian estimé par le modèle en dessus (vert) et en dessous (rouge) de zéro. En d'autres mots, la probabilité que le site ait été sur la période en augmentation ou en déclin.

2-2 Facteurs biotiques et abiotiques suspectés d'influencer la dynamique de population des galliformes de montagne

Une enquête effectuée par Chamberlain et collaborateurs en 2016 auprès de 19 experts des écosystèmes alpins à travers l'Europe a identifié les galliformes de montagne et en particulier le tétras lyre, la perdrix bartavelle et le lagopède alpin comme les espèces les plus menacées parmi un panel de 69 espèces d'oiseaux alpins. Parmi les menaces évaluées, seules les catégories «énergie» et «foresterie» ont été jugées d'importance mineure, tandis que les autres ont obtenu des scores élevés, en particulier «changement climatique», «loisirs», «pâturage» et «urbanisation» (Table 1, Chamberlain et al., 2016).

Table 1: Classification des menaces pour les trois espèces de montagne identifiées comme les plus à risque, sur une échelle de 0 (menace négligeable) à 3 (menace majeure) dans l'étude de (Chamberlain et al. 2016). Tableau modifiée à partir de (Chamberlain et al. 2016, Martinoli 2017).

Catégories	Détails	Tétras lyre	Perdrix bartavelle	Lagopède alpin
Urbanisation	Augmentation de la surface utilisée pour la construction d'habitation de commerces ou d'industrie	3	3	3
Agriculture et sylviculture	1 Foresterie : changements dans les pratiques de gestion	2	0	0
	2 Pâturage : Augmentation ou diminution de la charge pastorale, perturbation nids au sol	2	2	2
Modifications des systèmes naturels	1 Fermeture des habitats en résultat de l'abandon du pastoralisme (vieillesse ou densification des forêts)	2	0	2
	2 Changements climatiques : effets directs et indirects	2	3	2
Exploitation	Prélèvements légaux et illégaux par la chasse	1	3	3
Intrusion et perturbation humaine	Activités de loisir : effets directs des perturbations et indirects via des modifications d'habitat	3	3	3
Production d'énergie et exploitation minière	Développement des énergies renouvelables telles que les éoliennes des centrales hydroélectriques (qualité et débit des cours d'eau, modifications des berges) et des centrales solaires	0	0	0

Un travail de synthèse des travaux menés jusqu'à présent effectué par l'équipe française de l'ONCFS spécialiste des galliformes de montagne a abouti à des résultats légèrement différents (note interne ONCFS). En effet, si les activités de loisirs sont considérées comme particulièrement prégnantes pour presque toutes les espèces comme dans l'étude de Chamberlain et al (2016), la foresterie est cette fois-ci considérée comme une menace majeure

pour les espèces associées aux milieux forestiers, tandis que le pastoralisme est jugé important pour les espèces liées aux milieux ouverts. Une description plus détaillée de certains de ces facteurs susceptibles d'impacter la dynamique de population de galliformes de montagne, et ce qui a été pu être montré dans la littérature concernant ces facteurs, sera présentée ci-dessous.

Fermeture des habitats

Comme mentionné dans l'introduction, les zones subalpines subissent actuellement un abandon du pâturage sans précédent dans certaines zones notamment dans les alpes du nord, et du surpâturage dans les parcelles productives des alpes du sud (Patthey et al. 2012). Concernant les espèces nécessitant à la fois des milieux ouverts et fermés pour accomplir leur cycle de vie, telles que le Tétraz lyre, des travaux ont montré que la fermeture des milieux par des espèces de ligneux détériore la mosaïque d'habitat nécessaire à l'élevage et la protection des nichées (Patthey et al. 2012, Braunisch et al. 2016). Dans les alpes du nord, ce processus est notamment le résultat d'une extension des peuplements d'aulne vert (*Alnus viridis*) ou à pin de montagne (*Pinus mugo*), ainsi que de formations végétales basses, constituées de rhododendrons (*Rhododendron spp.*) ou de genévriers (*Juniperus spp.*) (Decout 2007). Des études ont montré que cette expansion de l'aulne vert entraîne dans certains cas une baisse de la disponibilité en arthropodes nécessaire aux poussins de tétras lyre (Anthelme et al. 2001). Quant aux ligneux bas, bien qu'ils fournissent un abri contre la prédation aux poussins, en trop grande quantité ils deviennent un obstacle aux déplacements pour l'alimentation et peuvent également limiter la quantité d'invertébrés disponibles pour l'alimentation des poussins (Bernard 1981c).

Pour la perdrix grise de montagne qui affectionne l'alternance de pelouses et de landes, avec des recouvrements en ligneux bas variables mais toujours supérieurs à 40 %, la reforestation des landes d'altitude est considérée comme la principale menace sur les populations (Gallipyr 2012). Mais à l'inverse dans d'autres zones de milieux ouverts, ce sont des pratiques pastorales trop intensives qui aboutissent localement à l'élimination du couvert de reproduction nécessaire à cette espèce (Bech et al. 2012b, Gallipyr 2012).

L'impact de la fermeture des habitats sur les populations de perdrix bartavelle est moins bien connu. Cette perdrix, qui ne présente pas d'adaptations spécifiques au froid, évite les enneigements trop importants et peut effectuer des mouvements migratoires en hiver dans les milieux ouverts des altitudes moyennes ou basses (Bernard-Laurent 1991, Lüps 2004). La

raréfaction de ces habitats est de fait une des pistes évoquées pour expliquer le déclin des populations dans les années 1970 et 1980 (Bernard-Laurent and De Franceschi 1994).

En ce qui concerne les espèces forestières (grand tétras et gélinotte des bois), elles sont particulièrement sensibles à la modification des peuplements forestiers âgés, particulièrement marqués dans le Jura et les Vosges (Labigand and Montadert 1995). Le rajeunissement des forêts et l'intensification de la récolte de bois, la densification du sous-bois en raison de la concentration des pâturages vers les meilleures parcelles, la création de routes et l'augmentation des activités de loisirs font en effet peser des menaces importantes sur les habitats favorables à ces deux espèces forestières (Leclercq and Ménoni 2018).

Activités de loisir

Les activités de loisirs en montagne ont augmenté de façon exponentielle depuis la fin de la deuxième guerre mondiale, en premier lieu avec l'installation croissante des stations de ski (Caprio et al. 2011). Depuis une dizaine d'années ces activités se sont diversifiées, densifiées, et ont maintenant lieu tout le long de l'année (Arlettaz et al. 2013b). Des travaux menés dans les alpes suisses ont montré les réponses physiologiques (stress et bilan énergétique), comportementales (budget d'activité) et démographiques (densités) du Tétraz lyre aux sports d'hiver, les oiseaux étant fortement influencés négativement par la présence de stations de ski et de ski hors-piste (Montadert 2013, Arlettaz et al. 2013b). Concernant les effets directs sur la dynamique de population, on peut citer notamment les collisions des oiseaux avec les câbles des stations de ski, collisions dont l'impact sur la survie est difficile à quantifier bien que l'on pense qu'il soit conséquent (Bech et al. 2012a). Ces cas de mortalité surviennent à une période où la mortalité est assez faible (Canonne et al. 2020), il s'agit alors probablement de mortalité additive (Péron 2013).

Par ailleurs, les aires d'hivernage sont moins fréquemment utilisées ou même abandonnées en présence de sports de neige, les stations de ski ayant un impact à priori plus fort que les activités hors-piste (Braunisch et al. 2011). Des travaux ont montré une association entre la concentration en métabolites dans les fèces induites par le stress lié aux activités de hors-piste et la condition physique, donc la fitness, de grand tétras et tétras lyre (Thiel 2007). Enfin, une étude menée pendant la période estivale a montré que l'augmentation de l'abondance en prédateurs généralistes liée à la mise en place des stations de ski est à l'origine d'une intensification de la prédation des nids de tétras lyre, impactant ainsi leur succès reproducteur (Wittwer 2007). En Haute-Savoie un suivi sanitaire des populations de lagopède alpin est

réalisé depuis 2004, les résultats ont notamment montré que les oiseaux hivernant en zone dérangée présentent des fréquences et intensités moyennes d'excrétion parasitaire significativement plus importantes que les oiseaux en zone non dérangées. Les analyses suggèrent également un effet additif du dérangement hivernal et de la saison, la charge parasitaire étant plus importante en cas de dérangement hivernal et pendant la saison de reproduction (Novoa et al. 2014b).

Chasse

Les galliformes de montagne ont une longue histoire d'espèce gibier dans toute l'Europe depuis avant le Moyen Âge (Storch 2007). Leur chasse est autorisée conformément aux prescriptions de la directive Oiseaux 2009/147/CE. Pour ce qui est des populations françaises, les six espèces de galliformes sont classées « espèces chassables », cependant la sous-espèce de grand tétras (*Tetrao urogallus major*) est protégée dans les Vosges et le Jura. Les données de prélèvement sont centralisées depuis 1998 par les fédérations départementales de chasse. Les chiffres fournis dans cette partie sont issus du bilan décennal de l'OGM 2010-2019 (Observatoire des Galliformes de Montagne).

La gélinotte des bois est depuis les années 2000 assez peu chassée, avec entre 30 et 50 oiseaux prélevés par an dans les départements de l'Isère, de la Savoie et de la Haute-Savoie. Les tirs de lagopède alpin sont beaucoup plus élevés dans les Alpes que dans les Pyrénées, ils sont passés entre les années 2000 et 2009 d'environ 200-300 oiseaux par an à 50 et de 40 à 20 pour les deux massifs respectivement. Les prélèvements de bartavelle sont variables et suivent les tendances de populations estimées. On estime le taux de prélèvement entre 2000 et 2009 de l'ordre de 3% de la population reproductrice. La chasse au coq de tétras lyre a vu ses effectifs prélevés diminuer depuis les années 2000 (Ellison et al. 1988), passant de plus de 1000 coqs par an à environ 300-400 oiseaux, ce qui correspondrait à un taux de prélèvement actuel de l'ordre de 5%, voire 10% localement. La perdrix grise est l'espèce la plus chassée, avec des niveaux de prélèvements annuels compris entre 1500 et 2000 oiseaux pour la période 2000-2009. Quant au grand tétras, il est désormais protégé dans l'est de la France et tous les pays limitrophes en raison de la forte régression de l'espèce suite à des prélèvements trop élevés, notamment documenté dans les années 1960 (Leclercq and Ménoni 2018). Les tableaux de chasse pyrénéens sont passés de l'ordre de 100 individus à la fin des années 1990 à des prélèvements situés entre 0 et 30 coqs pour les années 2009-2018.

Les conséquences de la chasse sur les paramètres démographiques des populations de galliformes de montagne restent à ce jour très peu connues, ce qui rend difficile la mise en place de quotas de chasse ajustés. Malgré l'importance de définir si la mortalité due à la chasse doit être considérée comme additive ou compensatoire à la mortalité naturelle (Ellison 1991, Kokko 2001), assez peu d'études ont été faites sur les populations en marge de distribution (Zbinden et al. 2018). Les études théoriques prédisent que la sensibilité face aux prélèvements évolue le long du gradient intra-spécifique de traits d'histoire de vie, les populations dites rapides étant plus à même de pouvoir supporter des niveaux de prélèvements élevés en comparaison des populations dites lentes, pour lesquelles la survie influence fortement le taux de croissance des populations. Les informations contenues à ce sujet dans les études faites en milieux nordiques ne permettent donc pas d'extrapoler aux populations alpines car ces dernières présentent des caractéristiques démographiques différentes des populations arctiques (Sandercock et al., 2005, chapitre I). Par ailleurs, seuls les mâles de tétras lyre et de grand tétras sont autorisés à la chasse. Les conséquences indirectes de ces prélèvements sur le sex-ratio et l'accès à la reproduction (tous les coqs ne présentant pas une fitness équivalente) sont très mal connues (Ellison et al. 1988). Les données de prélèvement par la chasse ont commencé à être collectées dès l'après-guerre mais de façon assez hétérogène et non standardisée, il est alors difficile de pouvoir étudier finement l'impact de la chasse sur les populations (Cattadori et al. 2003).

Facteurs biogéographiques

L'isolement géographique ainsi que le fait de se trouver en marge de distribution sont des facteurs intrinsèques aux populations alpines et pyrénéennes qui les rendent plus susceptibles au déclin que les populations nordiques situées en cœur de distribution (Cattadori 1999, Vilà-Cabrera et al. 2019). Dans le cas des galliformes alpins, qui se situent à la fois en marge de distribution et en milieu fragmenté, la réduction du flux génétique entre sous populations et la dérive génétique sont renforcées par la dispersion postnatale qui est limitée et la philopatrie élevée caractéristique des espèces de ce groupe (Caizergues and Ellison 2002, Corrales and Höglund 2012). Des travaux ont montré chez le tétras lyre une empreinte génétique de fragmentation et de l'isolement des populations alpines françaises, en comparant les hétérozygoties attendues et observées, ainsi que la richesse allélique des populations alpines avec celles obtenues en Fennoscandie (Caizergues et al. 2003a, Höglund 2009). Par ailleurs, pour le lagopède alpin et le grand tétras, des études ont montré un isolement par la distance des populations alpines françaises (Segelbacher and Storch 2002, Caizergues et al. 2003b),

favorisé par la présence de crêtes montagneuses ou de larges vallées qui font obstacle à la dispersion (Bech et al. 2009, Kormann et al. 2012). En ce qui concerne la perdrix grise des Pyrénées, les lâchers de perdrix d'élevages soulèvent de nombreux questionnements, notamment quant aux conséquences évolutives d'éventuelles introgressions, puisqu'il a été montré une distinction génétique forte entre les perdrix de plaines et celles de montagne (Bech et al. 2012b). En comparaison des autres espèces, la perdrix bartavelle présente une distribution beaucoup plus restreinte, ce qui constitue également un élément de vulnérabilité. Par ailleurs, des études ont montré un appauvrissement génétique des populations suite à des déclin anciens (Randi et al. 2003).

Changements climatiques

Contrairement aux populations nordiques qui subissent, notamment en hiver, un climat très rigoureux bien que relativement prévisible ainsi qu'une saison de végétation très courte, les populations alpines font face à des climats de haute montagne moins rudes mais dont l'imprévisibilité est beaucoup plus grande et associés à une forte amplitude des événements extrêmes (Sandercock et al. 2005, Alice Boyle et al. 2016b). On s'attend à ce que les changements climatiques impactent de façon principalement négative les espèces alpines (Scridel et al. 2018).

Des études sur le tétras lyre ont pu montrer l'influence négative de fortes pluies et basses températures sur la survie des poussins dans les 15 premiers jours, puisque ces derniers ne sont pas totalement autonomes sur le plan de la thermorégulation (Loneux et al. 2003, Viterbi et al. 2015). Par ailleurs, des conditions défavorables peuvent également réduire la quantité d'insectes disponibles pour l'élevage des jeunes ainsi que le temps de prospection alimentaire, ce qui va avoir des conséquences sur la condition physique des poussins (Erikstad and Andersen 1983). Un décalage entre le pic de ressource et le besoin des oiseaux (Visser et al. 2004, Ludwig et al. 2006) peut avoir pour conséquence d'une part de rendre les poussins plus bruyants et d'autre part les femelles moins attentives, ce qui va augmenter les risques de prédation (Baines 1991). Dans les Alpes françaises, des travaux ont montré que le succès reproducteur du tétras lyre semble meilleur les années avec un printemps et été chauds et secs, favorable à la croissance de la végétation et à l'élevage des poussins. En revanche, des hivers aux conditions climatiques extrêmes semblent avoir un impact délétère sur la reproduction l'année suivante, on peut penser que les poules terminent l'hiver et donc entament la reproduction en moins bonne condition physique (Barnagaud et al. 2010).

Deux études ont pu montrer l'impact négatif d'un déneigement tardif, associé à un début tardif de saison végétative, sur le succès reproducteur d'une population de lagopède alpin dans les alpes (Novoa et al. 2008) et d'une population de lagopède à queue blanche (*Lagopus leucurus*) dans la sierra Nevada (Clarke and Johnson 1992). Par ailleurs, un enneigement tardif à l'automne diminue la survie du lagopède alpin dans les Alpes italiennes (Imperio et al. 2013a). Une des hypothèses avancées par les auteurs est que les oiseaux ayant mué et donc de couleur blanche seraient plus visibles sur le sol toujours de couleur brune, et donc plus facilement repérables par les prédateurs. Enfin, il a également été montré l'influence positive d'une forte amplitude thermique pendant la journée en hiver sur les tendances de populations de tétras lyre en Italie (Viterbi et al. 2015), tandis que les hivers plus doux semblent affecter négativement les populations de lagopède à queue blanche du Colorado (Wang et al. 2002). Ces deux phénomènes sont probablement le résultat de conditions d'enneigement agissant sur la hauteur et structure (notamment densité) de la neige utilisée pour effectuer des igloos de protection contre le froid.

Enfin, on s'attend à ce que les changements climatiques à venir engendrent, sur le long terme, des déplacements de populations vers de nouveaux habitats, devenus favorables (Hotta et al. 2019). On observe d'ores et déjà une remontée en altitude de certaines populations de lagopède alpin en raison notamment de l'augmentation des températures et de la remontée de la limite supérieure des arbres (Pernollet et al. 2015). En outre, ces changements du climat vont également engendrer des modifications des interactions interspécifiques, tant pour les autres espèces animales que végétales, qui restent pour le moment difficiles à appréhender (Jahren et al. 2016, Henden et al. 2017).

Dans cette partie, nous nous sommes basées sur les connaissances issues de la littérature présentée ci-dessus pour construire des proxys des facteurs anthropiques et environnementaux suspectés d'influencer le plus la dynamique de population du tétras lyre dans les alpes. Nous avons ensuite intégré ces différentes variables dans des modèles afin d'évaluer l'importance relative des différents facteurs à court (variation interannuelles) et long terme (tendances).

Drivers of black grouse trends in the French Alps: the prevailing contribution of climate

Coline Canonne*^{1,2}, Marc Montadert², Aurélien Besnard¹

1. EPHE, PSL Research University, CNRS, UM, SupAgro, IRD, INRA, UMR 5175 CEFE, F-34293 Montpellier
2. DRAS OFB, 147 Avenue de Lodève, 34990 Juvignac

* Corresponding author: coline.canonne@gmail.com

Submitted to *Diversity and Distribution* on june the 28th. Under review.

Abstract

Mountains host complex ecosystems whose wide range of ecological conditions over small geographical distances make them biodiversity hotspots. Yet mountain ecosystems are particularly vulnerable to global changes. To ensure long-term conservation of mountain biodiversity, a better understanding of the interactions between climate change and modifications in land use, including a rise in recreational activities, is necessary. Most studies have focused on only one of these factors at a time, leading to incomplete predictions. In this study, we explored the relative contribution of both human activity and climate change on the population dynamics of the black grouse (*Tetrao tetrix*), an emblematic cold-adapted species of the Alps. We used data from a network of 47 monitoring sites dispersed around the French Alps and surveyed since the 1980s or 1990s. We used this data to estimate black grouse population growth rates and test for effects of biotic and abiotic pressures on both long-term trends and inter-annual variations in these rates. Our results showed that population trajectories were strongly heterogeneous in space with no general trend observed and no spatial autocorrelation of site-specific trends. However, a general decline at the edge of the black grouse distribution area was revealed. While the development of skiing and the impact of hunting were probably of major importance until the 1980s in the study area, our results suggest that their recent impacts on the black grouse population have been quite small. In contrast, we found that site-specific median trends were strongly correlated with altitude and vegetation phenology. Inter-annual variability in population growth rate was strongly influenced by climatic conditions (level of summer precipitation and temperature) and phenology (start of vegetative growth season and snowmelt date). These findings suggest that birds in mountain habitats may be drastically affected by ongoing climate change – perhaps to a greater extent than by an increase in recreational activities. However, other human activities in the mountains (such as animal grazing or forest exploitation) that were not taken into consideration in this study might also have a strong impact on habitat structure.

Keywords: black grouse, *Tetrao tetrix*, population trends, global changes, monitoring, climate change

Introduction

Mountain regions cover around 25% of the Earth's surface (Kollmair et al., 2005). They are characterized by a high diversity of habitats at a relatively small scale, resulting from different topoclimates within narrow elevation gradients (Körner, 2004). As a consequence of this variety of habitats, mountains are associated with high levels of species diversity, supporting one-quarter of terrestrial biodiversity and hosting nearly half of the world's biodiversity hotspots (Myers et al., 2000). At high altitude, species specialized for cold conditions inhabit small patches comparable to islands separated by unsuitable plains (Costanzi & Steifetten, 2019). As marked changes in environmental conditions occur over short distances in mountains, species tend to occupy a smaller range compared to lowland species. This characteristic, combined with isolation, makes them more prone to local extinction (Körner, 2007; Quintero & Jetz, 2018).

Compared to lowland ecosystems, mountain ecosystems have been relatively spared from human activity (European Environment Agency, 2010). Nevertheless, the rapidity of current global changes, which are deeply modifying the structure and functioning of ecosystems, is expected to have major consequences on mountains in the years to come, notably in Europe (Beniston, 2003; Chapin III et al., 2000). In the Alps, over the last half century, land use has dramatically changed. Agricultural activities, principally pastoral, have either strongly declined or increased, depending on a parcel's potential yield and accessibility (Fischer et al., 2008; Strebel & Bühler, 2015). In addition, recreational activities have exploded over the last three decades, with the introduction of new and ubiquitous summer and winter sports (Arlettaz et al., 2007; Jenni-Eiermann & Arlettaz, 2008). The intensity of these activities, however, varies from one massif or valley to another due to accessibility, conditions, substrate and climate (Braunisch et al., 2011).

In addition to these changing patterns of human activities, ongoing climate change is occurring faster in mountains than in plains and is expected to have a strong impact on mountain ecosystems (Beniston, 2003; Scridel et al., 2018). An increase in temperature is expected to lead to a shift of the upper edge of forests towards higher altitudes and a general increase in the dominance of woody deciduous shrubs at high elevations (Gehrig-Fasel et al., 2007; Walther et al., 2005). The major alterations in both the intensity and distribution of precipitation that is predicted will also strongly modify microclimates, notably through changes in snowfall and soil humidity (Walther et al., 2005). The consequences of these

changes on ecosystems are difficult to forecast and are likely to vary greatly locally. Nevertheless, significant changes in both vegetal and animal phenology are expected (Visser & Both, 2005).

In this context, the human activity and climate change already occurring in mountains are having major consequences on biodiversity, and these are expected to increase in the years to come (Dirnböck et al., 2011; Hoorn et al., 2018). While an increasing number of studies are documenting the response of animal species to global change (Both et al., 2006; Chen et al., 2011; Stephens et al., 2016), these tend to focus on one factor at a time, leading to poor knowledge of the relative contribution of each potential factor and their interactions and thus to incomplete predictions (Harrington et al., 1999; Jetz et al., 2007). Disentangling the factors most affecting each taxa is crucial to ensure effective management and conservation (Bowler et al., 2018; Ceballos et al., 2015; Harrison & Quinn, 1989).

The aim of this study was to explore the relative contribution of global changes on population trends of black grouse (*Tetrao tetrix*) in the French Alps. The black grouse is an emblematic species of cold ecosystems, inhabiting a broad range of mountainous and boreal habitats (Cramp & Simmons, 1980; Storch, 2007). Despite its large global population, like all alpine Galliformes, the species is considered in need of conservation and is listed in Annex I and II of the EU Birds Directive (Storch, 2007). The black grouse is a particularly relevant case study for investigating the interactions and relative contribution of different global changes as the species is expected to be sensitive to pressures such as habitat fragmentation (Kurki et al., 2000; Kurki & Linden, 1995), forest maturation (Pearce-Higgins et al., 2006), either shrub encroachment of alpine pastures (Dettenmaier et al., 2017; P. Patthey et al., 2012) or intensification of grazing (Strebel & Bühler, 2015), climate change (Barnagaud et al., 2010; Moss, 2001; Claude Novoa et al., 2008; Swenson et al., 1994; Wegge & Rolstad, 2017), development of recreational activities (Arlettaz et al., 2013; Patrick Patthey et al., 2008) and hunting (Zbinden et al., 2018). Despite the value of disentangling the relative influence of these factors, no studies have simultaneously studied the impact of both human activities and climate on the population dynamics of this species, probably because like all high-altitude species, alpine populations of black grouse are often difficult to reach and thus to monitor (Imperio et al., 2013).

We based our study on data from a total of 47 monitoring sites (breeding grounds of displaying males) located throughout the French Alps. Over the monitoring period, sites were

progressively added: about one-third of the sites were monitored from the 1980s onwards, the second third since the 1990s and the last third since at least 2005. We estimated site-specific population growth rates in the network of sites and used this to explore the spatial structure of trends. We then tested for the potential effect of selected climatic and anthropic factors on both long-term population trends and inter-annual variation in population growth rates to investigate the relative contribution of these factors to the population dynamics of this species in the Alps.

Materials and methods

Study species and area

In the French Alps, the black grouse mainly lives in semi-open habitats close to the treeline in the subalpine zone between 1400 and 2300 m, especially in transition zones between forests and alpine meadows. In the northern part of the Alps, the species mainly occupies dwarf-shrub moors dominated by alpenrose (*Rhododendron ferrugineum*) and subalpine meadows with a few scattered conifers, while in the southern Alps it occupies more diverse habitats, from open habitats to forests dominated by larch (*Larix decidua*), arrolla pine (*Pinus cembra*) or mountain pine (*P. uncinata*) (Caizergues, 1997). Over its lifecycle, the black grouse requires a mosaic of different habitats: it selects areas that have open, sparsely vegetated land for courtship displays, good shelter for roosting, and shrubs or trees for feeding above the snow in winter (Schweiger et al., 2012; Albin Zeitler, 2003). Population dynamics are also strongly dependent on the presence of an herbaceous or ericaceous stratum for brood rearing (Bernard-Laurent, 1994).

Male counts

Black grouse have a very unique and well-recorded courtship ritual that involves the males strutting around at dawn in a breeding arena, or 'lek' (Glutz von Blotzheim et al., 1994). They have a highly distinctive mating call that allows relatively easy counts. In the subalpine zone, birds form leks from March to June in open microhabitats such as ridges, clearings and meadows with few or no trees (Bernard-Laurent, 1994; Magnani, 1988).

In France, monitoring of the black grouse has been coordinated by the Observatory of Mountain Galliformes (Observatoire des Galliformes de Montagne: OGM) since 1998. They have established 53 counting sites of displaying males in accessible areas known to host black grouse leks. The location and size of the sites mainly depends on the monitoring resources

available nearby. The year monitoring started varied between 1979 and 2018 depending on the site. Since then, counts have been conducted annually or every two years, following a standardized protocol established for black grouse monitoring in France (described in Leonard, 1989; Montadert, 2016). As many observers as required to cover the studied area (L. N. Ellison & Magnani, 1985) patrol the sector walking or stay in a predetermined fixed position (depending on the site) and count, from a certain distance, displaying males on or around leks. Counts are performed from early morning, before sunrise, until no later than two hours after sunrise (Montadert, 2016) between the last week of April and the end of May – as close as possible to the activity peak. Intra-annual replicates (2 or 3) have also been performed on most sites since 1995. Counting is always performed when weather conditions are good, i.e. avoiding heavy rain, strong winds or dense fog (Baines, 1996; Leonard, 1989; Montadert, 2016).

For this study, we focused on the count data for 47 sites (see Figure 1). From the complete network of 53 sites, we excluded six sites as these had been monitored for too few years (<7 years). The size of the 47 selected sites varied from 650 to 7300 ha (mean = 1862 ha). We defined four regions based on bio-geographic characteristics: northern pre-Alps (13 sites), northern internal Alps (16 sites), southern pre-Alps (6 sites) and southern internal Alps (12 sites). We analysed the time series of the 47 sites from 1996 to 2018 (hereafter, ‘22-year analysis’) as well as a subset of the 11 sites for which counts started earliest, from 1979 to 2018 (‘39-year analysis’). While the first analysis provided good coverage to test the effect of spatial covariates on trends, the second analysis relying on a longer time series provided a more precise view of the long-term trends.

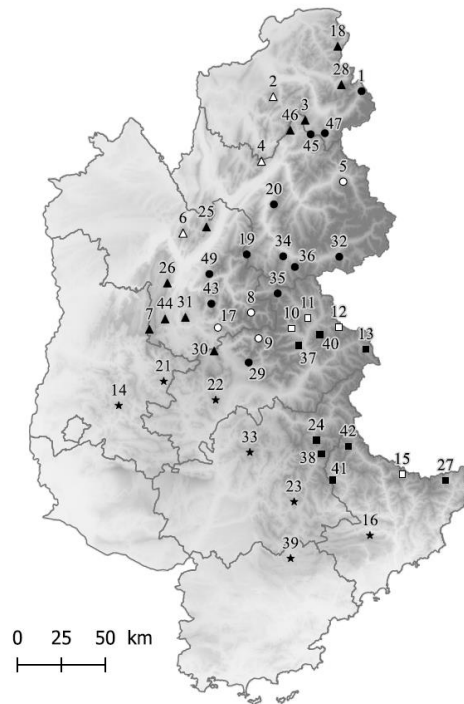


Figure 1: Map showing the 47 black grouse monitoring sites in the French Alps used in the 22-year trend analysis (1996–2018) (the sites are shown with their OGM reference number). Symbols represent the four regions (triangle = northern pre-Alps, circle = northern internal Alps, star = southern pre-Alps, square = southern internal Alps). The white symbols correspond to the subset of 11 sites used for the 39-year time series (1979–2018). Elevation is shown in grey-scale and the grey lines delineate the French departments.

Anthropic and environmental variables

We then assembled variables related to environmental conditions and human activities that we postulated might affect black grouse population trends. All variables (Table 1) were scaled, either on the full matrix or site by site when data was not comparable between sites. We tested for an effect of each covariate on median trends or on inter-annual variation in population growth rates or both.

The surface area and mean elevation of each site were calculated based on the contour and centroids of the monitoring site. Site sizes were relatively homogenous, except for one site that was much larger than the others (7000 ha). We tested for an effect of the surface area on initial population size, observation error and median trend (see ‘Analysis’ and Table 1). We conducted this analysis twice, with and without the outlier. Regarding elevation, ranges at the site scale (elevation max-min) were comparable between sites, so we chose to use the mean.

Five sites were located at a relatively low elevation compared to the others (<1500 m, all in the southern pre-Alps), so we conducted this analysis twice, with and without these sites.

Table 1: Explanatory variables used to investigate the potential effect of biotic and abiotic influences on median trends and/or on inter-annual variation in population growth rates of black grouse in the French Alps between 1979 and 2018.

Parameter	Description	Measurement unit	Median trend	Inter-annual variation
Surface area	Surface area of the monitoring site (constant over years)	Hectares (ha)	X	
Elevation	Mean elevation of the monitoring site (constant over years)	Metres above sea level (m)	X	
Date_50	Date in spring when snow cover was reduced to half of the surface area. Yearly data taken from MODIS from 2000 to 2016.	Day of year (day 1–365)	X	X
Date_100	Date in spring of snow-free ground. Yearly data taken from MODIS from 2000 to 2016.	Day of year (day 1–365)	X	X
LOS	Length of vegetation season. Yearly data taken from MODIS from 2000 to 2017.	Day of year (day 1–365)	X	X
SOS	Date of start of vegetation season. Yearly data taken from MODIS from 2000 to 2017.	Day of year (day 1–365)	X	X
Summer temperature	Mean temperature in June, July and August. Yearly data taken from SAFRAN (from 1979 to 2017).	Degree Celsius per day (°C/day)		X
Precipitation	Sum of monthly precipitation in June, July and August (divided by the number of days with available data). Yearly data taken from SAFRAN (from 1979 to 2017).	Rainfall (mm)		X
Cable density	Sum of all cables divided by site surface area. Yearly data from 1979 to 2018.	Metres per hectare (m/ha)	X	X
Number of harvested birds	Number of birds harvested the previous year. Yearly data from 1994 to 2017.	Number of birds (nb)		X
Harvest density	Number of birds harvested the previous year divided by the surface area of the site. Yearly data from 1994 to 2017.	Number of birds per hectare (nb/ha)	X	X

The surface area and mean elevation of each site were calculated based on the contour and centroids of the monitoring site. Site sizes were relatively homogenous, except for one site that was much larger than the others (7000 ha). We tested for an effect of the surface area on initial population size, observation error and median trend (see ‘Analysis’ and Table 1). We conducted this analysis twice, with and without the outlier. Regarding elevation, ranges at the site scale (elevation max-min) were comparable between sites, so we chose to use the mean. Five sites were located at a relatively low elevation compared to the others (<1500 m, all in the southern pre-Alps), so we conducted this analysis twice, with and without these sites.

Previous studies have shown that the timing of snowmelt influences the date of initiation of plant growth and consequently the body condition of grouse hens and their breeding success (Moss & Watson, 1984; Watson, 1965). We extracted snowmelt dates from the moderate resolution imaging spectroradiometer (MODIS) on board the Terra platform’s Earth Observing System. This data was available from 2000 onwards. We defined the date of snowmelt as the end of the period of continuous snow cover. Date_100 corresponds to total snowmelt at the site (100% bare ground), and date_50 to 50% bare ground (see Novoa et al., 2016 for the use of such covariates on another galliforms). In parallel, we used MODIS normalized difference vegetation index (NDVI) data with the “greenbrown” package in R (Forkel & Wutzler, 2015; R Core Team, 2018) to estimate two metrics that summarize vegetation phenology: start of growing season (SOS) and length of growing season (LOS). Both the start and end of the growing season were defined from the derivative of the seasonal curve, as the mid-points of spring greenup and autumn senescence, respectively (Forkel et al., 2015). We considered that MODIS data was of comparable quality across sites; hence, we tested for a linear and a quadratic effect of date_50, date_100, SOS and LOS on both median trends and inter-annual variation in population growth rates.

We based our weather indices on meteorological parameters estimated by SAFRAN (Système d’analyse fournissant des renseignements atmosphériques à la neige), a mesoscale atmospheric analysis system for surface variables using ground data observations from Météo France (Durand et al., 1993). While the temporal resolution of SAFRAN is very good, with data available from 1958 onwards, its spatial resolution of 8 km was not well suited to our small mountainous sites. Thus, we chose to define only two synthetic variables, the first representing the summer temperature (mean temperature in June, July and August) and the second summarizing precipitation, calculated as the sum of monthly precipitation in June, July and August divided by the number of days with available data. While these covariate

values might be biased due to cell resolution, bias was considered consistent over time; hence, we tested for a linear and a quadratic effect of temperature and precipitation only on the inter-annual variation in growth rates.

We extracted yearly cable density as a proxy of winter sports activity (public data from OGM: observatoire-galliformes-montagne.com). We used a 2-km buffer zone around monitoring sites, defined to correspond to the black grouse's altitudinal range (1400–2300 m). In France, hunting of adult cocks is practised according to regional and local regulations, which vary by locality and have changed over time. Hunting bag sizes have been available since 1998, coinciding with the establishment of hunting guidelines for black grouse in France (Com. pers. OGM). The number of cocks killed per year has progressively decreased ever since, from 1000 birds in the late 1990s to about 400 birds in recent years. The annual harvest rate is now thought to represent about 5% of the estimated French black grouse population, with rates that can rise to 10% in some locations (Com. pers. OGM). We gathered hunting bag data from departmental hunting organizations. Data collection on hunting bags started on different dates depending on the site (between 1994 and 2006). For 17 sites, hunting bag data matched monitoring sites exactly (in terms of geographical area). For these sites we created a variable for harvest density (number of birds killed per ha) and tested its effect on both median trends and the inter-annual variation in growth rates. For the remaining 19 sites for which we had hunting data, the surface area on which hunting bags were collected could differ to a certain extent from that of the monitoring site, but remained constant over the study period. We then built a second variable for the 36 sites (for which we had data on the number of harvested birds) and tested its effect only on the inter-annual variation in growth rates.

Statistical analysis

We analysed population trends using state-space models (Buckland et al., 2004; de Valpine & Hastings, 2002; Dennis et al., 2006) within the Bayesian framework (Kéry & Schaub, 2012), based on the work of Furrer et al. (2016) on the rock ptarmigan. This type of model allowed us to separate the dynamics of the state over time (the abundance) from the observation process (the counts). As our populations are expected to be mainly declining and to occur at low densities (BirdLife International, 2016), we assumed stochastic exponential population growth and we chose not to consider density dependence. As the population growth rate is the logarithm of the ratio of two successive population sizes, the size of the monitored site (which was constant over the years) had no impact on the population growth rate.

We built a general model on which we applied several decompositions to address different questions. In all cases, the state process of $N_{i,t+1}$ the population size of site i in year $t + 1$ was defined as follows:

$$\log(N_{i,t+1}) = \log(N_{i,t}) + r_{i,t}$$

$$r_{i,t} = \bar{r}_i + \varepsilon_{i,t}$$

$$\varepsilon_{i,t} \sim \text{Normal}(0, \sigma^2_{proc})$$

with $r_{i,t}$ the annual population growth rate of site i from year t to $t + 1$ and $\varepsilon_{i,t}$, reflecting the variability in the population growth rates around the median trend \bar{r}_i defined by a stochastic process based on a Normal distribution with σ^2_{proc} the residual variance.

Then the observation process was defined as a log-normal abundance distribution, with $y_{i,t,k}$ the k counts on site i at year t and σ^2_{obs} the residual variance (observation error):

$$\log(y_{i,t,k}) \sim \text{Normal}(\log(N_{i,t}), \sigma^2_{obs})$$

This observation model was based on the assumption that the counts were correct on average and adjusted for random variation in counting errors that can come either from double counting or missed individuals.

We first assessed site-specific population growth rates, with $\varepsilon_{i,t}$ reflecting temporal variability in the site-specific growth rate around the mean annual growth rate \bar{r}_i . We computed the probability that \bar{r}_i was larger than zero, i.e. the proportion of iterations from the posterior distribution of \bar{r}_i over zero.

We then tested whether adjacent sites presented more similar trends than distant sites by using a Functional Principal Component Analysis (FPCA) on the estimated $r_{i,t}$ (Ramsay and Silverman, 2005, Appendix 3). This method first defines a summary function of what happens in all sites and then describes how trends vary from this average (Jolliffe & Cadima, 2016). The FPCA was applied on a spline functional model of trends instead of applying it directly to the discrete $r_{i,t}$. To avoid issues related to missing-data imputation, we did the analysis on a subset of 35 sites from 2000 to 2018. We obtained continuous smoothed trends from $r_{i,t}$ by applying penalized B-splines, using the “splines” (Meyer, 2008) and “fda” packages (Ramsay et al., 2013) in R (R Core Team, 2018). We then analysed the curves obtained with the specific method coined “functional PCA” (Ramsay & Silverman, 2005). Finally, to test for spatial autocorrelation of similar trends, we applied I-moran tests on the order 2 neighbour

matrix of the values from the FPCA and produced Moran's I plots (Legendre & Legendre, 2012) using R's "spdep" package (Bivand et al., 2011).

We then applied different decompositions to the general model presented above to test the effect of explanatory variables on population growth rates, depending on the structure of the variables and the question (Table 1). First, to test the effect of the surface area (S) of the site on initial population size and observation errors, we applied to the general model the following linear equation, with $N_{i,fc(i)}$ the initial population size at site i , α_i the intercept, and β the slope of the effect:

$$\log(N_{i,fc(i)}) = \alpha_i + \beta_i * S_i$$

$$\sigma^2_{obs_i} = \alpha_i + \beta_i * S_i$$

To estimate the impact of explanatory variables on site median trends, we used the following two equations, with \bar{r} the common trend across sites, X_i and $X_{i,t}$ the explanatory variable X at site i , in the first case time independent and in the second case recorded for year t :

$$r_{i,t} = \bar{r} + \alpha_i * X_i + \varepsilon_{i,t}$$

$$r_{i,t} = \bar{r} + \alpha_i * X_{i,t} + \varepsilon_{i,t}$$

Finally, we tested the impact of explanatory variables on the detrended inter-annual variation in growth rates, i.e. the variations in mean annual growth rate around the median trend. When covariate values were comparable between sites, we applied the following model:

$$r_{i,t} = \bar{r}_i + \alpha * X_{i,t} + \varepsilon_{i,t}$$

Otherwise, we treated each site separately:

$$r_{i,t} = \bar{r}_i + \alpha_i * X_{i,t} + \varepsilon_{i,t}$$

We implemented models in the Bayesian context using the R packages "rjags" (Plummer et al., 2019) and "R2jags" (Su et al., 2015). We had no prior knowledge about the growth of the populations, thus we specified vague priors for all parameters. We ran 3 chains of 100,000 iterations with 50,000 burn-in iterations and a thinning of 9. We checked that convergence was satisfactory by visualizing the mixing of chains and using the Brooks–Rubin–Gelman diagnostic (Brooks & Gelman, 1998). To evaluate whether the explanatory variables had an effect on population growth, we computed the probability that the regression coefficients α_i were below zero as well as examining the size of the effect (Kéry & Schaub, 2012).

Results

22-year trends of 47 sites (1996–2018)

The findings showed that the annual population growth rates obtained for the 47 sites (Figure 2 & Appendix 1) were contrasting, with medians ranging from 0.196 to 0.073. The rates were different even for nearby sites, except in the southern pre-alps, where most sites were more likely to show population decline. Credibility intervals of mean annual growth rate estimations were large (80% CI width mean=0.097; 95% CI width mean=0.151). Inter-annual variation in mean annual growth rates around the median trend was, on average, one-quarter lower than variation associated with observation error (sd_{proc} median=0.15, 95% CI 0.13–0.17; sd_{obs} median=0.19, 95% CI 0.17–0.21).

Considering an 80% CI threshold, four sites showed a significant population increase (sites 5, 8, 15 and 44, with median r ranging from 0.032 to 0.073, corresponding to a 94% and 109% increase over 22 years respectively), and seven sites showed a significant decline (sites 6, 16, 19, 21, 22, 39 and 41, with median r ranging from -0.033 to -0.196 per year, corresponding to a 51% and 66% decline over 22 years respectively). Definitive conclusions could not be drawn for the 36 remaining sites. Of these 36 sites, six sites showed a median r between -0.03 and -0.02 (corresponding to a 47% and 35% decline over 22 years respectively), and six had a median r between -0.02 and -0.01 (corresponding to a 35% and 19% decline over 22 years respectively). Four sites showed a median r between 0.01 and 0.02, and five from 0.02 to 0.03 (corresponding to a 23%, 52% and 86% increase respectively). Finally, the 15 remaining sites presented a mean annual growth rate between -0.1 and 0.01, hence a small cumulative variation over the entire study period ranging from -19% to +23%.

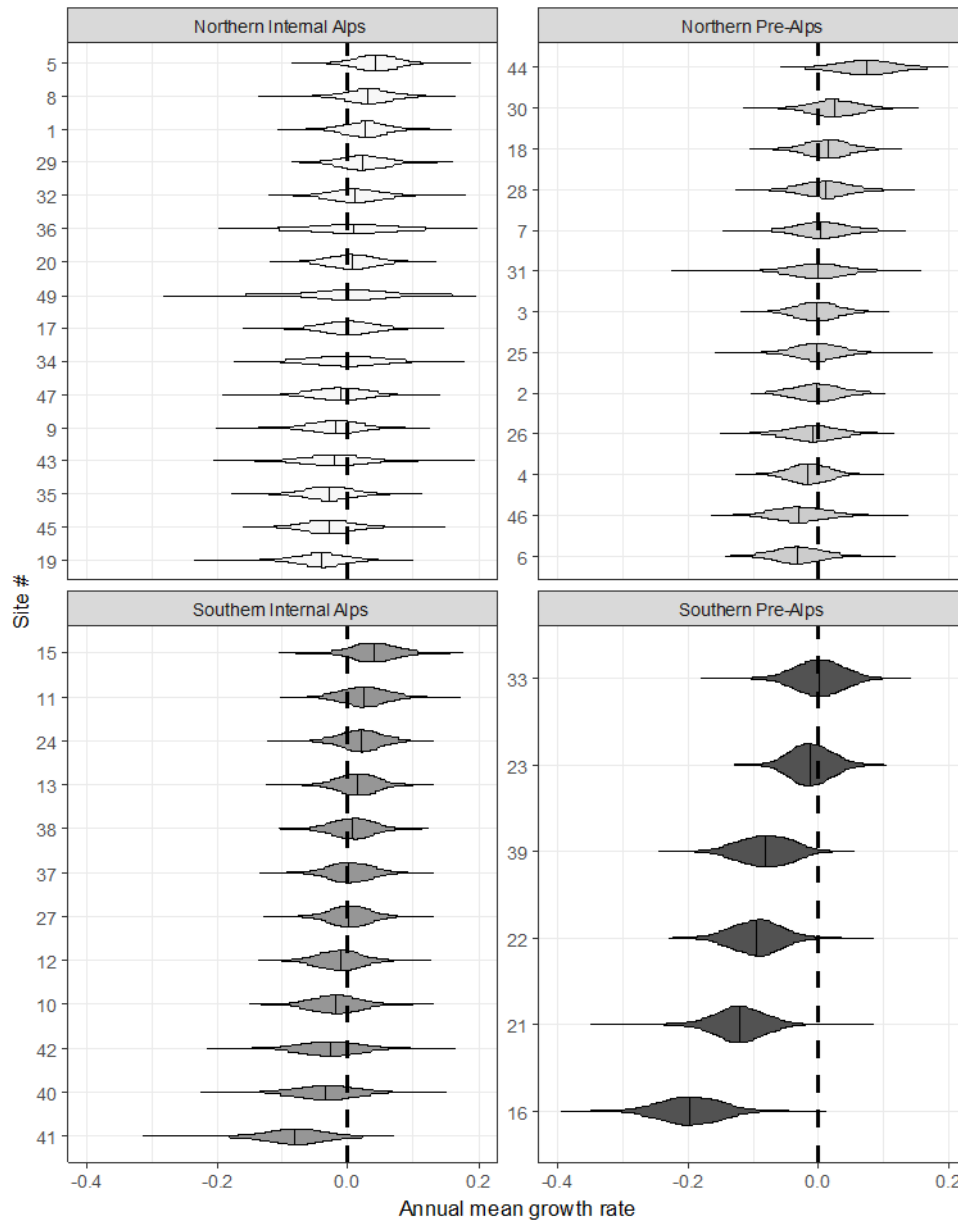


Figure 2: Violin plots of the posterior distributions of mean annual population growth rate $\overline{\tau}_i$ estimated with the state-space model applied on the 47 black grouse monitoring sites from 1996 to 2018. Sites are sorted by region and according to decreasing medians (black line of each violin). Site numbers are the OGM reference numbers (see Appendix 1).

39-year trends of 11 sites (1979–2018)

Conclusions from the 11 longer time series differed slightly from those obtained with the 47 sites monitored over 22 years (Figure 3 & Appendix 2). The credibility intervals of mean annual growth rate estimations were, as expected, narrower with these longer time series, although they remained relatively wide (80% CI width mean=0.070; 95% CI width mean=0.111). Once again, inter-annual variation in mean annual growth rates around the

median trend were, on average, one-quarter lower than variation associated with observation error (sd_{proc} median=0.15, 95% CI 0.13–0.17; sd_{obs} median=0.19, 95% CI 0.18–0.31).

Considering an 80% CI threshold, no site showed any significant population increase, while three sites presented a significant decline (sites 2, 10 and 9, with median r ranging from -0.02 to -0.05, corresponding to a 54% and 86% decline over 39 years respectively). Definitive conclusions could not be drawn for the remaining eight sites. Of these eight sites, three showed a median r between -0.02 and -0.01 (corresponding to a 54% and 32% decline over 39 years respectively), four sites between 0.009 and 0.016 (corresponding to a 40% and 83% increase) and one site close to 0. All three sites in the northern pre-Alps showed a median growth rate below -0.016 (Figure 3 & Appendix 2).

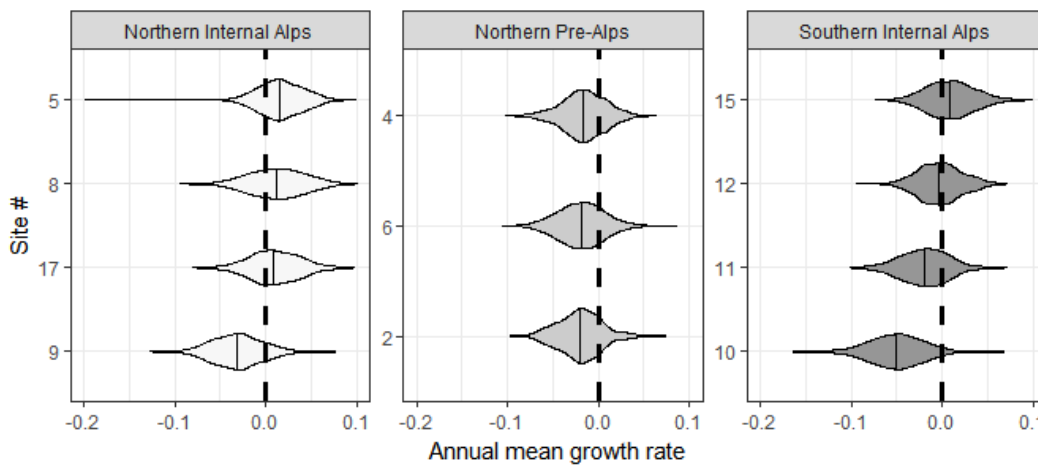


Figure 3: Violin plots of the posterior distributions of mean annual growth rate \bar{r}_i estimated with the state-space model applied on 11 black grouse monitoring sites from 1979 to 2018. Sites are sorted by region and according to decreasing medians (black line of each violin). Site numbers are OGM reference numbers (see Appendix 2).

Assessment of spatial autocorrelation in population trends using FPCA

The first mode of the FPCA explained 62.47% of the variance (Appendix 3). The trend variation explained by PC1 ranged from increasing (when PC1 was positive) to decreasing (when PC1 was negative). The second mode explained 27.64% of the variance and mainly discriminated concave and convex trends, with sites that showed a peak around 2005 (positive values) and those that showed a strong decrease around 2010. I-Moran tests performed on values from both modes of the FPCA were not significant (Appendix 3), suggesting that there was no spatial autocorrelation in trends.

Influence of anthropic and environmental variables

In line with our predictions, we found significant positive effects of site surface area on observation error variance (median=2.917; 95% CI 3.019, 3.118; $p < 0.001$) and initial population size (median=3.168; 95% CI 3.219, 3.269; $p < 0.001$). Results were comparable with or without the outlier site of 7000 ha.

Explanatory variable effects on median trends (see all result graphs in Appendix 4)

While the effect was not significant, our results suggest that median trends were negatively related to site surface area (0.014; 95% CI -0.002, 0.010; $p = 0.631$), with a decrease of about 0.035 in median r between the smallest (565 ha) and the largest sites (7236 ha). We found a significant quadratic effect of elevation on median trends, with intermediate elevations associated with more positive median growth rates (median of the quadratic parameter = -0.018; 95% CI -0.012, -0.005; $p = 0.998$). The optimal elevation was around 1800 m; we observed a 0.050 mean annual growth rate decrease every 400 m from this optimum. However, linear and quadratic effects were no longer significant when we removed the five lowest-altitude sites (under 1500 m) from the analysis (linear effect: median=0.00; 95% CI -0.015, 0.011; $p = 0.323$). Neither the length of the vegetation season (LOS) nor snow cover (date_50 or date_100) variables exhibited a significant impact on median trends, though early snowmelt and long vegetation seasons tended to be associated to lower growth rate values (LOS: median=-0.006; 95% CI -0.022, 0.009; $p = 0.785$; Date_100: median=0.014; 95% CI -0.010, 0.019; $p = 0.176$). Our results indicate a 0.035 decrease in the median of the mean annual growth rate when the season was twice as long, and an increase of about 0.007 per month from January to June.

Regarding the start of the vegetation season (Figure 4A), the results showed a strong quadratic effect (SOS: intercept: median=-0.095; 95% CI -0.016, 0.016; $p = 0.508$; slope: median=-0.01; 95% CI -0.022, 0.003; $p = 0.940$). The optimal date was around the end of April, and then median trends declined by 0.050 every month it deviated from this optimum. As for both cable and harvesting density, the findings indicate that SOS was unlikely to have an effect on the median trend of a site. For all these parameters, the medians of slopes were very close to zero and the posterior distribution of the slope parameter strongly overlapped zero (cable density median=0.004; 95% CI 0.004, 0.012; $p = 0.182$; harvest density median=0.003; 95% CI -0.021, 0.030; $p = 0.398$).

The effect of explanatory variables on the detrended inter-annual variation in growth rates (Appendix 5)

We found a strong positive linear relationship between inter-annual variation in growth rates and summer temperatures (Figure 4B: median=0.033; 95% CI 0.000, 0.067; $p=0.025$), with an increase of about 0.010 in mean annual growth rate per additional degree Celsius. In contrast, there seemed to be a negative linear relationship between inter-annual variation in growth rates and precipitation (Figure 4C: median=-0.015; 95% CI -0.048, 0.007; $p=0.895$), with a decrease of 0.004 in the median annual growth rate for every additional mm of rainfall per day. Inter-annual variation in growth rate was negatively correlated with the start of the vegetation season (SOS) (Figure 4D: median=-0.027; 95% CI -0.068, 0.005; $p=0.949$), and the date of 100% snowmelt (date_100) (Figure 4E: median=-0.043; 95% CI -0.086, 0.002; $p=0.968$). Years with an early snowmelt and vegetation season were associated with higher mean annual population growth rates. We observed a decrease of about 0.060 in mean annual growth rates per additional month of the SOS, and of about 0.350 per additional month of date_100. In terms of length of vegetation season (LOS) and harvesting density, the medians were very close to zero and the posterior distribution of the slope parameter strongly overlapped zero, suggesting these were unlikely to have a significant effect on inter-annual variation in growth rates (LOS median=-0.007; 95% CI -0.040, 0.030; $p=0.647$; harvest density median=0.001; 95% CI -0.046, 0.046; $p=0.468$). Finally, the findings showed a strong positive relationship between inter-annual variation in growth rates and cable density on sites (Figure 4F: median=0.044; 95% CI 0.008, 0.082; $p=0.002$). Over the range of cable density in our dataset (from 0 to 20 m/ha), mean annual growth rates increased by about 0.200.

The relationship between the number of harvested birds and inter-annual variation in growth rates was heterogeneous between regions and between sites within regions (Appendix 6). Considering an 80% CI threshold, six sites, distributed across the four regions, showed a positive relationship (sites 31, 5, 37, 12, 22 and 18, with medians ranging from -0.010 to -0.230), and four sites in the southern internal Alps and four sites in the northern internal Alps showed a negative relationship (sites 29, 27, 1, 35, 17, 10, 11 and 40, with medians ranging from 0.010 to 0.539). Definitive conclusions could not be drawn based on the p-value for the remaining

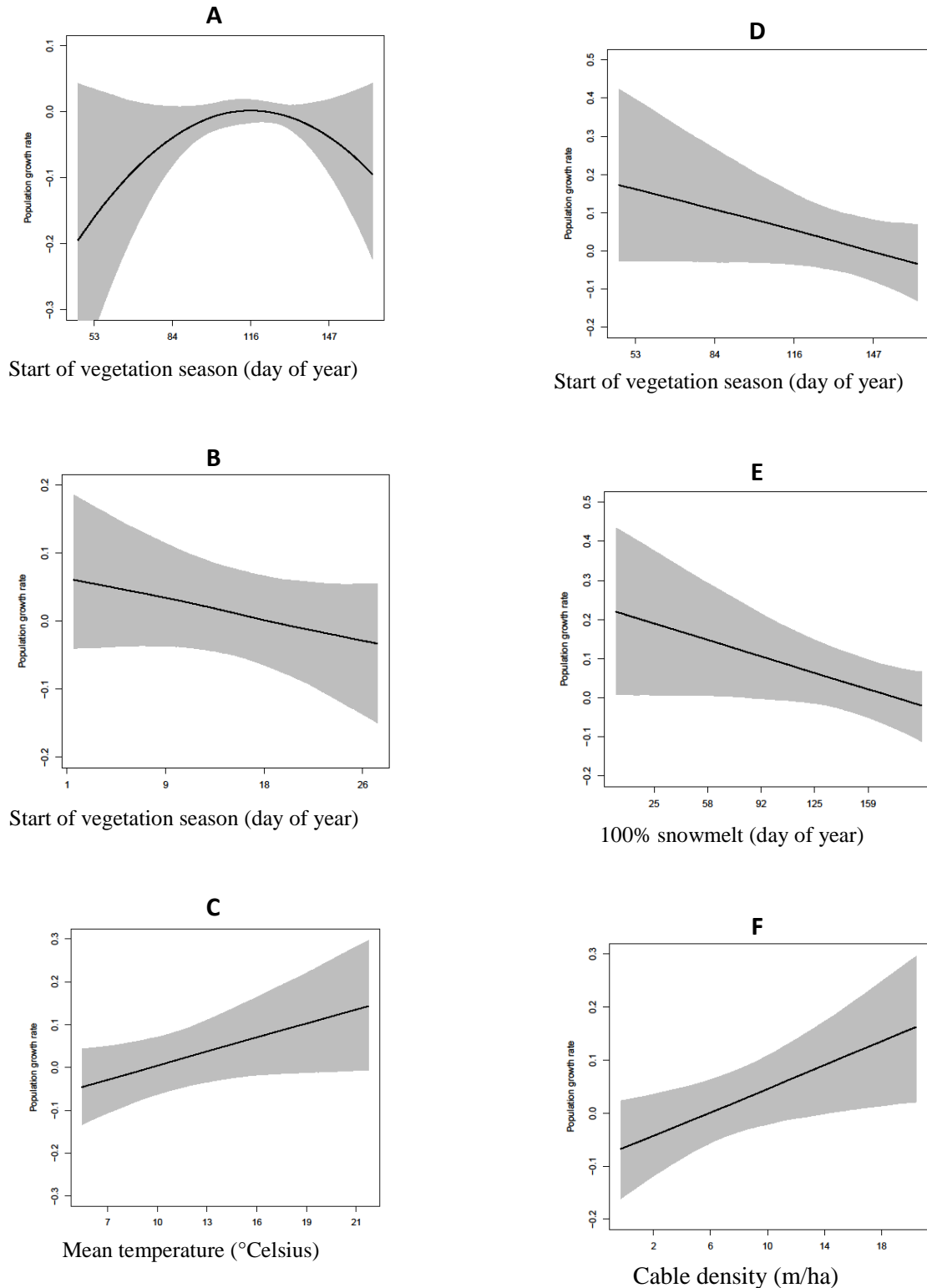


Figure 4: Impact of covariates on mean annual population growth rates (mean \pm 95%CI) estimated by the state-space models applied on the 47 time series of black grouse males counted at leks scattered throughout the French Alps. Panel A shows results from the model that looked at the relationship between the start of the vegetative season (SOS, from 2000 to 2018) and median site-specific long-term trends. The other panels show results from models that looked at each factor's effect on the inter-annual variation in growth rates: (B) sum of summer precipitation per day (from 1979 to 2018), (C) summer mean temperature (from 1979 to 2018), (D) start of vegetative season (SOS, from 2000 to 2018), (E) 100% snowmelt date (date_100, from 2000 to 2018) and (F) cable density (from 1979 to 2018).

When looking at slope medians only, there were about as many sites with slopes below -0.05 (sites 35, 44, 40, 10 and 11) as over 0.05 (sites 22, 31, 37 and 6). As for slopes contained within this interval (-0.05; 0.05), there was about the same proportion of negative and positive slopes.

Discussion

Our results showed that black grouse population trends were strongly heterogeneous, not just at a national scale, but also at a relatively small scale, with no significant general trends observed or even spatial autocorrelation of site-specific trends. Nevertheless, a general decline was found in the pre-Alps. While altitude and the start of the vegetation season had a strong impact on site-specific median trends, no significant effect of snowmelt dates and length of vegetation season was found. Climatic covariates also strongly influenced inter-annual variation in growth rates. We found no significant effect of harvesting or cable density on site-specific median trends; however, there was a surprisingly positive correlation of inter-annual variation in growth rates with cable density. Finally, the impact of the number of harvested birds on inter-annual variation in growth rates differed between sites, with only a few sites showing strong negative or positive effects. Thus, during our study period, climatic conditions seemed to have had a much stronger influence than recreational activities on black grouse population growth rates in the French Alps.

Despite a relatively long time series of data (39 years for 11 sites and 22 years for 47 sites), trend estimates are somewhat imprecise. The large CI width appears to be the consequence of both high inter-annual variation in population growth rates and high measurement errors (Auger-Méthé et al., 2016). This measurement error is probably linked to the behaviour of both observers and birds, the latter strongly influenced by meteorological conditions (Baumgardt et al., 2017). Counting errors might be reduced either by more rigorous protocol standardization or by including variables associated to the observation process in the models. Unfortunately, we lacked any systematic data to be used as covariates that could help improve inference of the detection bias and model variance more accurately (Kéry et al., 2009). Moreover, as monitoring is partly conducted by volunteers, imposing more constraints on protocols might lead to a lower number of participants (Couvét et al., 2008; Dickinson et al., 2010).

Our results showed that local population trends were strongly heterogeneous in space, even within the same region, with a balanced number of sites declining or increasing. Because the actual monitored sites were not selected based on probabilistic design but rather on subjective criteria, extrapolation of a national trend was not possible with this data (Fournier et al., 2019; Yoccoz et al., 2001). However, a general population decline in sites in the pre-Alps emerged from the results. All sites located at the southern edge of the distribution of the species also showed a clear decline in population size. The elevated temperature and shorter persistence of snow in these southern sites, related to climate change, probably partly explain this general decline in the black grouse, which is a glacial relict species adapted to cold temperatures (Bionda et al., 2017).

Results from the FPCA showed that trends and inter-annual variation in growth rates were not correlated in space (with the notable exception of the southern Alps sites as described above). Other studies on different species of grouse have observed similar strong spatial heterogeneity of population growth rates even among close populations (Cattadori and Hudson, 1999; Martinoli, 2016). For example, a recent study on rock ptarmigan in the Swiss Alps found similar spatially heterogeneous trends with no synchrony between populations (Furrer et al., 2016). Such strong spatial heterogeneity in population growth rates might be explained by the significant differences in local conditions even over short distances in mountains, which might overcome synchronizing drivers expected from large-scale climate patterns (Bjørnstad, 1999; Paradis et al., 2000; Brambilla et al., 2019).

This idea is confirmed by our study, which shows that, despite high heterogeneity in local trends, abiotic variables had a strong impact on both local trends and inter-annual variation in local population growth rates. On a given site, years with warm temperatures and early snowmelt and vegetation growth were associated with higher black grouse population growth rates. Numerous studies on grouse have demonstrated that vegetation and snowmelt phenology influence population growth rates (Clarke & Johnson, 1992; Liebezeit et al., 2014; C. Novoa et al., 2016; Pulliainen & Tunkkari, 1991). Warm temperatures probably favour an early start to snowmelt and the vegetative growth season (Visser et al., 2009). An early vegetation season allows hens to benefit from protein-rich vegetation during egg production, along with higher resource availability during the chick-rearing period, factors that might improve chick body condition and in turn higher winter survival (García-González et al., 2016; Brittas, 1988). Regarding weather covariates, we also found a negative correlation between summer precipitation levels and mean annual population growth rate, which is

consistent with previous studies of several species of grouse showing that high levels of precipitation and adverse climatic conditions during the hatching period and the two first weeks of a chick's life can negatively affect survival (Erikstad & Spidso, 1982; Claude Novoa et al., 2008; SÆther et al., 2004).

When looking at median population trends, we also found a significant quadratic effect of an early vegetation start. Consistent with the results on inter-annual variation described above, sites with late vegetation phenology were associated with lower population growth rates. However, sites that exhibited a very early phenology were also more likely to show decline. This discrepancy between different analyses is probably related to the fact that the start of the vegetation season is strongly negatively correlated with elevation (Appendix 7, $\rho=0.79$). Thus, sites with very early phenology were mostly those located in the southern pre-Alps, at the southern margin of the French distribution, where despite a long vegetative season, summer conditions might be too harsh, as suggested by the general decline observed at these sites (see above).

The strong climatic signals in our results suggest that ongoing and future climate change will have a major impact on population trends. The distribution of black grouse is expected to contract towards higher elevations due to ambient temperature warming (Veronika Braunisch et al., 2016; Chamberlain & Pearce-Higgins, 2013), and our results on the impact of the start of the vegetation season as well as the observation of a general decrease in southern populations at a lower latitude and lower altitude confirmed such a potential pattern. Upward displacement of leks has been reported in the Swiss Alps since 1970 following the altitudinal shift of the treeline induced by warming temperatures (Bionda et al., 2017; Zurell et al., 2012). Yet the strong impact of precipitation on population trends we found leads us to suspect that alterations in the distribution of black grouse populations will be difficult to predict as shifts in precipitation regimes are especially difficult to forecast in mountains (Tingley et al., 2012). Moreover, climate change will result in profound changes in both vegetation and peaks of insect communities, along with an increase in the frequency of extreme events (Beniston, 2003), making it difficult to predict accurately how the black grouse will respond to this interaction of direct and indirect factors. Studies conducted on boreal black grouse showed that climate change can have complex consequences on the lifecycle of the species, with warmer springs resulting in an advanced onset of breeding. Yet summers were also colder and wetter, leading to a phenological mismatch between chick growth and the peak of food availability, and thus a negative relationship between an

advanced spring and the population growth rate (Ludwig et al., 2006). But another study on Norwegian populations showed the opposite pattern, with population growth rates positively correlated with an advanced spring (Wegge & Rolstad, 2017).

Concerning anthropic activity, contrary to our expectation, cable density, used as a proxy of recreational activity near the studied sites, was not correlated to population trends, but was positively correlated to variation in local growth rates (i.e. at specific sites local growth rate increased with cable density). These results are in contradiction with previous research carried out in Switzerland that showed a negative impact of ski lifts and related outdoor winter sports on black grouse abundance, after accounting for the effect of habitat type (Patrick Patthey et al., 2008). Our counterintuitive result may be explained by the fact that ski resort development in the French Alps started before World War II and continued into the 1980s (Jenni-Eiermann & Arlettaz, 2008), while our earliest dataset started in 1979 and most data is from the 1980s and 1990s. So the strong negative impact of ski resort development may have occurred before monitoring in our study area. Nonetheless, it is more complicated to explain the increase in local population growth rate with the increase in cable density on a specific site. This may suggest a certain tolerance, or even a local benefit, of human recreational activities for black grouse. A study carried out in the Bavarian Alps showed that some black grouse populations actually seemed to use quiet winter refuges near ski areas when favourable habitat is available and disturbance is predictable (Zeitler, 2007); such a pattern may also hold true in our area.

In terms of hunting, our analysis did not find any significant long-term effects of harvesting levels on population trends since 1996. The impact of site-specific harvesting on inter-annual variation in growth rates during our study period differed between sites, but seemed to be equally distributed around zero. Current harvesting rates are considered to be very low compared to what they were before the 1990s. Today approximately 5% of the total male population is estimated to be harvested each year; the number of harvested birds was about 10 times higher around 1986–88 (Magnani, 1995) and was 20 times higher in 1965 (Revue nationale de la chasse, 1966). Previous studies investigating the impact of such high hunting rates on local population dynamics showed a highly distorted adult sex ratio; however, this did not seem to lead to negative effects on breeding success, probably thanks to immigration from nearby populations (Ellison et al., 1988). Today hunting quotas are adjusted every year depending on the reproductive success of the previous year. This protocol may limit the negative impact of harvesting on population growth rates, and may even explain the positive relationship observed at some sites. Nevertheless, our results do not demonstrate that the

current level of hunting is sustainable at the national scale, as local harvesting may be compensated by immigration from unharvested areas (Little et al., 1993; Novaro et al., 2005). Further information regarding source–sink dynamics of black grouse populations in the study area would be needed to answer this question (Lundberg & Jonzén, 1999).

Conclusion

Our study highlighted strong spatial heterogeneity, even at a relatively small scale, of population trends in black grouse in the French Alps, while finding that populations at the margin of the distribution showed a strong decline. These results suggest that mountain bird species may be drastically affected by ongoing climate change, perhaps even more than by increased recreational activities. The black grouse, like other mountain birds, is expected to experience even more marked changes in abundance in response to profound changes in trophic networks through cascading effects linked to increasing climate change (Larson et al., 2019; Lyly et al., 2016; Ockendon et al., 2014; Pearce-Higgins et al., 2019). This conclusion, however, should be tempered by the fact that major components of bird population dynamics are habitat quality and its evolution in space and time – information that was unfortunately not available in this study (Angelstam, 2004; T. Ludwig et al., 2009; Pearce-Higgins et al., 2006). While human activities did not seem to be the major factor directly affecting the population dynamics of the black grouse in our study areas, the strong indirect effects of these activities on habitats, through forest dynamics and agricultural practices, compared to the slower predicted landscape changes due to climate change, were not taken into consideration in our study and merit further investigation for a better understanding (Ockendon et al., 2014).

Bibliography

Angelstam, P. (2004). Habitat thresholds and effects of forest landscape change on the distribution and abundance of black grouse and capercaillie. *Ecological Bulletins*, 173–187.

Arlettaz, R., Patthey, P., Baltic, M., Leu, T., Schaub, M., Palme, R., & Jenni-Eiermann, S. (2007). Spreading free-riding snow sports represent a novel serious threat for wildlife. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 1219–1224. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0434>

Arlettaz, R., Patthey, P., & Braunisch, V. (2013). Impacts of outdoor winter recreation on alpine wildlife and mitigation approaches: A case study of the black grouse. In C. Rixen & A. Rolando (Eds.), *The impacts of skiing and related winter recreational activities on mountain environments*. (pp. 137–154). Bentham eBooks.

- Auger-Méthé, M., Field, C., Albertsen, C. M., Derocher, A. E., Lewis, M. A., Jonsen, I. D., & Mills Flemming, J. (2016). State-space models' dirty little secrets: even simple linear Gaussian models can have estimation problems. *Scientific Reports*, 6(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/srep26677>
- Baines, D. (1996). Seasonal variation in lek attendance and lekking behaviour by male Black Grouse *Tetrao tetrix*. *Ibis*, 138, 177–180.
- Barnagaud, J.-Y., Crochet, P. A., Magnani, Y., Bernard-Laurent, A., Ménoni, E., Novoa, C., & Gimenez, O. (2010). Short-term response to the North Atlantic Oscillation but no long-term effects of climate change on the reproductive success of an alpine bird. *Journal for Ornithology*, DOI 10.1007/s10336-010-0623-8.
- Baumgardt, J. A., Reese, K. P., Connelly, J. W., & Garton, E. O. (2017). Visibility bias for sage-grouse lek counts: Sage-Grouse Sightability. *Wildlife Society Bulletin*, 41(3), 461–470. <https://doi.org/10.1002/wsb.800>
- Beniston, M. (2003). Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. In *Climate variability and change in high elevation regions: Past, present & future* (pp. 5–31). Springer. http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-015-1252-7_2
- Bernard-Laurent, A. (1994). Statut, évolution et facteurs limitants les populations de tetras-lyre (*Tetrao tetrix*) en France: synthèse bibliographique. *Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife*, 11, 205–239.
- Bionda, R., Rubolini, D., Rotelli, L., & Imperio, S. (2017). Altitudinal shifts of Alpine grouse in the Veglia–Devero Natural Park, western Italian Alps. 4.
- BirdLife International. (2016). BirdLife International 2016. *Lyrurus tetrix*. – The IUCN Red List of Threatened Species 2016, <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22679480A85944601.en>>.
- Bivand, R., Anselin, L., Berke, O., Bernat, A., Carvalho, M., Chun, Y., ..., & Lewin-Koh, N. (2011). *spdep: Spatial dependence: weighting schemes, statistics and models*.
- Bjørnstad. (1999). *Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony*.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C. M., & Visser, M. E. (2006). Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, 441(7089), 81–83. <https://doi.org/10.1038/nature04539>
- Bowler, D. E., Heldbjerg, H., Fox, A. D., O'Hara, R. B., & Böhning-Gaese, K. (2018). Disentangling the effects of multiple environmental drivers on population changes within communities. *Journal of Animal Ecology*, 87(4), 1034–1045. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12829>
- Braunisch, V., Patthey, P., & Arlettaz, R. (2011). Spatially explicit modelling of conflict zones between wildlife and snow sports: prioritizing areas for winter refuges. *Ecological Applications*, 21, 955–967.
- Braunisch, Veronika, Patthey, P., & Arlettaz, R. (2016). Where to Combat Shrub Encroachment in Alpine Timberline Ecosystems: Combining Remotely-Sensed Vegetation Information with Species Habitat Modelling. *PLOS ONE*, 11(10), e0164318. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164318>

- Brittas, R. (1988). Nutrition and Reproduction of the Willow Grouse *Lagopus lagopus* in Central Sweden. *Ornis Scandinavica*, 19(1), 49. <https://doi.org/10.2307/3676527>
- Brooks, S. P., & Gelman, A. (1998). General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 7(4), 434. <https://doi.org/10.2307/1390675>
- Buckland, S. T., Newman, K. B., Thomas, L., & Koesters, N. B. (2004). State-space models for the dynamics of wild animal populations. *Ecological Modelling*, 171(1–2), 157–175. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.08.002>
- Caizergues. (1997). Survival of black grouse *Tetrao tetrix* in the French alps. *Wildlife Biology*.
- Cattadori, I. M., & Hudson, P. J. (1999). Temporal dynamics of grouse populations at the southern edge of their distribution. *Ecography*, 22(4), 374–383.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5), e1400253. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chamberlain, D., & Pearce-Higgins, J. (2013). Impacts of climate change on upland birds: complex interactions, compensatory mechanisms and the need for long-term data. *Ibis*, 155(3), 451–455.
- Chapin III, 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., & Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234–242. <https://doi.org/10.1038/35012241>
- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemuller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333(6045), 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Clarke, J. A., & Johnson, R. E. (1992). The Influence of Spring Snow Depth on White-Tailed Ptarmigan Breeding Success in the Sierra Nevada. *The Condor*, 94(3), 622–627. <https://doi.org/10.2307/1369247>
- Costanzi, J., & Steifetten, Ø. (2019). Island biogeography theory explains the genetic diversity of a fragmented rock ptarmigan (*Lagopus muta*) population. *Ecology and Evolution*, 9(7), 3837–3849. <https://doi.org/10.1002/ece3.5007>
- Couvet, D., Jiguet, F., Julliard, R., Levrel, H., & Teysseire, A. (2008). Enhancing citizen contributions to biodiversity science and public policy. *Interdisciplinary Science Reviews*, 33(1), 95–103. <https://doi.org/10.1179/030801808X260031>
- Cramp, S., & Simmons, K. (1980). *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North*.
- de Valpine, P., & Hastings, A. (2002). Fitting Population Models Incorporating Process Noise and Observation Error. *Ecological Monographs*, 72(1), 57. <https://doi.org/10.2307/3100085>
- Dennis, B., Ponciano, J. M., Lele, S. R., Taper, M. L., & Staples, D. F. (2006). Estimating density dependence, process noise, and observation error. *Ecological Monographs*, 76(3), 323–341.
- Dettenmaier, S. J., Messmer, T. A., Hovick, T. J., & Dahlgren, D. K. (2017). Effects of livestock grazing on rangeland biodiversity: A meta-analysis of grouse populations. *Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1002/ece3.3287>

- Dickinson, J. L., Zuckerman, B., & Bonter, D. N. (2010). Citizen Science as an Ecological Research Tool: Challenges and Benefits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(1), 149–172. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144636>
- Dirnböck, T., Essl, F., & Rabitsch, W. (2011). Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change: habitat loss of high-altitude endemics. *Global Change Biology*, 17(2), 990–996. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02266.x>
- Durand, Y., Brun, E., Guyomarc'H, G., & Lesaffre, B. (1993). A meteorological estimation of relevant parameters for. 7.
- Ellison, L., Leonard, P., & Ménoni, E. (1988). Effect of shooting on a black grouse population in France. (M. Spagnesi & S. Tosso, Eds.; pp. 117–128).
- Ellison, L. N., & Magnani, Y. (1985). Eléments de dynamique de population du Tétrás Lyre (*Tetrao tetrix*) dans les Alpes françaises. *Gibier Faune Sauvage*, 4, 63–54.
- Erikstad, K. E., & Spidso, T. K. (1982). The Influence of Weather on Food Intake, Insect Prey Selection and Feeding Behaviour in Willow Grouse Chicks in Northern Norway. *Ornis Scandinavica*, 13(3), 176. <https://doi.org/10.2307/3676295>
- European Environment Agency (Ed.). (2010). Europe's ecological backbone: recognising the true value of our mountains. Off. for Off. Publ. of the Europ. Union.
- Fischer, M., Rudmann-Maurer, K., Weyand, A., & Stöcklin, J. (2008). Agricultural Land Use and Biodiversity in the Alps: How Cultural Tradition and Socioeconomically Motivated Changes Are Shaping Grassland Biodiversity in the Swiss Alps. *Mountain Research and Development*, 28(2), 148–155. <https://doi.org/10.1659/mrd.0964>
- Forkel, M., Migliavacca, M., Thonicke, K., Reichstein, M., Schaphoff, S., Weber, U., & Carvalhais, N. (2015). Codominant water control on global interannual variability and trends in land surface phenology and greenness. *Global Change Biology*, 21(9), 3414–3435. <https://doi.org/10.1111/gcb.12950>
- Forkel, M., & Wutzler, T. (2015). greenbrown - land surface phenology and trend analysis. A package for the R software. Version 2.2, 2015-04-15, <http://greenbrown.r-forge.r-project.org/>.
- Fournier, A. M. V., White, E. R., & Heard, S. B. (2019). Site-selection bias and apparent population declines in long-term studies. *Conservation Biology*, *cobi.13371*. <https://doi.org/10.1111/cobi.13371>
- Furrer, R., Schaub, M., Bossert, A., Isler, A., Jenny, H., Jonas, T., Marti, C., Zbinden, N., & Jenni, L. (2016). Variable decline of Alpine rock ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) in Switzerland between regions and sites.
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2007). Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science*, 18(4), 571–582. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02571.x>
- Glutz von Blotzheim, U. N., Bauer, K., & Bezzel, E. (1994). *Handbuch der vögel mitteleuropas*. Band 5: Galliformes und Guiformes. Wiesbaden, Aula-Verlag, 2nd ed.
- Harrington, R., Woiwod, I., & Sparks, T. (1999). Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(4), 146–150. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01604-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01604-3)

- Harrison, S., & Quinn, J. F. (1989). Correlated Environments and the Persistence of Metapopulations. *Oikos*, 56(3), 293. <https://doi.org/10.2307/3565613>
- Hoorn, C., Perrigo, A., & Antonelli, A. (2018). Mountains, Climate and Biodiversity. 16.
- Imperio, S., Bionda, R., Viterbi, R., & Provenzale, A. (2013). Climate Change and Human Disturbance Can Lead to Local Extinction of Alpine Rock Ptarmigan: New Insight from the Western Italian Alps. *PLoS ONE*, 8(11), e81598. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081598>
- Jenni-Eiermann, S., & Arlettaz, R. (2008). Does Ski Tourism Affect Alpine Bird Fauna? *CHIMIA International Journal for Chemistry*, 62(4), 301–301. <https://doi.org/10.2533/chimia.2008.301>
- Jetz, W., Wilcove, D. S., & Dobson, A. P. (2007). Projected Impacts of Climate and Land-Use Change on the Global Diversity of Birds. *PLoS Biology*, 5(6), e157. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050157>
- Jolliffe, I. T., & Cadima, J. (2016). Principal component analysis: a review and recent developments. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 374(2065), 20150202. <https://doi.org/10.1098/rsta.2015.0202>
- Kéry, M., Dorazio, R. M., Soldaat, L., Van Strien, A., Zuiderwijk, A., & Royle, J. A. (2009). Trend estimation in populations with imperfect detection: Trend estimation with imperfect detection. *Journal of Applied Ecology*, 46(6), 1163–1172. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01724.x>
- Kéry, M., & Schaub, M. (2012). Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective. Academic Press.
[http://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=kd4JGs44ap4C&oi=fnd&pg=PP2&dq=%22Accounting+for+overdispersion+by+random+effects-modeling+in+R+and+WinBUGS+.....%22+%22Mixed+models+with+random+effects+for+variability+among+groups+\(site+and+year+effects\)+.%22+%20&ots=VU20bkMYbs&sig=PdTJm0KhmyQQYam79WvUxy_UU8k](http://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=kd4JGs44ap4C&oi=fnd&pg=PP2&dq=%22Accounting+for+overdispersion+by+random+effects-modeling+in+R+and+WinBUGS+.....%22+%22Mixed+models+with+random+effects+for+variability+among+groups+(site+and+year+effects)+.%22+%20&ots=VU20bkMYbs&sig=PdTJm0KhmyQQYam79WvUxy_UU8k)
- Kollmair, M., Gurung, G. S., Hurni, K., & Maselli, D. (2005). Mountains: Special places to be protected? An analysis of worldwide nature conservation efforts in mountains. *International Journal of Biodiversity Science & Management*, 1(4), 181–189. <https://doi.org/10.1080/17451590509618091>
- Körner, C. (2004). Mountain Biodiversity, Its Causes and Function. 11–17.
- Körner, C. (2007). The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Kurki, S., & Linden, H. (1995). Forest fragmentation due to agriculture affects the reproductive success of the ground-nesting black grouse *Tetrao tetrix*. *Ecography*, 18, 109–113.
- Kurki, S., Nikula, A., Helle, P., & Linden, H. (2000). Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. *Ecology*, 81, 1985–1997.
- Larson, C. L., Reed, S. E., Merenlender, A. M., & Crooks, K. R. (2019). A meta-analysis of recreation effects on vertebrate species richness and abundance. *Conservation Science and Practice*, 1(10). <https://doi.org/10.1111/csp2.93>
- Legendre, P., & Legendre, L. F. (2012). Numerical ecology (Elsevier, Vol. 24).

- Leonard, P. (1989). Méthode de dénombrement des Tétràs–Lyre mâles au chant et présentation des résultats, notes techniques. Supplément au Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse, 139: Fiche no 59.
- Liebezeit, J. R., Gurney, K. E. B., Budde, M., Zack, S., & Ward, D. (2014). Phenological advancement in arctic bird species: relative importance of snow melt and ecological factors. *Polar Biology*, 37(9), 1309–1320. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1522-x>
- Little, R. M., Crowe, T. M., & Grant, W. S. (1993). Does hunting affect the demography and genetic structure of the greywing francolin *Francolinus africanus*? *Biodiversity and Conservation*, 567–585.
- Ludwig, G. X., Alatalo, R. V., Helle, P., Linden, H., Lindstrom, J., & Siitari, H. (2006). Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1597), 2009–2016. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3538>
- Ludwig, T., Storch, I., & Gärtner, S. (2009). Large-scale land use change may explain bird species declines in semi-natural areas: the case of Black Grouse population collapse in Lower Saxony, Germany. *Journal for Ornithology*, 150, 871–882.
- Lundberg, P., & Jonzén, N. (1999). Optimal population harvesting in a source–sink environment. 1, 719–729.
- Lyly, M. S., Villers, A., Koivisto, E., Helle, P., Ollila, T., & Korpimäki, E. (2016). Guardian or threat: does golden eagle predation risk have cascading effects on forest grouse? *Oecologia*, 182(2), 487–498. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3680-8>
- Magnani, Y. (1988). Sélection de l'habitat de reproduction et influence de l'évolution des pratiques sylvo-pastorales sur la population de tétras lyre (*Tetrao tetrix* L.) de la réserve des Frêtes (Haute-Savoie). *Gibier Faune Sauvage*, 5, 289–307.
- Magnani, Y. (1995). Le Tetras-Lyre en France. Statut cynégétique. (p. 25). ONC FDC ONF.
- Meyer, M. C. (2008). Inference using shape-restricted regression splines. *The Annals of Applied Statistics*, 2(3), 1013–1033. <https://doi.org/10.1214/08-AOAS167>
- Montadert, M. (2016). Fiche de terrain de comptage de Tétràs–Lyre au chant – Plan d'échantillonnage aléatoire. Observatoire des Galliformes de Montagne.
- Moss, R. (2001). Climate change and breeding success: decline of the capercaillie in Scotland. *Journal_of_Animal_Ecology*.
- Moss, R., & Watson, A. (1984). Maternal nutrition, egg quality and breeding success of Scottish ptarmigan *Lagopus mutus*. *Ibis*, 126, 212–220.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Novaro, A. J., Funes, M. C., & Walker, R. S. (2005). An empirical test of source-sink dynamics induced by hunting: Source-sink dynamics induced by hunting. *Journal of Applied Ecology*, 42(5), 910–920. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01067.x>

- Novoa, C., Astruc, G., Desmet, J.-F., & Besnard, A. (2016). No short-term effects of climate change on the breeding of Rock Ptarmigan in the French Alps and Pyrenees. *Journal of Ornithology*. <https://doi.org/DOI 10.1007/s10336-016-1335-5>
- Novoa, Claude, Besnard, A., Brenot, J. F., & Ellison, L. N. (2008). Effect of weather on the reproductive rate of Rock Ptarmigan *Lagopus muta* in the eastern Pyrenees. *Ibis*, 150(2), 270–278.
- Ockendon, N., Baker, D. J., Carr, J. A., White, E. C., Almond, R. E. A., Amano, T., Bertram, E., Bradbury, R. B., Bradley, C., Butchart, S. H. M., Doswald, N., Foden, W., Gill, D. J. C., Green, R. E., Sutherland, W. J., Tanner, E. V. J., & Pearce-Higgins, J. W. (2014). Mechanisms underpinning climatic impacts on natural populations: altered species interactions are more important than direct effects. *Global Change Biology*, 20(7), 2221–2229. <https://doi.org/10.1111/gcb.12559>
- Paradis, E., Baillie, S. R., Sutherland, W. J., & Gregory, R. D. (2000). Spatial synchrony in populations of birds: effects of habitat, population trend, and spatial scale. *Ecology*, 81(8), 2112–2125.
- Patthey, P., Signorelli, N., Rotelli, L., & Arlettaz, R. (2012). Vegetation structural and compositional heterogeneity as a key feature in Alpine Black Grouse microhabitat selection: conservation management implications. *European Journal of Wildlife Research*, 58, 59–70.
- Patthey, Patrick, Wirthner, S., Signorelli, N., & Arlettaz, R. (2008). Impact of outdoor winter sports on the abundance of a key indicator species of alpine ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 45(6), 1704–1711. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01547.x>
- Pearce-Higgins, J. W., Grant, M. C., Robinson, M. C., & Haysom, S. L. (2006). The role of forest maturation in causing the decline of Black Grouse *Tetrao tetrix*: Forestry and Black Grouse declines. *Ibis*, 149(1), 143–155. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00623.x>
- Pearce-Higgins, J. W., Lindley, P. J., Johnstone, I. G., Thorpe, R. I., Douglas, D. J. T., & Grant, M. C. (2019). Site-based adaptation reduces the negative effects of weather upon a southern range margin Welsh black grouse *Tetrao tetrix* population that is vulnerable to climate change. *Climatic Change*, 153(1–2), 253–265. <https://doi.org/10.1007/s10584-019-02372-2>
- Plummer, M., Stukalov, A., Denwood, M., & Plummer, M. M. (2019). Package “rjags.” Update, 1.
- Pulliainen, E., & Tunkkari, P. S. (1991). Responses by the capercaillie *Tetrao urogallus*, and the willow grouse *Lagopus lagopus*, to the green matter available in early spring. *Holarctic Ecology*, 14, 156–160.
- Quintero, I., & Jetz, W. (2018). Global elevational diversity and diversification of birds. *Nature*, 555(7695), 246–250. <https://doi.org/10.1038/nature25794>
- R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ramsay, J., & Silverman, B. (2005). Functional data analysis.
- Ramsay, J., Wickham, H., Graves, S., & Hooker, G. (2013). fda: Functional Data Analysis. R Package Version 2.4. 4 (2014). URL <https://CRAN.R-Project.Org/Package=Fda>.
- Revue nationale de la chasse. (1966). Chasses Et Migrations.
- SÆther, B.-E., Sutherland, W. J., & Engen, S. (2004). Climate Influences on Avian Population Dynamics. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 35, pp. 185–209). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(04\)35009-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(04)35009-9)

- Schweiger, A. K., Nopp-Mayr, U., & Zohmann, M. (2012). Small-scale habitat use of black grouse *Tetrao tetrix* L. and rock ptarmigan *Lagopus muta helvetica* Thienemann in the Austrian Alps. *European Journal of Wildlife Research*, 58, 35–45.
- Scridel, D., Brambilla, M., Martin, K., Lehikoinen, A., Jemma, A., Matteo, A., Jähnig, S., Caprio, E., Bogliani, G., Pedrini, P., Rolando, A., Arlettaz, R., & Chamberlain, D. (2018). A review and meta-analysis of the effects of climate change on Holarctic mountain and upland bird populations. *Ibis*, 160(3), 489–515. <https://doi.org/10.1111/ibi.12585>
- Stephens, P. A., Mason, L. R., Green, R. E., Gregory, R. D., Sauer, J. R., Alison, J., Aunins, A., Brotons, L., Butchart, S. H. M., Campedelli, T., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., Crowe, O., Elts, J., Escandell, V., Foppen, R. P. B., Heldbjerg, H., Herrando, S., Husby, M., ... Willis, S. G. (2016). Consistent response of bird populations to climate change on two continents. *Science*, 352(6281), 84–87. <https://doi.org/10.1126/science.aac4858>
- Storch, I. (2007). Conservation Status of Grouse Worldwide: An Update. *Wildlife Biology*, 13(sp1), 5–12. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2007\)13\[5:CSOGWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2007)13[5:CSOGWA]2.0.CO;2)
- Strebel, N., & Bühler, C. (2015). Recent shifts in plant species suggest opposing land-use changes in alpine pastures. *Alpine Botany*, 125(1), 1–9. <https://doi.org/10.1007/s00035-015-0145-3>
- Su, Y. S., Yajima, M., Su, M. Y. S., & SystemRequirements, J. A. G. S. (2015). Package ‘R2jags.’ R Package Version 0.03-08, URL [Http://CRAN.R-Project.Org/Package= R2jags](http://CRAN.R-Project.Org/Package=R2jags).
- Swenson, J. E., Saari, L., & Bongczar, Z. (1994). Effects of Weather on Hazel Grouse reproduction: an allometric perspective. *Journal of Avian Biology*, 25, 8–14.
- Tingley, M. W., Koo, M. S., Moritz, C., Rush, A. C., & Beissinger, S. R. (2012). The push and pull of climate change causes heterogeneous shifts in avian elevational ranges. *Global Change Biology*, 18(11), 3279–3290. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02784.x>
- Visser, M. E., & Both, C. (2005). Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1581), 2561–2569. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3356>
- Visser, M. E., Holleman, L. J. M., & Caro, S. P. (2009). Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1665), 2323–2331. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0213>
- Walther, G.-R., Beißner, S., & Pott, R. (2005). Climate Change and High Mountain Vegetation Shifts. In G. Broll & B. Keplin (Eds.), *Mountain Ecosystems* (pp. 77–96). Springer-Verlag. https://doi.org/10.1007/3-540-27365-4_3
- Watson, A. (1965). A Population Study of Ptarmigan (*Lagopus mutus*) in Scotland. *The Journal of Animal Ecology*, 34(1), 135. <https://doi.org/10.2307/2373>
- Wegge, P., & Rolstad, J. (2017). Climate change and bird reproduction: warmer springs benefit breeding success in boreal forest grouse. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1866), 20171528. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1528>
- Yoccoz, N. G., Nichols, J. D., & Boulinier, T. (2001). Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(8), 446–453.

Zbinden, N., Salvioni, M., Korner-Nievergelt, F., & Keller, V. (2018). Evidence for an additive effect of hunting mortality in an alpine black grouse *Lyrurus tetrix* population. *Wildlife Biology*, 2018(1), wlb.00418. <https://doi.org/10.2981/wlb.00418>

Zeitler, A. (2007). Habituation of Black Grouse to humans in the Bavarian Alps?. Abstracts at: <http://www.boku.ac.at/conference/material/abstracts.pdf>. 4.

Zeitler, Albin. (2003). Maintaining Black Grouse wintering habitats by alpine pasture management plans. *Sylvia*, 39(3), 97–102.

Zurell, D., Grimm, V., Rossmanith, E., Zbinden, N., Zimmermann, N. E., & Schröder, B. (2012). Uncertainty in predictions of range dynamics: black grouse climbing the Swiss Alps. *Ecography*, 35(7), 590–603. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07200.x>

Acknowledgements

We would like to thank all the participants involved in the monitoring of black grouse in the French Alps, which included volunteers and professional observers who are members of the Observatory of Mountain Galliformes (Observatoire des Galliformes de Montagne: OGM). We are grateful to the protected areas in which the monitoring took place (ASTERS Nature Reserve of Contamines Montjoie, Vanoise National Park, Ecrins National Park, Mercantour National Park, Bauges Regional Nature Reserve, Chartreuse Regional Nature Reserve, Vercors Regional Nature Reserve), to the French National Hunting and Wildlife Agency and the French National Forest Agency, and to the hunting organizations (FDC04, FDC05, FDC06, FDC26, FDC38, FDC73, FDC74) that provided hunting bag data. We would also like to thank Ariane Bernard-Laurent, Daniel Maillard, Emmanuel Menoni and Claude Novoa, whose encouragement, useful advice and expertise in developing the study and throughout the project was greatly appreciated. Mathieu Garel and Cyril Bernard provided technical assistance with MODIS and SAFRAN data, Clément Calenge advised on the FPCA analysis, and Nigel Yoccoz, JY Barnagaud and Jules Chiffard offered valuable help and advice.

Supplementary material

APPENDIX 1: 22-year trends of black grouse populations at 47 reference sites in the French Alps estimated using a state-space model (from 1996 to 2018)

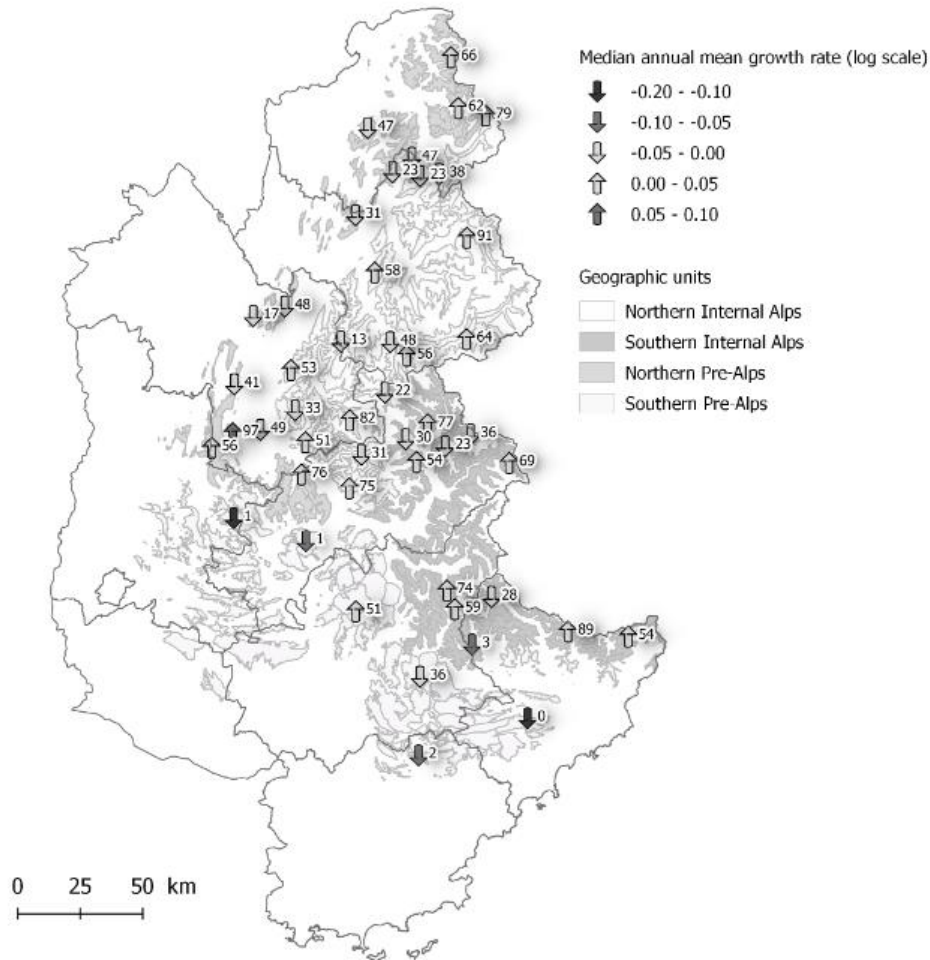


Figure 3: Map showing the 47 study sites of black grouse in the four geographic areas of the French Alps. The grey lines delineate French departments. The arrows indicate the median of the estimated mean annual growth rate per site from 1996 to 2018 estimated by the state-space model (pointing up = increase, pointing down = decrease; shading represents the intensity of the trend). The number associated with each site shows the proportion of the posterior distribution of the median mean growth rate below zero.

Table 1: Mean annual site-specific growth rate \bar{r}_i (with 80% and 95% CI) in ascending order, along with the proportion of the posterior distribution above zero ($p>0$), of black grouse populations estimated with a state-space model for 47 study sites monitored across the French Alps from 1996 to 2018. For each site, the following is specified: the reference number and the site name (OGM#), the number of years with at least one count (ny), the mean number of counts per monitored year ($\frac{nc}{ny}$), and the region (PAS = southern pre-Alps, AIS = southern internal Alps, PAN = northern pre-Alps, AIN = northern internal Alps).

OGM#	Name	ny	$\frac{nc}{ny}$	Region	Median \bar{r}_i	\bar{r}_i 95% CI	\bar{r}_i 80% CI	$p>0$
16	Le Cheiron	10	1.5	PAS	-0.196	-0.295 -0.100	-0.259 -0.136	0
21	Montagne du Puy	12	2.4	PAS	-0.121	-0.212 -0.041	-0.174 -0.070	1
22	Montagne de Ceüse	12	2.6	PAS	-0.094	-0.175 -0.017	-0.146 -0.045	1
41	Haut Var	8	1.0	AIS	-0.08	-0.165 0.001	-0.134 -0.027	3
39	Artuby - Jabron	15	2.7	PAS	-0.08	-0.166 -0.004	-0.136 -0.031	2
19	Combe d'Olle	13	2.2	AIN	-0.04	-0.120 0.028	-0.089 0.006	13
6	La Sure - Charmant Som	10	1.8	PAN	-0.033	-0.104 0.036	-0.077 0.012	17
40	Villar-St-Pancrace	10	2.2	AIS	-0.032	-0.121 0.060	-0.091 0.026	23
46	Aravis Sud	8	1.0	PAN	-0.03	-0.105 0.050	-0.079 0.023	23
35	Villar-d'Arène	11	2.6	AIN	-0.029	-0.105 0.048	-0.078 0.020	22
45	Vallée de l'Arly - rive gauche	8	1.0	AIN	-0.029	-0.103 0.048	-0.078 0.021	23
42	St-Dalmas-le-Selvage	12	1.2	AIS	-0.027	-0.117 0.067	-0.084 0.032	28
43	Lavaldens	14	2.1	AIN	-0.021	-0.109 0.072	-0.080 0.038	33
9	Le Valgaudemar	10	2.6	AIN	-0.019	-0.103 0.056	-0.070 0.029	31
10	La Blanche	10	2.6	AIS	-0.018	-0.088 0.054	-0.066 0.028	30
4	Les Sources du Cheiran	12	2.9	PAN	-0.015	-0.073 0.043	-0.054 0.023	31
47	Vallée du Bon Nant - rive gauche	9	1.0	AIN	-0.012	-0.092 0.066	-0.063 0.037	38
12	Cervièrès	12	2.2	AIS	-0.012	-0.082 0.055	-0.056 0.030	36
23	Montagne du Chalvet	14	2.2	PAS	-0.012	-0.076 0.056	-0.052 0.031	36
26	La Grande Moucherolle	20	1.9	PAN	-0.008	-0.085 0.066	-0.058 0.039	41
34	Pramol - Les Karellis	9	3.0	AIN	-0.003	-0.102 0.092	-0.066 0.060	48
2	Les Frêtes	11	2.5	PAN	-0.002	-0.062 0.062	-0.045 0.039	47
3	Tête du Torraz	22	2.5	PAN	-0.002	-0.064 0.064	-0.043 0.041	47
25	Granier - Dent de Crolles	10	1.8	PAN	-0.002	-0.075 0.069	-0.047 0.043	48
31	Sénépy	16	1.2	PAN	0	-0.093 0.084	-0.053 0.051	49
17	Le Colombier	10	2.6	AIN	0.001	-0.075 0.071	-0.046 0.047	51
33	Authon	14	1.6	PAS	0.001	-0.079 0.074	-0.048 0.049	51
49	Chamrousse	15	2.2	AIN	0.003	-0.093 0.094	-0.057 0.063	53

27	Peirefique - Tende	20	1.5	AIS	0.003	-0.062	0.065	-0.037	0.044	54
37	Fournel - L'Argentière-la-Bessée	11	2.3	AIS	0.003	-0.066	0.071	-0.040	0.047	54
7	La Grande Cabane	13	1.8	PAN	0.005	-0.067	0.079	-0.039	0.051	56
20	La Lauzière	13	2.8	AIN	0.007	-0.057	0.075	-0.036	0.049	58
36	Combe Orsière - Valmeinier	8	3.0	AIN	0.008	-0.108	0.127	-0.069	0.084	56
38	Allos	17	2.1	AIS	0.008	-0.060	0.074	-0.036	0.049	59
28	Montagne de Commune	13	2.3	PAN	0.011	-0.063	0.088	-0.036	0.059	62
32	Bramans	16	2.4	AIN	0.012	-0.064	0.091	-0.034	0.062	64
18	Mont de Grange - Chésery	13	2.7	PAN	0.014	-0.057	0.079	-0.029	0.057	66
13	Ristolas	16	2.6	AIS	0.015	-0.049	0.081	-0.025	0.054	69
24	Le Bachelard	14	2.0	AIS	0.02	-0.044	0.081	-0.021	0.061	74
29	St-Michel-de-Chaillo	14	2.6	AIN	0.023	-0.044	0.092	-0.021	0.067	75
11	Le Prorel	12	2.1	AIS	0.025	-0.039	0.093	-0.018	0.069	77
30	St-Disdier-en-Dévoluy	11	2.6	PAN	0.025	-0.045	0.096	-0.020	0.071	76
1	Montagne de Balme	14	2.7	AIN	0.027	-0.038	0.093	-0.016	0.068	79
8	L'Alpe du Pin	11	2.5	AIN	0.032	-0.043	0.107	-0.015	0.080	82
15	Vallons de Salèse et de Mollières	11	2.3	AIS	0.04	-0.029	0.109	-0.002	0.084	89
5	Les Arcs - Villaroger	11	2.2	AIN	0.044	-0.021	0.107	0.001	0.085	91
44	Gresse-en-Vercors	15	1.9	PAN	0.073	-0.002	0.151	0.022	0.124	97

APPENDIX 2: 39-year trends of black grouse populations at 11 reference sites in the French Alps (from 1979 to 2018)

Table 1: Mean annual site-specific growth rates $\bar{\tau}_i$ (with 80% and 95% CI) in ascending order, along with the proportion of the posterior distribution above zero ($p>0$), of black grouse populations estimated with a state-space model for 11 study sites monitored across the French Alps from 1979 to 2018. For each site, the following is specified: the reference number and the site name (OGM#), the date of the first count (1st count), the number of years with at least one count (ny), and the mean number of counts per year ($\frac{nc}{ny}$).

OGM#	Name	1 st count	ny	$\frac{nc}{ny}$	Median $\bar{\tau}_i$	$\bar{\tau}_i$ 95%CI	$\bar{\tau}_i$ 80%CI	$p>0$
10	La Blanche	1985	21	1.8	-0.050	-0.112 0.007	-0.090 -0.013	4
9	Le Valgaudemar	1985	21	1.8	-0.032	-0.085 0.027	-0.067 0.006	14
2	Les Frêtes	1979	25	1.6	-0.020	-0.067 0.033	-0.053 0.009	19
6	La Sure - Charmant Som	1985	17	1.7	-0.019	-0.069 0.034	-0.052 0.014	23
11	Le Prorel	1981	24	1.5	-0.018	-0.073 0.035	-0.054 0.014	24
4	Les Sources du Cheiran	1979	28	1.8	-0.016	-0.067 0.031	-0.047 0.015	26

12	Cervières	1979	27	1.6	-0.003	-0.048	0.047	-0.033	0.031	45
15	Vallons de Salèse et de Mollières	1979	28	1.5	0.009	-0.040	0.064	-0.024	0.045	62
17	Le Colombier	1985	16	2.4	0.009	-0.045	0.069	-0.026	0.047	63
8	L'Alpe du Pin	1985	20	1.8	0.012	-0.050	0.072	-0.029	0.053	65
5	Les Arcs - Villaroger	1980	21	1.6	0.016	-0.040	0.101	-0.016	0.053	74

APPENDIX 3: Functional PCA of trends using mean annual growth rates estimated with the state-space model applied on 35 black grouse monitoring sites from 2000 to 2018

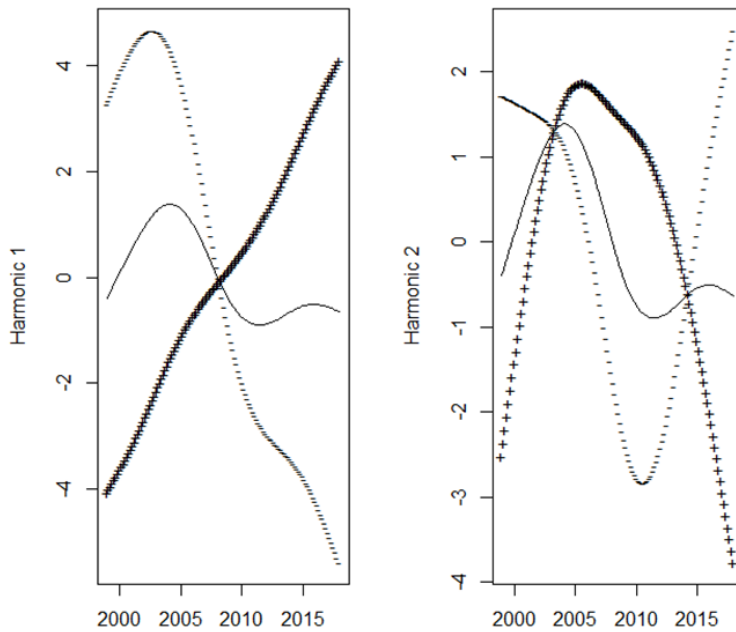


Figure 1: Representation of the functional PCA's harmonics 1 (left) and 2 (right). The continuous black line represents the median trend of the 35 black grouse reference sites obtained with the state-space model from 2000 to 2018. Negative values on the 2D mapping of the FPCA (see Figure 2) correspond closely to the trend's shape shown by the “-“ line, while positive values correspond to the trend's shape shown by the “+“ line.

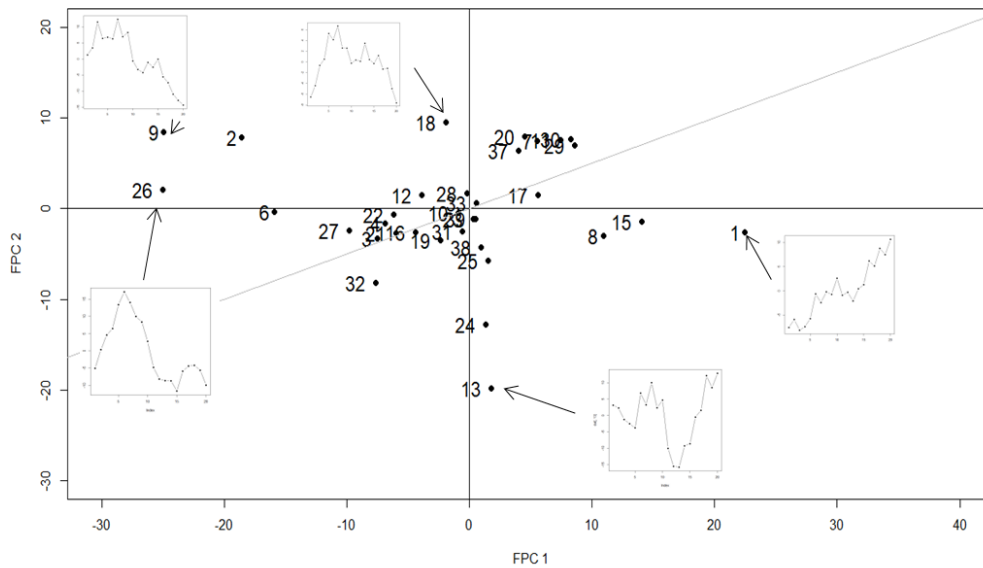


Figure 2: 2D mapping of the functional PCA (main panel) and five examples of trends projected on the first two modes. Values on axis 1 go from negative values indicating strong population declines towards positive values indicating population increases. Axis 2 summarizes monotony of the trend, with positive values associated with high variability in mean annual growth rates around the mean trend. Each dot represents one black grouse monitoring site (labelled with the OGM reference number).

Moran’s I test performed on values from both axes (conducted with R using the package “spdep”):

Axis I:

Spatial correlogram:

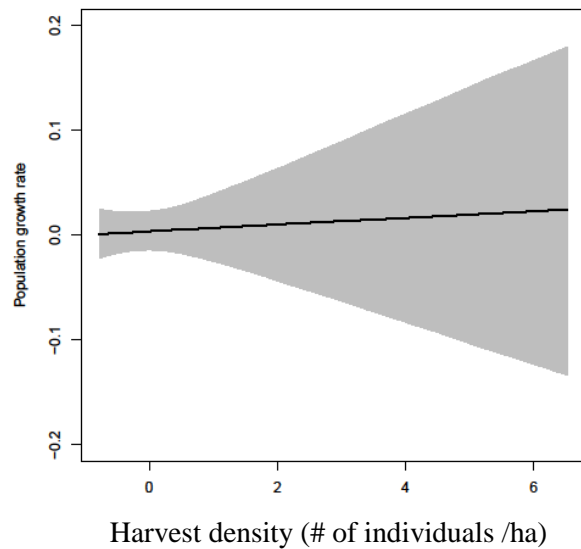
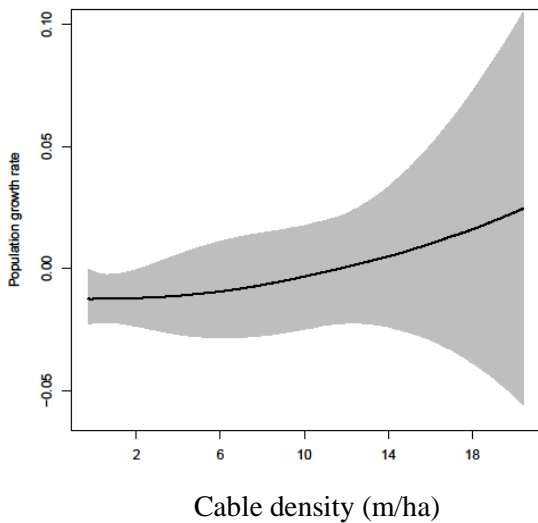
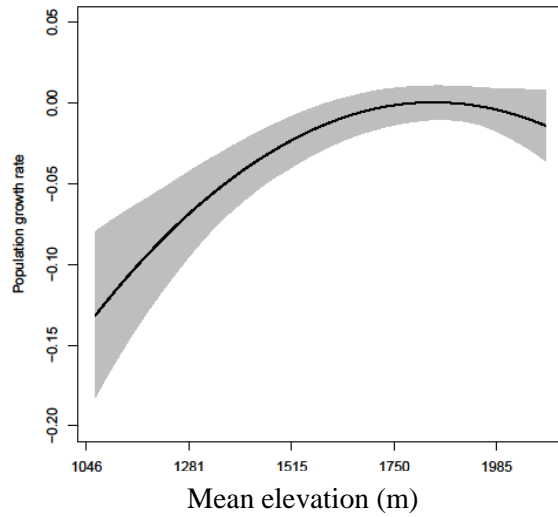
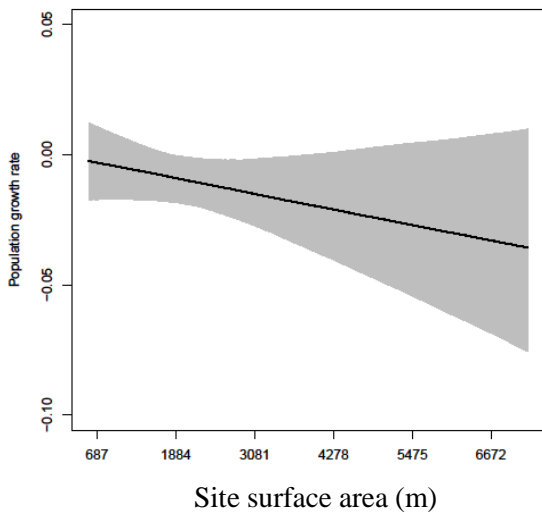
	estimate	expectation	variance	standard deviate	Pr(I) two sided
1 (47)	-0.044	-0.022	0.001	-0.761	0.447
2 (47)	0.010	-0.022	0.001	0.872	0.383

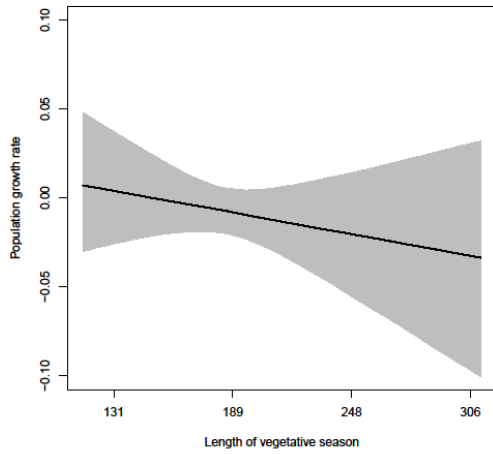
Axis II:

Spatial correlogram:

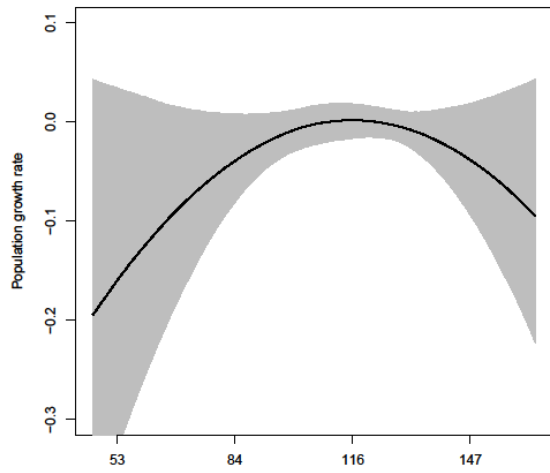
	estimate	expectation	variance	standard deviate	Pr(I) two sided
1 (47)	-0.0256	-0.022	0.001	-0.146	0.884
2 (47)	-0.018	-0.022	0.001	0.095	0.924

APPENDIX 4: Predicted annual population growth rates with respect to the observed range of each explanatory covariate, based on models that contained only one variable at a time: $r_{i,t} = \bar{r} + \alpha_i * X_{i,t} + \varepsilon_{i,t}$. The model was parameterized with a mean growth rate shared by all populations.

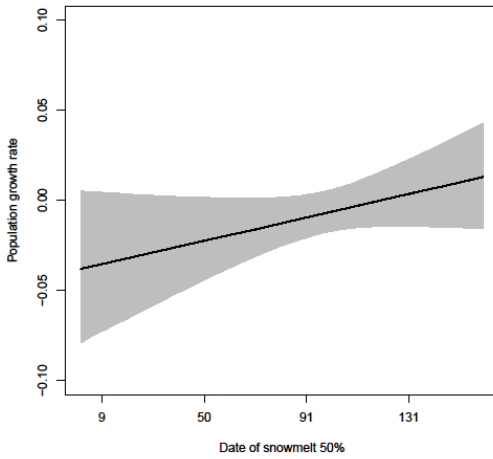




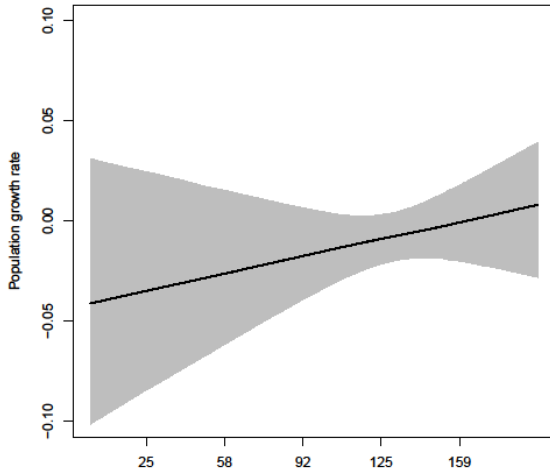
Length of vegetation season (days)



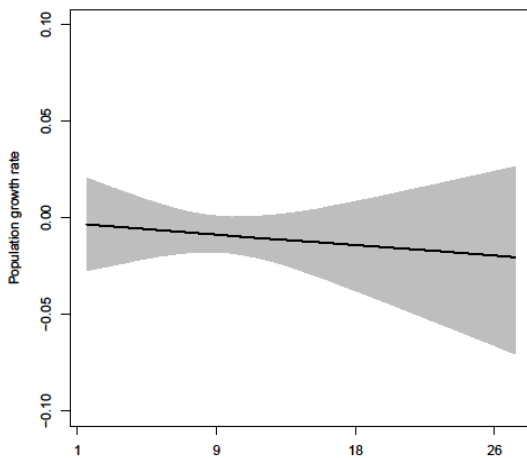
Start of vegetation season (day of year)



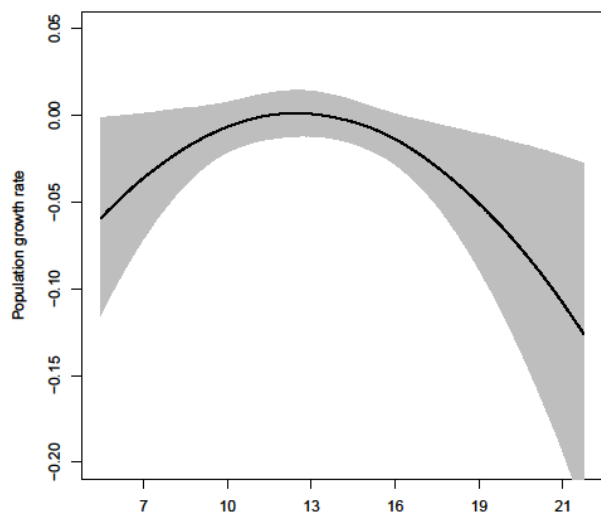
50% snowmelt (day of year)



100% snowmelt (day of year)

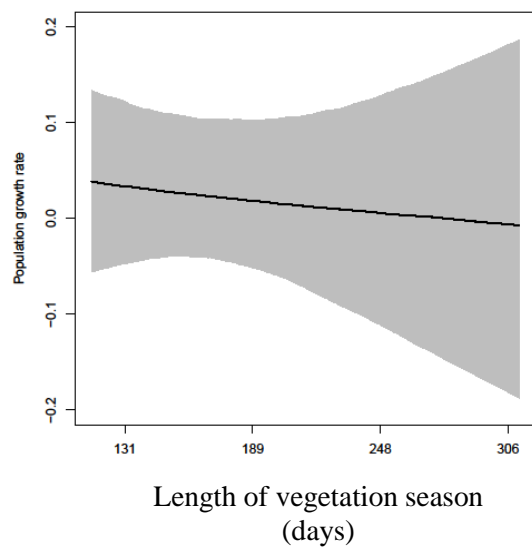
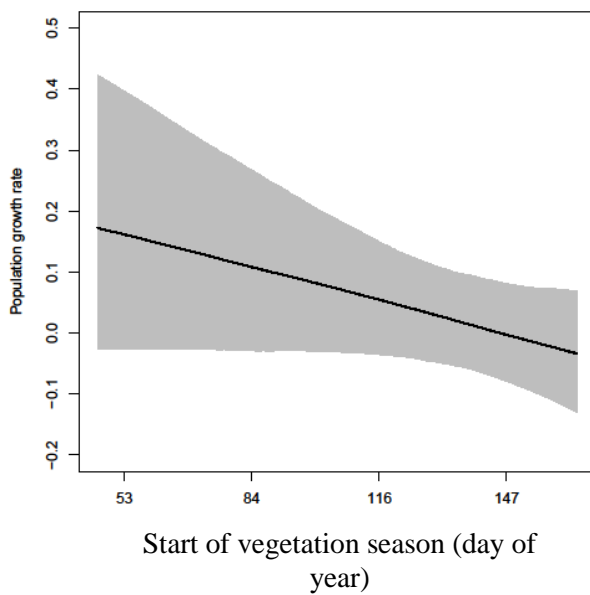
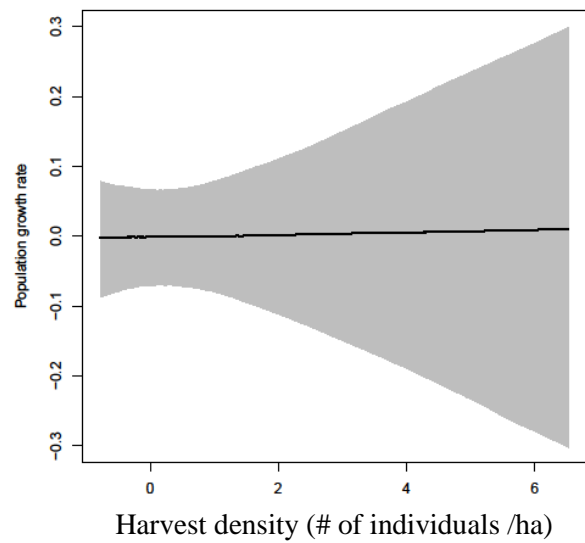
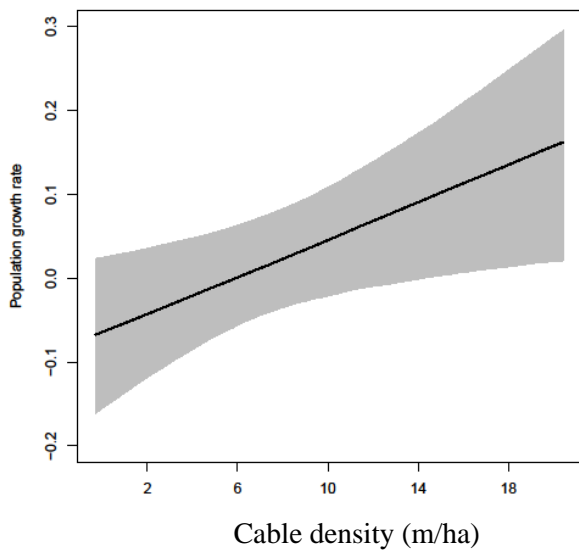


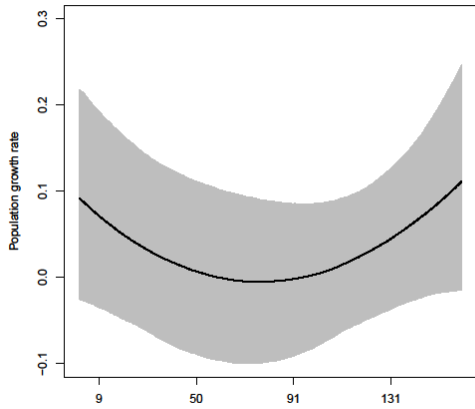
Summer precipitation level per day (mm)



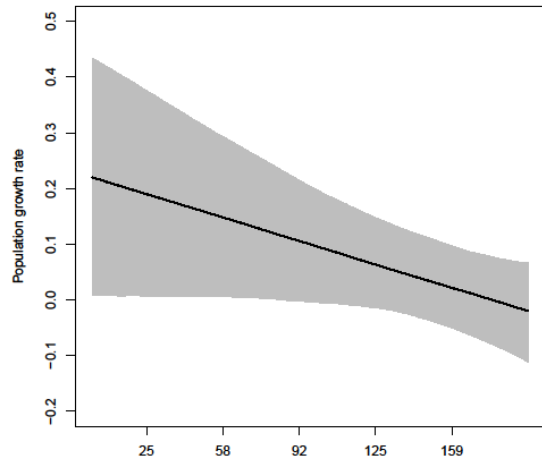
Mean temperature (°Celsius)

APPENDIX 5: Predicted annual population growth rates with respect to the observed range of the explanatory variables, based on detrended models containing only one variable at a time: $r_{i,t} = \bar{r}_i + \alpha * X_{i,t} + \varepsilon_{i,t}$. The model was parameterized with a mean growth rate per population.

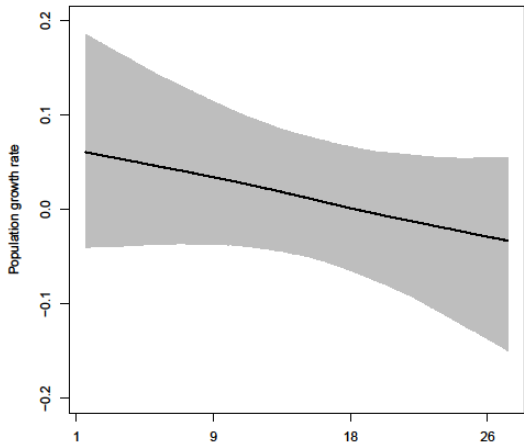




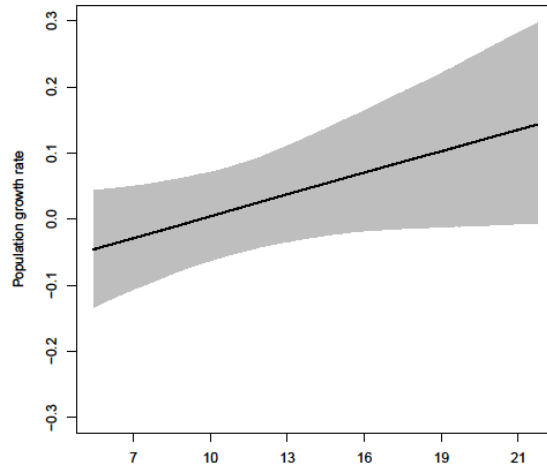
50% snowmelt (day of year)



100% snowmelt (day of year)

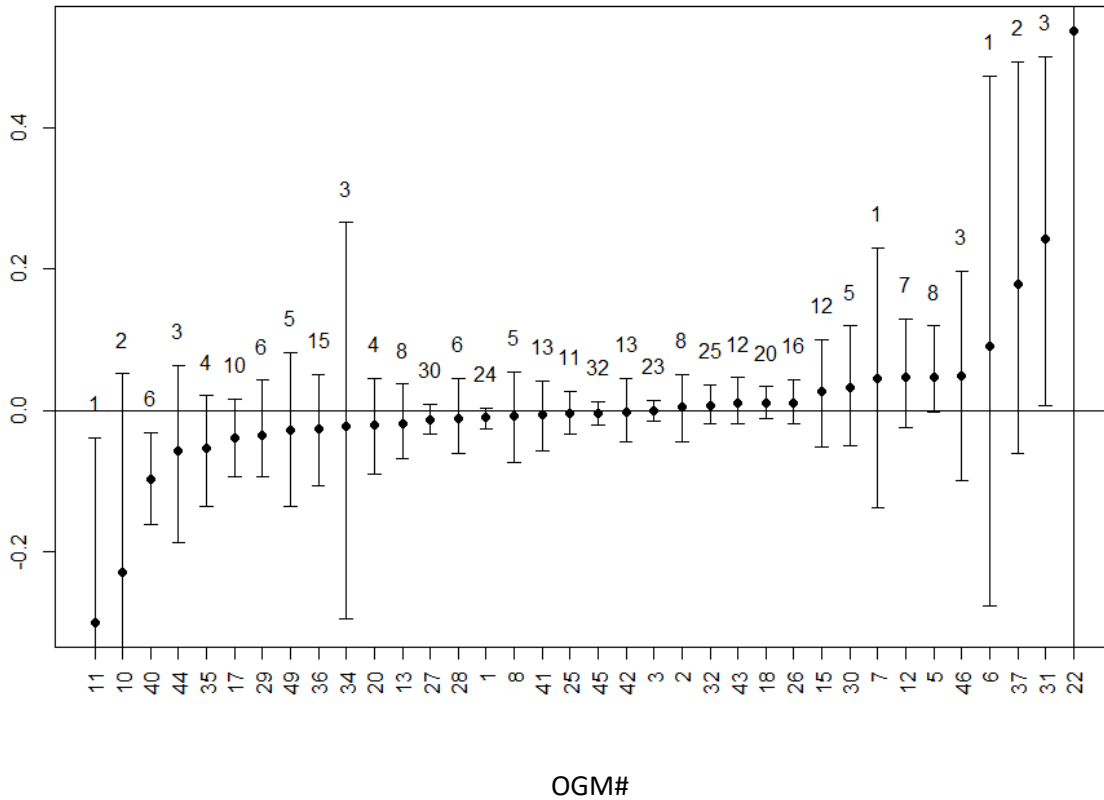


Summer precipitation level per day (mm)

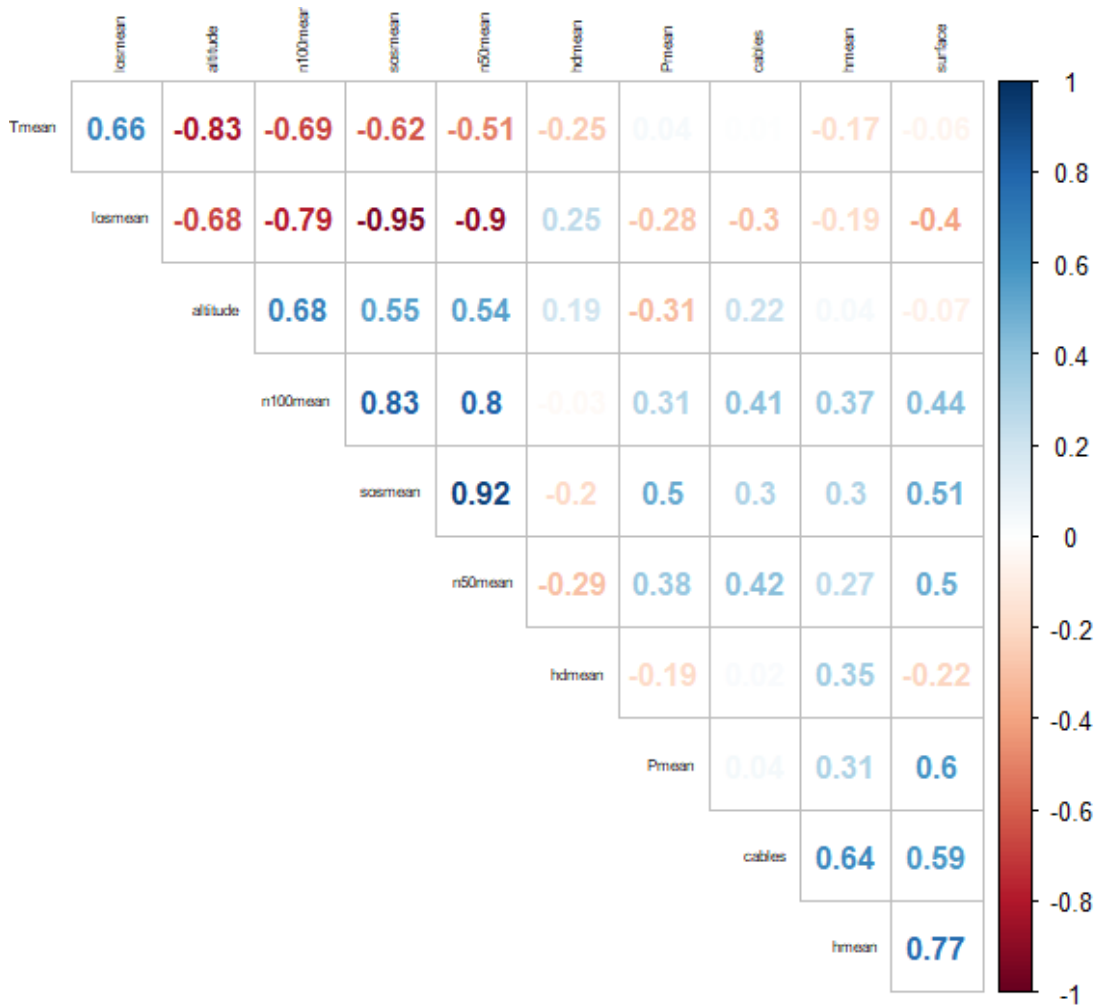


Mean temperature (°Celsius)

APPENDIX 6: Site-specific median effects (95% CI) of the number of harvested black grouse males (scaled for each site) on the inter-annual variation in growth rates for the 36 monitoring sites in the French Alps for which hunting data was available, based on the state-space model: $r_{i,t} = \bar{r}_i + \alpha_i * X_{i,t} + \varepsilon_{i,t}$. The numbers above the CI correspond to the range of the number of harvested birds on each site (max–min number of annually harvested birds).



APPENDIX 7: Correlogram showing correlation estimates of each pair of explanatory variables used in the black grouse trend analysis. Tmean= mean temperature, altitude = mean elevation, n100mean= mean day of 100% snowmelt, n50mean= mean day of 50% snowmelt, hdmean = mean harvest density, Pmean = mean precipitation, cables= mean cable density, hmean=mean harvested birds, surface = site surface area.



Discussion

Ces travaux nous ont permis une réanalyse des données de comptages de mâles chanteurs pour le tétras lyre et le lagopède alpin avec une meilleure gestion des données manquantes et une prise en compte des incertitudes liées à la détection imparfaite des oiseaux. Cette méthodologie, déjà utilisée dans le cadre de l'analyse des séries de comptages du grand tétras, a pour vocation d'être généralisée à l'ensemble des données de comptages des six espèces.

Par ailleurs, dans le cadre d'une collaboration avec un doctorant italien (Voir article en Annexe 2-2), nous avons utilisé cette même approche pour analyser conjointement des données de prélèvements et de comptages au chant récoltées en Italie du nord pour trois espèces de galliformes de montagne (tétras lyre, lagopède alpin et perdrix bartavelle). Les résultats de ces travaux ont montré que l'analyse conjointe des deux types de données donnent accès à des estimations plus précises des taux de croissance des populations que leur analyse séparée.

Les résultats de ces différentes analyses nous ont apporté de nouvelles informations quant à l'amplitude des variabilités de détection, qui sont particulièrement élevées chez ces espèces en raison de la difficulté des comptages. La modélisation de ces erreurs n'est pas simple, car nous manquons d'information quant à la part relative des sur et sous-estimations. Les nouvelles données récoltées par GPS et à l'aide de la bioacoustique nous permettront probablement d'avancer sur cette question (Marin-Cudraz et al. 2019). Nous avons dans un premier temps envisagé d'utiliser des modèles dits « N-mixture », comme cela a été fait pour la modélisation des abondances de grand tétras sur les places de chant (Calenge 2012), mais l'hypothèse selon laquelle il n'y a pas de doubles comptages semble trop forte dans le cas du tétras lyre ou du lagopède alpin et les conséquences de l'écart à cette hypothèse sur l'estimation des paramètres sont mal connues (Canonne et al. 2017).

Nos analyses ont par ailleurs fait ressortir une variabilité temporelle et spatiale des effectifs encore plus forte qu'attendue d'une année à l'autre, ce qui rend l'estimation de tendances sur le court ou moyen terme difficile pour ces espèces. Par ailleurs, une des limites majeure associée au protocole de suivis du tétras lyre présenté dans ce chapitre est le positionnement non aléatoire des sites de références suivis jusqu'ici qui rend toute extrapolation des résultats à des échelle plus large (massif, pays) impossible (Fournier et al. 2019). Des travaux sont en cours pour palier à ce problème et proposer un nouveau protocole d'échantillonnage spatial,

néanmoins leur application durant ces deux dernières années ont abouti à des précisions des paramètres pour le moment insuffisantes (Montadert and Aubry 2015).

Ces trois caractéristiques (variabilités spatiale, temporelle et de détection forte) engendrent des incertitudes associées aux estimations de tendances telles, qu'il est difficile de répondre de façon précise à la question initiale qui était de déterminer la part relative des différents facteurs sur les tendances par site des populations du tétras lyre. Les résultats de ce chapitre soulignent le besoin de mieux comprendre et quantifier les incertitudes associées aux estimations afin de déterminer si des modifications de protocole (répartition de l'effort dans le temps et dans l'espace) pourraient permettre d'atteindre des précisions suffisantes pour pouvoir tirer des conclusions solides et par la suite proposer des mesures de gestion *ad hoc*. Nos travaux ont néanmoins permis de mettre en évidence un effet fort des conditions climatiques et phénologiques sur la dynamique à court terme et à long terme du tétras lyre. Par ailleurs, si l'impact des activités anthropiques qui sont soupçonnées d'avoir eu un impact majeur jusqu'il y a 30 ans lors de l'installation massive de station de ski couplées à des taux de prélèvements beaucoup plus élevés qu'actuellement, nos résultats suggèrent que cet effet serait beaucoup moins marqué actuellement.

Chapitre 3 : Quelle est notre capacité à détecter un déclin dans le cas d'espèces difficiles à compter et caractérisées par de fortes variations des effectifs d'une année à l'autre en réponse à des facteurs locaux.



Chapitre 3 : Quelle est notre capacité à détecter un déclin dans le cas d'espèces difficiles à compter et caractérisées par de fortes variations des effectifs d'une année à l'autre en réponse à des facteurs locaux.

Introduction

Comprendre comment et pourquoi les effectifs de populations varient dans le temps et dans l'espace est un préalable nécessaire à la mise en place d'actions de conservation efficaces (White 2019). En effet, la tendance des effectifs, ou de la distribution d'une espèce ou des sous-populations qui la composent sont les critères majeurs utilisés pour la classification des espèces au sein de la liste rouge de l'UICN (Rodrigues et al. 2006). Dans ce contexte, il apparaît crucial de pouvoir quantifier dans quelle mesure les tendances estimées sont fiables et précises. Cela permet premièrement d'éviter d'ignorer des espèces qui sont en réalité à fort risque, ou à l'inverse d'allouer beaucoup de ressources à la conservation d'espèces à risque d'extinction modéré voire nul. Cette évaluation est également nécessaire afin d'éviter de conclure à tort que des mesures de conservation sont efficaces ou non. Or, la fiabilité des tendances démographiques estimées sur des jeux de données issus de comptages sur le terrain reste à ce jour encore assez peu étudiée (Wauchope et al. 2019).

En biologie de la conservation, l'estimation de tendance repose dans la grande majorité des cas sur des séries de comptages (ou d'indices d'abondance) répétés dans le temps et éventuellement dans l'espace. La fiabilité (notamment sa précision) de la tendance estimée sur ce type de données dépend directement du nombre d'années de suivi, de la fréquence annuelle d'échantillonnage, de la variance d'observation autour du comptage, mais également de l'amplitude des variations interannuelles des effectifs de la population d'intérêt (Magurran et al. 2010). Des études portant sur l'analyse de grands patrons liant ces paramètres entre eux, indiquent notamment que plus une série de données est longue, plus la tendance estimée sera fiable et précise (White 2019). Ceci est la conséquence directe d'une taille d'échantillon qui augmente avec le nombre d'années de suivi et fournit donc une précision plus grande de l'estimation. Par ailleurs, il a été montré que l'incertitude autour de l'estimation de la tendance est d'autant plus élevée que la tendance réelle de la population est peu marquée (c.-

à-d. proche de la stabilité) (Wilson et al. 2011). Bien que ces analyses générales soient utiles pour obtenir une idée générale de la fiabilité des suivis de biodiversité, elles ne permettent cependant pas de fournir des éléments suffisamment précis pour quantifier directement la puissance statistique (c'est-à-dire la capacité à démontrer qu'une tendance existante est statistiquement significative) de n'importe quel protocole de suivi à un gestionnaire qui souhaiterait mettre en place un suivi ou en améliorer/optimiser un existant. Pour cela, des analyses de puissance au cas par cas s'avèrent en général nécessaires, analyses se basant sur des valeurs des paramètres pour les variabilités interannuelles et de détection proches de celles du système étudié.

Les résultats du chapitre 2 ont souligné d'une part la forte hétérogénéité spatiale et temporelle des taux de croissance interannuels des populations de galliformes de montagne, et d'autre part une assez forte incertitude associée aux données de comptages. Mises ensemble, ces caractéristiques génèrent des intervalles de crédibilité autour des taux de croissance moyens par site très larges, qui limitent fortement notre capacité de conclure quant à une potentielle tendance des effectifs même dans le cas de tendances moyennes fortes. Il apparaît alors nécessaire de mieux comprendre les influences respectives de ces différents paramètres de variance (interannuel et de détection) sur la précision des estimations, dans l'optique d'identifier ensuite éventuellement des pistes d'amélioration du protocole d'échantillonnage pour gagner en puissance statistique.

Dans cette étude, nous avons utilisé des modèles dits à « espace-état », similaires à ceux utilisés dans l'étude des tendances démographiques du Lagopède alpin en Suisse (Furrer et al. 2016) et dans le chapitre précédent afin de quantifier la puissance statistique à détecter un déclin sur le long terme pour de telles espèces. Nous avons utilisé les valeurs de variabilité d'observation et l'amplitude des variations interannuelles des taux de croissance des effectifs obtenues dans le chapitre 2 pour mener une analyse de puissance de ce protocole et estimer, ainsi, notre capacité à détecter un déclin, selon différentes organisations du plan d'échantillonnage. La première question était de caractériser, à l'échelle d'un site unique, l'influence du nombre total de passages par an, ainsi que la fréquence interannuelle de ces derniers, sur la fiabilité de l'estimation de la tendance. Dans un second temps, il s'agissait de déterminer si la mise en commun de certains paramètres à travers le suivi d'un réseau de sites pouvait améliorer la précision de l'estimation de la tendance commune, et des tendances site par site.

Statistical power for detecting declines in species with strong annual variability of abundances and detection

Coline Canonne^{1,2}, Marc Montadert², Claude Novoa² Aurélien Besnard¹

1. CEFE, Univ. Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Univ. Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France
2. DRAS OFB, 147 avenue de Lodève, 34990 Juvignac

* Corresponding author: coline.canonne@gmail.com

Abstract

Wildlife monitoring and conservation decisions require to be able to quantify precisely the magnitude of potential declines but also the degree of confidence that one can have in the estimates of trends, in order to detect declines quickly enough to develop adequate measures. In this study, we aimed at evaluating our capacity to detect declines for species characterized by no spatial autocorrelation of trends, high inter-annual variability of abundancies along with strong measurement errors. We conducted a power analysis to explore our ability to detect declines in a network of simulated time series, for different design by comparing both different sampling plans and several modeling approaches. We calibrated trends simulations using an empirical dataset of black grouse and rock ptarmigan counts on a network of sites. Our results outlined a very weak statistical power to detect trends, in particular for slight annual declines of abundances, but that can nevertheless correspond to pronounced declines over a cumulative duration of 20 years. Mutualizing information about inter-annual variability and observation variances led to relatively small change in the results, and therefore appeared to be insufficient to improve our ability to detect declines. The model based on a network approach led to more precise estimates of the network median trend, nevertheless to the detriment of estimates of site-by-site trends, which tend to be biased and drawn towards the network average. Short monitoring (5 or 10 years) benefits slightly from repetitions over the years and an annual frequency of visits, but effort seem to have no longer any influence after 20 years. Our study highlighted very low statistical power to detect declines when using a classical threshold of 5%, which brings to light the necessity to discuss not only the significance of the trends, but also the strength of the effects (the median declines), as well as the notion of threshold risk for advancing in management measures. Our study emphasized the need, for species with high inter-annual variability of abundancies and counting issues, to rely on truly long-term monitoring, possibly associating several indicators and various spatial scales to obtain a clear vision of the temporal dynamics of the populations.

Keywords: long-term monitoring, trends, power analysis, hierarchical models, optimization.

Introduction

Wildlife conservation primarily rely on knowing the trend of a species or population's abundance in order to detect declines quickly enough to develop adequate measures. These trends underpin the red-list classifications (Rodrigues et al. 2006) as well as the living planet index that are used to trigger conservation policies (Collen et al. 2009). Yet, because it involves significant commitment of time, money and human-resources, natural ecological system monitoring programs usually rely on spatially and temporally limited data (Wilson et al. 2011, Arkilanian et al. 2019). To what extent estimated trends can be trusted in these situations is one of the main issues in the context of decision making and resource allocation (Regan et al. 2003). Nevertheless, assessment of the reliability of population trends remain scarce (Wilson et al. 2011), usually because of poor knowledge regarding temporal variability and measurement error that are difficult to separate and act differently on accuracy of parameters (Cressie et al. 2009, Wauchope et al. 2019). This problem is amplified when using aggregated data from sources that vary in quantity and quality (Wauchope et al. 2019). Extrapolation from sites-based estimations of populations trends rise numerous challenges and there is still little guidance on how to proceed in a robust way and quantify associated uncertainties (Fournier et al. 2019).

Trends in abundances of populations are usually estimated using series of counts performed at one or several sites over several years, whose frequency must be appropriate to the studied organism (White 2019). Depending on hypothesis made from prior knowledge on the studied species, linear or nonlinear models are then fitted to obtain population growth rates (Pollock et al. 2002, Wilson et al. 2011, Conroy et al. 2018). The degree of confidence in estimates of population trends results from sample size, measurement error and population variability through time (Dennis et al. 2006). When quantifying a population trend in a single site, monitoring duration is a crucial parameter for statistical power (Magurran et al. 2010), besides numerous works showed that there are high margin of error when detecting small size effects (Wilson et al. 2011, Connors et al. 2014). Generation time along with inter-annual variability of abundance of a species are major information when deciding how often to visit the site (Arkilanian et al. 2019, Wauchope et al. 2019). While frequency of visits and the total number of years will strongly influence our ability to estimate correctly population variability through time, measurement replicates on the other hand are highly valuable to quantify observation

variation, and in some cases estimate detection probability (De Valpine and Hastings 2002, Veech et al. 2016). When collecting counts on multiple sites, how we should allocate sampling effort among spatial (sites) and temporal (years or multiple sessions at the season scale) replicates will depend mainly on the spatial and temporal correlations in sub-population dynamics (Rhodes and Jonzén 2011). Indeed, for sub-populations exhibiting similar trends in space, more visits in few sites will give better results, while the opposite pattern is true for temporarily autocorrelated time series. While general patterns of how these parameters may interact and influence statistical power to detect a trend are more and more explored (see for instance : Hatch 2003, Baker et al. 2019), they nevertheless cannot provide straightforward and precisely guidelines on how to optimize sampling designs (White 2019, Wauchope et al. 2019).

While many studies showed the necessity of long-term monitoring to reach satisfying statistical power (White 2019, Wauchope et al. 2019), in practice, many stakeholders do on much shorter dataset to take management decisions, without solid knowledge on how this could affect results reliability (Horswill et al. 2018). If 5% is usual on power analysis, 20% is far less common (Mapstone 1995). Yet, by tolerating a greater chance of falsely declaring a trend (Type I error), one decreases the chances of missing a real trend (Type II error). In conservation ecology, the cautionary principle would nudge managers to be more concerned about failing to detect a population decline than risking a false alarm (White 2019).

Power analysis are a powerful tool to assess how to balance efficiently sample size, temporarily and spatially, when applied to a specific system for which we have prior information about autocorrelations, measurement error and temporal variability of the species (Hatch 2003, Gerber and Kendall 2017, Baker et al. 2019). In this study based on simulations, we aimed at exploring the how the statistical power is influenced by all these parameters for a network of populations of a species characterized by strong annual variability, low spatial autocorrelation and high detection issues using state-space models to provide concrete advices about how to allocate effort between spatial and temporal replicates to optimize the monitoring. A secondary objective was to evaluate to what extent pooling sites improves parameters accuracy and power to detect trends and is the more appropriate to deal with such species. To do so, we compared three different models, the first one treat each site separately, then the two other ones are based on the assumption that sites share common characteristics, so observation and interannual variances are common between sites. Both models consider a network of sites, but the third one was built using a random effect of site on mean growth rate.

We based the choice of our simulations parameters values on an empirical dataset of yearly counts of black grouse (*Tetrao tetrix*) and rock ptarmigan (*Lagopus muta*) composed of a network of sites monitored in the French Alps. Black grouse and rock ptarmigan are iconic cold-adapted species of mountain ecosystems of major conservation issue. Their population dynamic in the southern part of the distribution is characterized by strong inter-annual variations of populations along with low spatial autocorrelation in trends. To this already high variability adds up the strong difficulties to count them, leading to high observation variance. Detecting significant changes of local populations is nevertheless essential to predict how this hunted species will respond to the upcoming global changes.

Materials and methods

Simulation of populations' time-series for a network of sites

In order to assess our capacity to significantly detect a decline for various monitoring scheme and field work intensity, we simulated the log-abundance of a hypothetical species on networks of sites ($s=5, 10$ or 20 sites), monitored for a varying number of years ($y=5, 10$ or 20 years), with no spatial autocorrelation. In ecological conservation, the most relevant trends to detect are declines, hence we fixed the median annual mean growth rate of the network of sites to either $\bar{r}=-0.10, -0.05$ or -0.02 .

We built a base design using variances values (between sites, inter-annual, observation) estimated in a previous study using state-space models on time-series of a network of black grouse and rock ptarmigan counting sites in the French Alps (Figure 1) (Canonne et al. submitted) We fixed initial population size at 20 individuals. We chose not to consider density-dependence process since we focused on rather small and declining populations (Furrer et al. 2016). We drew site-specific annual mean growth rate in a Normal distribution around the median with a standard deviation of 0.06. We then drew, for each site, inter-annual variation of the annual mean growth rate using a Normal distribution around the simulated site-specific mean growth rate with a standard deviation of 0.14. Finally, we simulated the observation process by drawing five intra-annual replicates (k), also using a Normal distribution with the log-abundance true value as median and a standard deviation fixed to 0.20. Note that these values are closed to the ones used by (Wilson et al. 2011) based on data from the Global Population Dynamics Database (NERC 2010), hence our results can be extrapolated to all species presenting similar values of variances.

We then tested other designs, to widen and look for more generic results and assess the sensitivity of our result to potential variation of the different parameters. We tested various values of initial population size ($N_i=10, 20$ or 100) and intra-network variability of median growth rates (standard deviation= $0.14, 0.10$ or 0.06). To get insights of how the statistical power changed according to detection variation and annual variability around the mean trends, we tested a gradient of standard deviation values (standard deviation= $0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04$ or 0.01).

Finally, for each design, we tested different survey protocols to assess the influence of temporal replicates in our system. To do so, we applied the models to subsets of initial simulated datasets, with different inter-annual monitoring frequencies (f =every 1, 2 or 3 years) and within years number of replicates ($k=1, 2, 3$ or 5 intra-annual replicates).

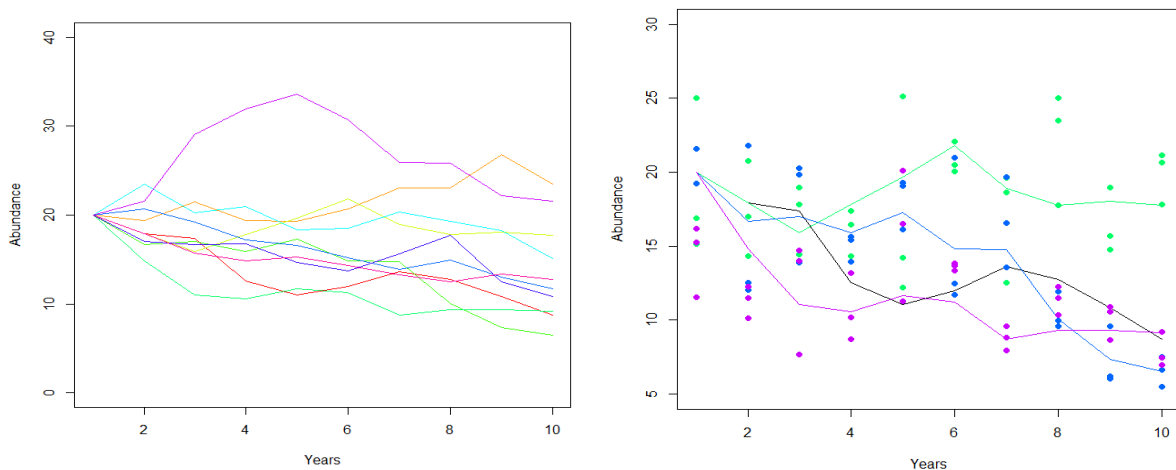


Figure 1: Example of one simulated network of sites time-series using base design values ($N_i=20, y=10, s=10, f=1, \text{observation } sd=0.20, \text{inter-annual } sd=0.14, \text{network } sd=0.05, r=-0.05$). The left plot shows the true evolution of abundance through years among the network of 10 sites (colors). The right plot shows 3 intra-annual replicates/counts ($k=3$) on four sites (color).

State-space modelling specifications to assess bias, accuracy and statistical power

We analyzed populations trends using state-space models (De Valpine and Hastings 2002, Buckland et al. 2004, Dennis et al. 2006) within the Bayesian framework (Kéry and Schaub 2012). Based on a hierarchical approach, the model allows us to separate the visible layer, which corresponds to the observation process (the counts) from the hidden layer that describes the dynamics of the state over time with a first-order Markovian model. We considered that counts were correct on average and adjusted for random variation of counting errors that can come either from double counting or missed individuals using a Normal distribution on log-transformed counts (Furrer et al. 2016).

In the three following models, the state process of $N_{i,t+1}$ the population size of site i in year $t + 1$, with $r_{i,t}$ the annual growth rate of site i from year t to $t + 1$, were given by:

$$\log(N_{i,t+1}) = \log(N_{i,t}) + r_{i,t}$$

We run a first model that assessed site-specific trends treating each sites of the network separately:

$$r_{i,t} = \bar{r}_i + \varepsilon_{i,t}$$

$$\varepsilon_{i,t} \sim \text{Normal}(0, \sigma_{proc_i}^2)$$

with $\varepsilon_{i,t}$ the inter-annual variability of growth rates around the mean of the site \bar{r}_i .

For this first model, the observation process was defined as below:

$$\log(y_{i,t,k}) \sim \text{Normal}(\log(N_{i,t}), \sigma_{obs_i}^2)$$

with $y_{i,t,k}$ the k counts on the site i and $\sigma_{obs_i}^2$ the site-specific observation variance.

We then applied a second model, that estimated each annual mean growth rates of sites separately (fixed site effect), but based this time on the assumption that sites share common characteristics, notably that inter-annual variability of annual mean growth rate around the mean growth rate and observation variation magnitude were comparable between sites:

$$r_{i,t} = \bar{r}_i + \varepsilon_{i,t}$$

$$\varepsilon_{i,t} \sim \text{Normal}(0, \sigma_{proc}^2)$$

$$\log(y_{i,t,k}) \sim \text{Normal}(\log(N_{i,t}), \sigma_{obs}^2)$$

Finally, we considered a third model, also based on the assumption that sites share common characteristics, but we considered this time a random effect of sites on network mean growth

rate. Annual mean growth rates on each site are drawn in a Normal distribution centered on the network mean growth rate \bar{r}_i and σ^2_{bs} for standard deviation.

$$r_{i,t} = \bar{r} + \bar{r}_i + \varepsilon_{i,t}$$

$$\bar{r}_i \sim \text{Normal}(\bar{r}, \sigma^2_{bs})$$

$$\varepsilon_{i,t} \sim \text{Normal}(0, \sigma^2_{proc})$$

$$\log(y_{i,t,k}) \sim \text{Normal}(\log(N_{i,t}), \sigma^2_{obs})$$

We implemented all models in the Bayesian context, using the R packages rjags (Plummer et al. 2019) and R2jags (Su et al. 2015). JAGS (4.2.0 Plummer 2015) allowed us to perform Markov chain Monte Carlo (MCMC) simulations to get samples from the posterior distributions, which are obtained from the likelihood and the specified prior distributions. We specified vague priors for all parameters. We ran three chains of 100,000 iterations with 50,000 burn-in iterations and a thinning of nine. We checked that convergence was satisfactory by visualizing the mixing of chains and using the Brooks–Rubin–Gelman diagnostic (Brooks and Gelman 1998).

We run 25 iterations for each design. The main output of interest for each iteration of each design was the estimated annual mean growth rate of each site \hat{r}_i . Model performance was assessed based on how close \hat{r}_i was to \bar{r}_i the simulated annual mean growth rate. As metrics of model performance, we looked at absolute bias ($\hat{r}_i - \bar{r}_i$) and accuracy $var(\hat{r}_i)$ distributions, formed by all sites of the 25 iterations run for each design (Walther & Moore 2005). Finally, we extracted for each iteration of each site the probability that \bar{r}_i was larger than zero, and then estimated statistical power for two different significance levels: 5% and 20%.

Influence of the number of sites, monitoring duration and network mean growth rate on the base simulation design (Appendix 1)

Bias mean in annual mean growth rate estimates from the base design were mostly centered on zero, indicating no systematic over or under-estimation (Appendix 1: Figure 1&5). For all three models, the number of sites and annual mean growth rate of the network showed very little influence on the bias variance (changes at the third decimal level; Appendix 1: figure 2&3). However, as expected monitoring duration resulted in a decrease of bias variance. Differential between quantiles 25% and 75% of bias values among sites were twice smaller after 20 years of monitoring compared to after 5 years. However, even after 20 years, the amplitude of bias variance remained quite high and of the same order of magnitude than the studied size effect.

When examining the correlation pattern between estimated and simulated annual mean growth rate for each site, we found a positive correlation for model 3, that is based on the assumption that sites share observation and inter-annual variances and apply a random effect of sites around the network mean growth rate. Hence, the random effect of sites around the mean of the network tends to draw site-specific mean growth rate towards the mean of the network values (Figure 2). In other words, the more sites presents extreme values of mean growth rates within the network the more estimated mean growth rates are far from the simulated value. Besides, we found no relationship between estimated and simulated annual mean growth rate for models 1 and 2. Model 1 and 2 are both built with a fixed site effect, but model 2 is based on the assumption that sites share observation and inter-annual variances

We found very little influence of the number of sites and of the network mean growth rate on both median and variance of accuracy (figure 4&6 appendix 1). However, both accuracy median and variance decreased with an increase of the number of years of monitoring. After 5 years of monitoring, models 1 and 2 estimated annual mean growth rate with very low accuracy (median of about 0.12). As for model 3 despite better results (median of about 0.07), accuracy median remained of the same order of magnitude the effect size. Even after 20 years, all models provided accuracy of still about 0.025 and 0.050. Regarding statistical power (Figure 3), trends were in almost all cases virtually undetectable with a 95%CI (no site fulfilled the 95% of the posterior distribution under zero criterion), even after 20 years of monitoring, except in a drastic cases: site specific trends over -0.10 were for most sites detected with model 2 and 3, and site specific trends between -0.075 and -0.01 were detected with model 3 when the network mean growth rate was $\bar{r}=-0.1$. With an 80%CI threshold,

results from models 1 and 2 were quite similar while results from model 3 differed from these two models. For model 1 and 2, whatever the network mean growth rate, after five years trends were detected in most sites only when they were stronger than -0.1, after 10 years when stronger than -0.05 and finally after 20 years when strong than -0.025. Hence, trend between 0 and -0.025 were never detected, even after 20 years of annual monitoring. For model 3, when \bar{r} was -0.05 or -0.1, trends were well detected whatever the monitoring duration length, even trends below 0 and above -0.025. However, model 3 generated a couple of significant declines while the simulated trends were positive when $\bar{r} = -0.05$ for trends above 0 and below 0.025, and for $\bar{r} = -0.01$ almost all trends over zero were false positive and exhibited a significant decline while the simulated trends were positive.

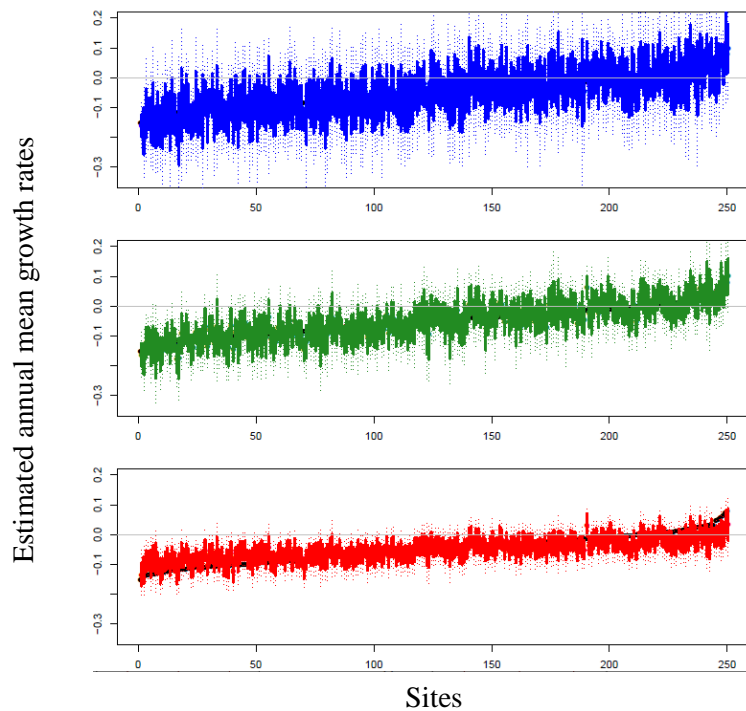


Figure 2: Posterior distributions of estimated annual mean growth rate per site. The figure shows all 10 sites of the 25 iterations sorted along the x-axis according to estimated medians. In all iterations, simulated mean growth rate of the network of 10 sites was $\bar{r} = -0.05$. Initial population size was of 20 individuals and monitoring was conducted once each year during 10 years. Observation standard deviation was fixed to 0.20 and inter-annual standard deviation around median growth rate was fixed to standard deviation=0.14. The standard deviation of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to standard deviation=0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1 that consider each site separately, the middle-third from model 2, built with a fixed effect of site but common observation and inter-annual variances, and the bottom-third from model 3, built with a random effect of site around the network mean but common observation and inter-annual variances. The thick colored lines correspond to the 80% CI while the dotted colored lines correspond to the 95%CI. The grey thin horizontal line indicates a growth rate of zero, so population stability.

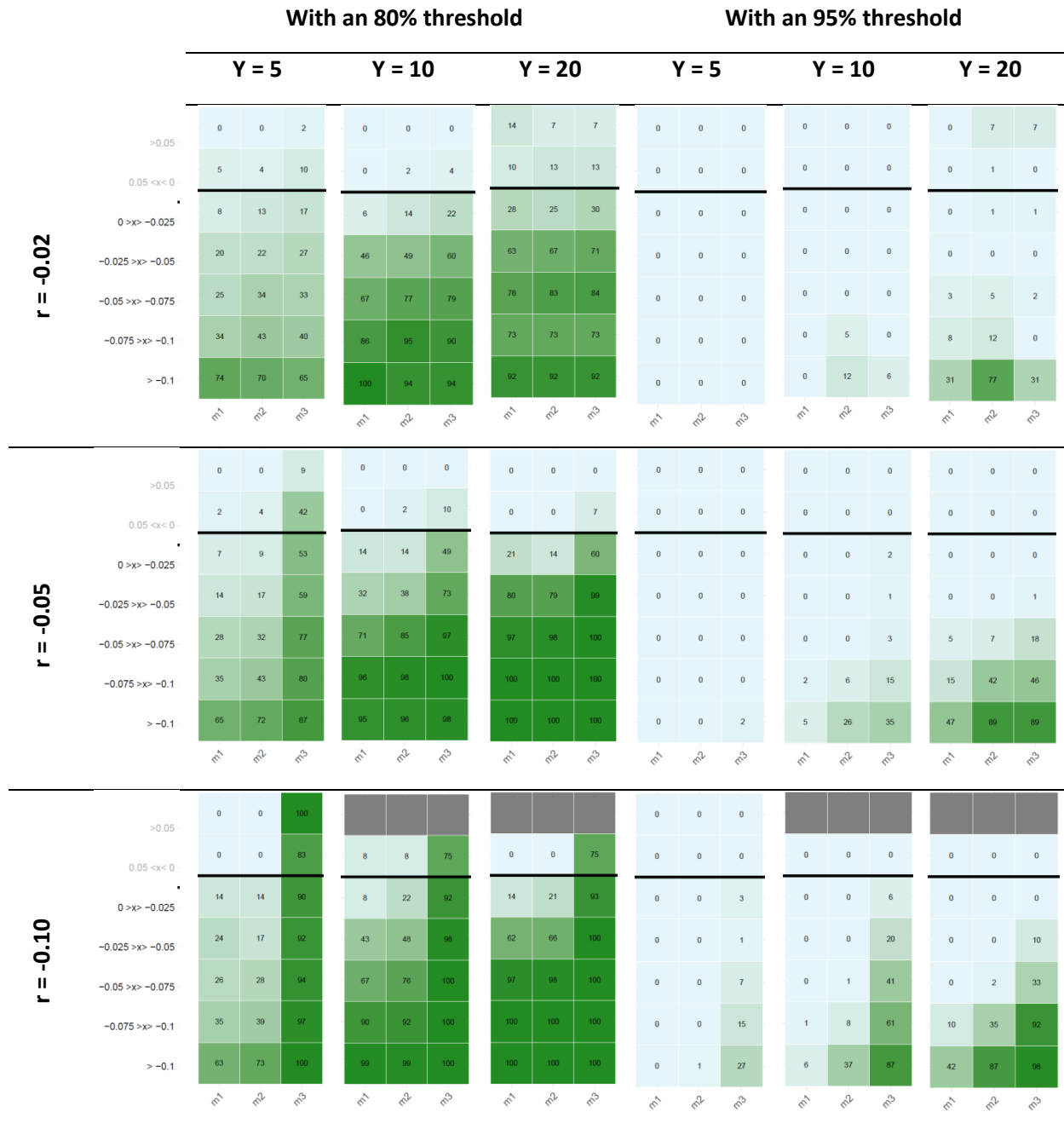


Figure 3: Statistical power to detect a decline (with an 80% threshold on the left and 95% on the right), i.e. percentage of sites whose proportion of the posterior distribution of annual mean growth rate below zero is higher than the threshold. Each square represent results from the 25 iterations of one scenario. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals in 10 sites and monitoring was conducted once each year. Observation standard deviation was fixed to 0.20, inter-annual standard deviation around median growth rate to 0.14 and standard deviation of the variability of sites mean growth rates within the network to 0.05. The top-third of the figure correspond to networks growth rate median values of $\bar{r} = -0.02$, then the middle-third of $\bar{r} = -0.05$ and the bottom-third of $\bar{r} = -0.1$. The three columns correspond to the monitoring duration ($y=5, 10$ or 20 years). Finally, each panel is also divided in three columns which correspond to the results from the three different models applied. Model 1 considered each site separately, model 2 was built with a fixed effect of site but common observation and inter-annual variances, and model 3 was built with a random effect of site around the network mean but common observation and inter-annual variances. The y-axis is divided in seven growth rate classes, two of them over zero and the other five corresponding to negative values. Colors (6 classes between 0 and 100) and numbers (percentage of sites) in the squares indicate the statistical power to detect a decline with this threshold. Grey squares correspond to growth rate classes not present in the dataset.

Initial population size and within network mean growth rate variability of sites influence (Appendix 2&3)

Whatever the model, reducing or augmenting initial population size turned out to have little influence on both bias and accuracy for a network of 10 sites ($r=-0.05$) monitored during 10 years. Similarly, we found little differences when varying the inter-site variability of mean growth rates around the network mean. When this variability was low ($bs = 0.05$), models 1 and 2 resulted in a slightly positively biased mean estimates (around 0.01), but variances of both bias and accuracy were of the same order of amplitude than the size of the effect. Mean estimates biases were centered on zero with model 3.

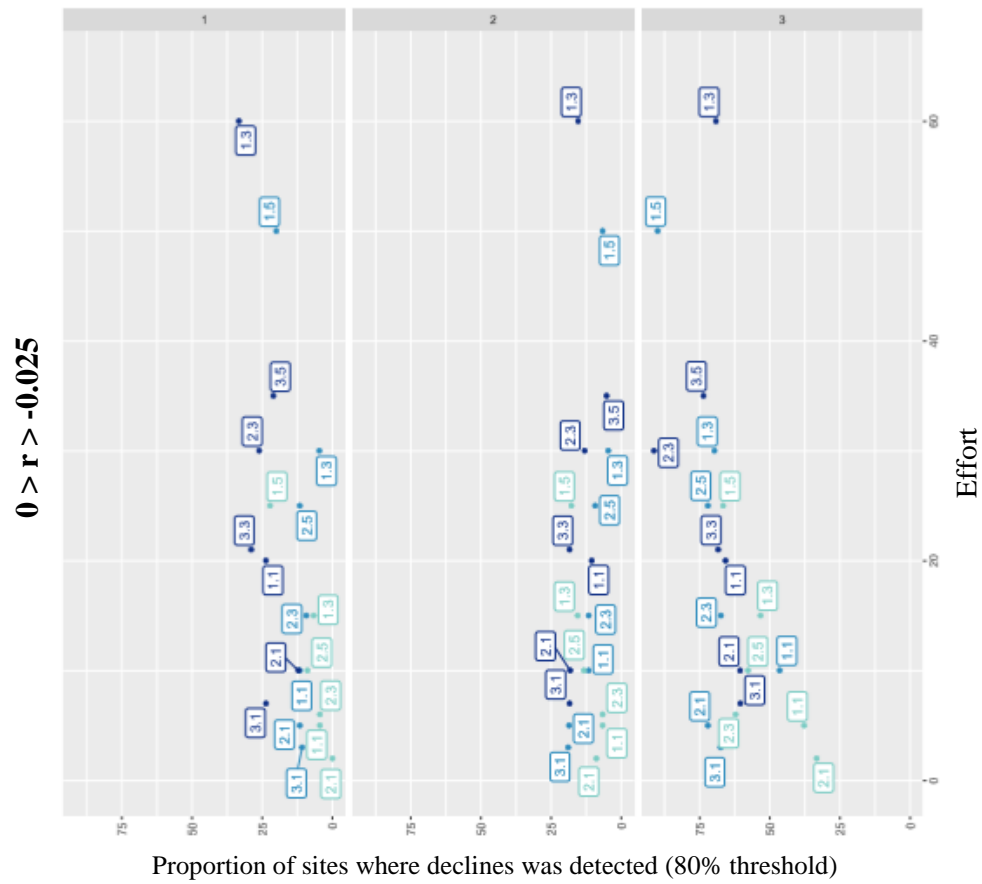
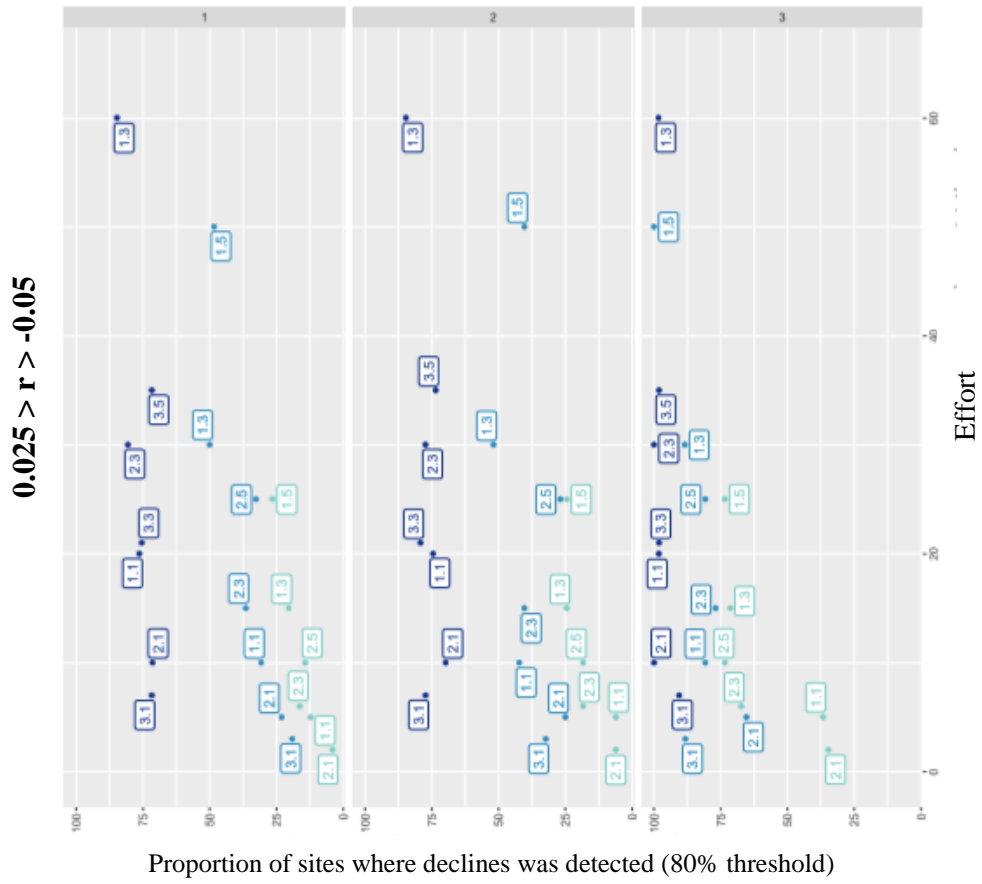


Figure 4: Statistical power to detect a decline with an 80% threshold in relation to monitoring effort (i.e. the product $f*k*y$, with f the inter-annual monitoring frequency, k the number of intra-annual replicates and y monitoring duration), illustrated for the two classes of median growth rates the closest to zero (see classes in figure 3). The left part of the figure corresponds to median growth rates of values between 0 and -0.025, and the right part corresponds to median growth rates of values between -0.025 and -0.05. Rows relate to the applied model (1, 2 or 3). The top-third corresponds to results from model 1 that consider each site separately, the middle-third from model 2, built with a fixed effect of site but common observation and inter-annual variances, and the bottom-third from model 3, built with a random effect of site around the network mean but common observation and inter-annual variances. Each square represent results from the 25 iterations of one scenario. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals in 10 sites. Observation standard deviation was fixed to 0.20, inter-annual standard deviation around median growth rate to 0.14 and standard deviation of the variability of sites mean growth rates within the network to 0.05. Colors correspond to the monitoring duration ($y=5, 10$ or 20 years). Finally, the labels indicate the frequency of inter-annual visits (every 1, 2 or 3 years) and the number of within year replicates (1, 3 or 5 intra-annual replicates).

Inter-annual frequency and within-year replicates influence (Appendix 4)

For all three models, we found very little influence of within-year replicates on bias median and a little decrease of the bias variance for a network of 10 sites ($r=-0.05$) monitored during 10 years (figure 1 appendix 4). Accuracy was positively correlated with inter-annual frequency of census only below a certain threshold (figure 2 appendix 4). Counting a site once every two years during ten years led to comparable accuracy than annual visits during five years, as well as once every two years during five years. Annual monitoring during ten years gave intermediate results. Nevertheless, when visits were conducted during 20 years there was no longer any noticeable influence of count frequency either inter and intra-year. Increasing the number of intra-annual replicates resulted in better accuracies below 10 years of monitoring; however, augmenting the monitoring frequency led to negligible improvement of accuracy after 10 years for model 3 and after 20 years for model 1 and 2. With a 95% threshold (figure 3 appendix 4), no significant decline was detected for monitoring duration of 5 or 10 years, whatever the inter-annual frequency and the number of intra-annual replicates. After 20 years, significant declines were detected only for sites with a very strong median growth rate, below -0.10 (and about a third to half of sites below -0.075), with very few differences according to the frequency and the number of intra-annual replicates. Interaction patterns between parameters are similar with an 80% threshold than presented above for a 95% threshold (figure 4 appendix 4), and as previously, results from models 3 differed from models 1 and 2. For model 1 and 2, statistical power was very low after 5 years, intermediate

after 10 years (ok for trends below -0.05) and quite good after 20 years, expect for sites with little declines (between zero and -0.02). Statistical power with model 3 was good whatever the monitoring design but got higher when reaching 20 years (with little effect of number of intra-annual replicates, see figure 4 for two trend classes).

Influence of inter-annual variability around the median trend variance (Appendix 5)

We fixed observation standard deviation to 0.20 and tested different values of inter-annual variability around the median trend standard deviation (sd=0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04) for a network of 10 sites monitored during 10 years ($r=-0.05$). With annual monitoring, bias variances obtained for model 1 and 2 were comparable or slightly decreasing when inter-annual variability around the mean growth rate standard deviation value decreased (figure 1 appendix 5). There was a significant improvement of bias variance when going from one to two intra-annual replicates, but then results were similar up to five intra-annual replicates. For model 3, bias variance was high inter-annual variability around the median trend standard deviation was 0.45, intermediate for 0.20 and 0.14 and then half lower for 0.05 and 0.04. Besides, there seemed to be little influence of the number of intra-annual replicates. In all three models, accuracy increased progressively when inter-annual standard deviation decreased, however model 3 started much higher, i.e. more accurate, compared to the two other models (figure 2 appendix 5). Once again, intra-annual replicates had a slight positive influence on models accuracy; yet, medians remained in all cases at the same order of magnitude. For model 1, impact of inter-annual monitoring frequency on accuracy increased when inter-annual variability standard deviation decreased. In other words, while we can observe a strong improvement of accuracy when decreasing standard deviation values with annual visits, when visits occur only every three years the slope of improvement is flatter. For model 2 and 3, we found little effect of inter-annual monitoring frequency on accuracy improvement across the standard deviation gradient.

Considering a 95%CI threshold, we outlined significant declines only when applying models 2 and 3 for sites with declines were stronger than -0.1 and very low inter-annual variability of annual mean growth rate around the median trend (proc=0.04). With an 80% threshold, model 3 performed quite well, with however low power for trend above -0.025. Again, for sites in small augmentation model 3 estimated negative median trends in 20% of cases. When inter-annual variability of annual mean growth rate around the median trend was high (proc=25) models 1 and 2 outlined significant declines for sites with declines stronger than -0.075, and to some extent (about half of sites) between -0.05 and -0.075. Results when proc=0.14 are

comparable, with this time three out of four sites between -0.05 and -0.075 showing significant declines. Finally, when variability was low (proc= 0.04), statistical power improved a bit, with significant decline for half of sites between -0.025 and -0.050.

Influence of observation variance (Appendix 6)

As a next step, we fixed inter-annual variability around the mean growth rate standard deviation to 0.14 and tested different values for observation standard deviation (obs=0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04 or 0.01) for a network of 10 sites monitored during 10 years ($r=-0.05$). When visiting sites every year, bias variances obtained for model 1 and 3 decreased slightly along a decreasing gradient of observation standard deviation, while improvement was much stronger for model 2 (figure 1 appendix 6). Bias variance was extremely low for model 2 when observation variance was small (obs=0.04 or 0.01). Adding a second replicate had strong consequences on accuracy when obs ranged from 0.20 to 0.05 for model 1 and 2, while 3 to 5 intra-annual replicates did not seem to improve the accuracy of growth rates estimates. Replicates seemed however to have little influence when observation variance was very high (obs=5). Accuracy for model 1 and 2 improved when observation variance decreased, up to obs=0.04, however for model 3 the plateau was reached as early as obs=0.20 (figure 2 appendix 6). Replicates improved only slightly accuracy, whose median got lower than 0.025. Once again, whatever observation standard deviation values were, inter-annual monitoring frequency had little effect on mean growth rate bias (figure 3 appendix 6). While frequency has very little impact on accuracy for model 3, censuring a site more often improved slightly accuracy, all along the observation standard deviation gradient for model 1, and only up to obs=0.20 for model 2. With the 95% CI threshold, for all three models declines were found significant only for about half of sites exhibiting trends stronger than -0.1 when observation variance was very low (obs=0.01). For model 1 and 2, declines were significant when trends were stronger than -0.05 and when observation variance was quite high (obs=0.20 and 0.14), and up to $r-0.025$ when observation variance was very low (obs=0.01). Model 3 performed quite well with an 80% threshold, but once again with about 20% of false positives declines for sites in slight augmentation.

Influence of both observation variance and inter-annual variability around the median trend standard deviation (Appendix 7)

Bias results from model 1 and 2 were comparable, with a decrease of bias variance when observation standard deviation decreased, whatever the value of inter-annual variability around median growth rate. There was little influence of inter-annual variability standard deviation over $\text{proc}=0.05$, and above this value bias variance decreased when inter-annual variability augmented. For model 3, there was no influence of the observation variance when inter-annual variability was high ($\text{proc}=0.45$ and 0.20), and then when values got lower ($\text{proc}=0.14$, 0.05 or 0.04) there was a slight decrease of bias variance when observation variance decreased. As expected, accuracy improved both when inter-annual variability around mean growth rate and observation variance decreased, with a stronger effect of observation variance changes. Influence of both factors was much slighter for model 3 whose accuracy was already in all cases higher, but once again did not get lower than 0.025 . When both observation variance and inter-annual variability around mean growth rate standard deviation were low ($\text{obs}=0.05$ and $\text{proc}=0.04$), statistical power with an 80% threshold was good for all three models, except for declines lower than -0.025 for which only half of site showed significant declines. In this scenario, there were no false positives detected with model 3. With a higher threshold (95%CI), significant decline were detected only for declines stronger than -0.05 for model 2 and 3, and stronger than -0.075 with model 1.

There was little improvement of statistical power when inter-annual variability around mean growth rate standard deviation was fixed to $\text{proc}=0.14$ and observation standard deviation decreased greatly ($\text{obs}=0.20$ or $\text{obs}=0.01$). Statistical power with a 95%CI threshold was very low for both scenarios. With a looser threshold of 80%, improvement was small; significance of declines only rose up of one trend class (declines detected from -0.025 instead of -0.05 for model 1 and 2).

Discussion

We aimed at estimating the capacity to detect declines on a network of monitored sites of a species exhibiting a high inter-annual variability in abundance depending on population dynamics, sampling design and modeling approach. Our results showed very low statistical power to detect trends in such a species, whatever the design, especially for sites that show slight annual declines of abundance even though such sites exhibit long term cumulated declines after 20 years. We outlined that mutualizing information about inter-annual

variability and observation variance among the network of sites had small impact on results and was thus insufficient to improve our capacity to detect declines. Interestingly, in a general way, the third model with a random effect of site on the network trend led to much more accurate estimations of the network median trend, however, site-specific trends were biased towards the mean of the network. We found very little influence on statistical power of the structure of the network parameters, that is to say of the mean and intra-network variability of trends of the network, as well as initial abundances and the number of sites. Regarding sampling design, within years replicates and annual frequency of visits led to slightly better but still poor statistical power when monitoring lasted 5 or 10 years. However, after 20 years of monitoring, there was no longer any significant effect of cumulative count effort. Finally, statistical power improved both when inter-annual variability around median growth rate and observation variance decreased, with a stronger effect of observation variance changes. Nevertheless, our results showed that with a 95%IC threshold trends comprised between 0 and -0.025 were in all tested cases never detected, and with a 80IC threshold detected only with model 3 when both inter-annual variability around median growth rate and observation variance were very low.

Our results showed that for species with high inter-annual variability of abundance along with high observation noise, as for example black grouse and rock ptarmigan that we used to parametrized our first set of simulations, trends were in almost all cases virtually undetectable when fixing the type I error rate at the classical 5% threshold (95%CI). After 20 years of annual monitoring, only trends stronger than -0.10, (corresponding to an accumulated decline of 85%, were for most sites detected with model 2 and 3 that use common observation and inter-annual variances within the network, and at the best declines stronger than -0.075, corresponding to an accumulated decline of 75%, with model 3. Lowering the significance threshold to 20% resulted in much higher statistical power to detect declines. Yet, declines were detected after 5 years of monitoring with model 1 and 2, that use a fixed site effect on mean growth rate, only when stronger than -0.10 (corresponding to an accumulated decline of 35%), or after 10 years when stronger than -0.05 (corresponding to an accumulated decline of 40%) and finally only when stronger than -0.025 after 20 years (again an accumulated decline of 40%). Model 3, performed better at detecting slight declines but at the cost of falsely detecting decline for slightly augmenting sites. This result is in line with previous works that showed the minimum time series length required to detect a trend is strongly correlated with trend strength and coefficient of variation in population size (White 2019). Over the years,

small annual declines cumulate and hence become easier to detect. Our results show that only cumulated decline of about 80-90% can be detected with the classical 5% threshold, while with a looser threshold of 20% cumulated decline of about 30-40% can be detected. Hence, using the tradition 5% significance threshold, our analysis show that monitoring will fail to detect declines that would lead to listings under the IUCN A1 Red List criteria. Previous work already outlined the need to find a reasonable compromise between statistical and biological significance (Hatch 2003) and stay cautious regarding conclusions and decisions from non-significant trends, in particular when dealing with species suspected to be declining (Wauchope et al. 2019). Our results strongly advocate for the use of looser threshold (for ex 80%) when conducting power analysis for species of high conservation values, to make sure we don't miss any decline and be able to act in time. Such an option can lead to alarm more frequently about declines potentially not existing, which nevertheless should not be a major issue in ecological conservation (this can still generate social conflicts, as for example when studying an exploited species).

We found little influence of parameters related to the network structure on our capacity to detect declines. Because our system considered no spatial autocorrelation in trends, such result is not surprising since each site brings independent and not redundant information (White 2019).

However, contrary to our expectation, in all three models, we found very little influence of the number of sites on statistical power to detect declines while we simulated a mean growth rate at the network scale. Mutualizing information between sites led to very little improvement of inter-annual variation of mean growth rate as well as observational variances estimation quality even for model 2 and 3 that use common observation and inter-annual variances within the network. Nevertheless, we did not find any strong relation between this parameter and others. Besides, conclusions are comparable regarding between site variability of mean growth rate. Interestingly, both bias and accuracy were correlated to the simulated mean growth rates for model 3 that was built with a random effect of site. Model structure forced site specific estimations towards the network mean. Nevertheless, if model 3 performed poorly to estimate site-specific trends, statistical power to detect the mean network growth rate improved greatly. In the context of a species with very low spatial autocorrelation like ours, this result suggest to focus on the large-scale population trend diagnosis in a more precise way if the monitoring design respects basic model assumptions, such as random sampling of sites (Fournier et al. 2019). Finally, Results were similar using different initial

population size values, suggesting low potential distortion that could come from using a log-normal distribution (O'Hara and Kotze 2010).

When monitoring from 5 to 10 years, a second within-year replicates improved slightly estimations and statistical power to detect decline. Replicates 3 to 5 had finally a quite small influence on estimations improvement. Similarly, inter-annual high frequency of visits led to better statistical power after 5 or 10 years of monitoring, with a stronger influence that within-year replicates. However, a major result of our study is that we found very little influence of effort on statistical power improvement after 20 years of monitoring, monitoring duration for which statistical power started to reach satisfactory thresholds.

Previous work found similar results and showed that sampling in interval led to surprisingly accurate results compared to annual visits (Wauchope et al. 2019). As evidenced in more and more studies, long-term time series remain vital to get reliable estimations of trends (Magurran et al. 2010, Horswill et al. 2018). While more effort can bring some estimation improvement at short time scale (5 or 10 years), actually corresponding more to time scales of experience plans and funding grants (Haila and Henle 2014, White 2019), our results suggest this won't give as accurate trends as long-term monitoring. As mentioned before, trends will be significant only when cumulated declines are large enough to override both temporal and observational variances.

As a final step, we looked at the influence on statistical power to lower observational and inter-annual variability variances for an intermediate monitoring duration of 10 years. We found that lowering each variance parameter separately improved poorly statistical power, with a stronger effect of observational variance decrease. This result is in line with previous work that showed a strong correlation between minimum time required to detect a trend and inter-annual variability around the median trend (White 2019). Numerous work focus on how decreasing observation noise can lead to better parameters estimations, as well as anticipating what could be the consequences of wrong error structure hypothesis on estimates (Gerber and Kendall 2017, Conroy et al. 2018).

However, we succeeded to reach satisfactory statistical power after 10 years only when both variances were extremely low, hence values that don't actually fit our case study.

To conclude, our study outlined our very weak capacity to detect declines for species with high inter-annual variability of abundance, high observation variance and no autocorrelation of trends through space. Reaching satisfactory statistical power will remain arduous and need long-term time series.

A first approach to deal with this issue would be to discuss effect strength rather than statistical power per se. In other words, while imprecise and not significant since ICs overlap zero, the estimated trends are more likely to inform correctly the sign of the trend. Besides, In the case of vulnerable species, erroneously accept the null hypothesis could be a real issue in conservation biology; as such species have very little chances to see their abundance rise again following a management error (Taylor and Gerrodette 1993). A second approach would be to rely on several complementary index of population status, to understand better population's dynamics both in time and space (Morris et al. 2002, Haight et al. 2002), as it has recently been done for several species using distribution or site occupancy models, survival and fecundity models (Zipkin and Saunders 2018) or trait-based approaches (Arkilanian et al. 2019). All of this together point towards the need of a consistent sociological work of mutual communication and formation between stakeholders and scientists to establish what objectives and threshold should be considered for each species (Yoccoz 1991).

Acknowledgments

We thank the PNE (Parc National des Ecrins) and the OFB (Office français de la biodiversité) whose encouragement to develop the study and useful advice and expertise throughout the project was greatly appreciated. We also would like to thank all the participants members of the OGM (Observatoire des Galliformes de Montagne) that provided us the empirical dataset used to calibrate simulations. Our study benefited from the Montpellier Bioinformatics Biodiversity platform supported by the LabEx CeMEB, an ANR "Investissements d'avenir" program (ANR-10-LABX-04-01). We would also like to thank Marie-claude Quido for her technical assistance informatics platforms. Finally, we thank the members of the Mountain Galliforms team, Clément Calenge, Nigel Yoccoz, Thierry Chambert, Jules Chiffard and Emmanuelle Dortel for their various help and advice.

Bibliography

- Arkilanian, A. A. et al. 2019. Effect of time-series length and resolution on abundance- and trait-based early warning signals of population declines.
- Baker, D. J. et al. 2019. The power to detect regional declines in common bird populations using continental monitoring data. - *Ecol Appl* 29: e01918.
- Brooks, S. P. and Gelman, A. 1998. General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. - *Journal of Computational and Graphical Statistics* 7: 434.
- Buckland, S. T. et al. 2004. State-space models for the dynamics of wild animal populations. - *Ecological Modelling* 171: 157–175.
- Canonne, C. et al. submitted. Drivers of black grouse trends in the French Alps: the prevailing contribution of climate. - *Diversity and Distributions* in press.
- Collen, B. et al. 2009. Monitoring Change in Vertebrate Abundance: the Living Planet Index. - *Conservation Biology* 23: 317–327.
- Connors, B. M. et al. 2014. The false classification of extinction risk in noisy environments. - *Proc. R. Soc. B* 281: 20132935.
- Conroy, M. J. et al. 2018. Evaluation of desert bighorn sheep abundance surveys, southwestern Arizona, USA: Evaluating Desert Bighorn Surveys. - *Jour. Wild. Mgmt.* 82: 1149–1160.
- Cressie, N. et al. 2009. Accounting for uncertainty in ecological analysis: the strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. - *Ecological Applications* 19: 553–570.
- De Valpine, P. and Hastings, A. 2002. Fitting Population Models Incorporating Process Noise and Observation Error. - *Ecological Monographs* 72: 57.
- Dennis, B. et al. 2006. Estimating density dependence, process noise, and observation error. - *Ecological Monographs* 76: 323–341.
- Fournier, A. M. V. et al. 2019. Site-selection bias and apparent population declines in long-term studies. - *Conservation Biology*: [cobi.13371](https://doi.org/10.1111/cobi.13371).
- Furrer, R. et al. 2016. Variable decline of Alpine rock ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) in Switzerland between regions and sites. - *Journal of Ornithology* 157: 787–796.
- Gerber, B. D. and Kendall, W. L. 2017. Evaluating and improving count-based population inference: A case study from 31 years of monitoring Sandhill Cranes. - *The Condor* 119: 191–206.
- Haight, R. G. et al. 2002. Optimizing Habitat Protection Using Demographic Models of Population Viability. - *Conservation Biology* 16: 1386–1397.
- Haila, Y. and Henle, K. 2014. Uncertainty in biodiversity science, policy and management: a conceptual overview. - *NC* 8: 27–43.
- Hatch, S. A. 2003. Statistical power for detecting trends with applications to seabird monitoring. - *Biological Conservation* 111: 317–329.
- Horswill, C. et al. 2018. When is enough ... enough? Effective sampling protocols for estimating the survival rates of seabirds with mark-recapture techniques. - *Bird Study*: 1–9.

- Kéry, M. and Schaub, M. 2012. Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective. - Academic Press.
- Magurran, A. E. et al. 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. - *Trends in Ecology & Evolution* 25: 574–582.
- Mapstone, B. D. 1995. Scalable decision rules for environmental impact studies: effect size, type I, and type II errors. - *Ecological applications* 5: 401–410.
- Morris, W. F. et al. 2002. Quantitative conservation biology. - Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- NERC 2010. The Global Population Dynamics Database.
- O’Hara, R. B. and Kotze, D. J. 2010. Do not log-transform count data. - *Methods in Ecology and Evolution* 1: 118–122.
- Plummer, M. 2015. JAGS Version 4.0.0 user manual.
- Plummer, M. et al. 2019. Package “rjags.” - update: 1.
- Pollock, K. H. et al. 2002. Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis. - *Environmetrics* 13: 105–119.
- Regan, H. M. et al. 2003. Treatments of Uncertainty and Variability in Ecological Risk Assessment of Single-Species Populations. - *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal* 9: 889–906.
- Rhodes, J. R. and Jonzén, N. 2011. Monitoring temporal trends in spatially structured populations: how should sampling effort be allocated between space and time? - *Ecography* 34: 1040–1048.
- Rodrigues, A. et al. 2006. The value of the IUCN Red List for conservation. - *Trends in Ecology & Evolution* 21: 71–76.
- Su, Y. S. et al. 2015. Package ‘R2jags’. R package version 0.03-08, URL <http://CRAN.R-project.org/package=R2jags>.
- Taylor, B. L. and Gerrodette, T. 1993. The Uses of Statistical Power in Conservation Biology: The Vaquita and Northern Spotted Owl. - *Conservation Biology* 7: 489–500.
- Veech, J. A. et al. 2016. Intrinsic heterogeneity in detection probability and its effect on N -mixture models (D Murrell, Ed.). - *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1019–1028.
- Wauchope, H. et al. 2019. When can we trust population trends? A method for quantifying the effects of sampling interval and duration. - *Methods Ecol Evol*: 2041–210X.13302.
- White 2019. Minimum Time Required to Detect Population Trends: The Need for Long-Term Monitoring Programs. - *BioScience*: 40–46.
- Wilson, H. B. et al. 2011. Variability in Population Abundance and the Classification of Extinction Risk: Classifying Extinction Risk. - *Conservation Biology* 25: 747–757.
- Yoccoz 1991. Use, Overuse, and Misuse of Significance Tests in Evolutionary Biology and Ecology. - *Bulletin of the Ecological Society of America* 72(2) : 106–111.

Zipkin, E. F. and Saunders, S. P. 2018. Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. - *Biological Conservation* 217: 240–250.

Supplementary materials

APPENDIX 0: Notations, values of the base model and gradient values used for the 9 parameters.

Parameter	Notation	Base model value	Gradient values
Number of sites in the network	s	10	5, 10, 20, 50
Initial population size per site	N _i	20	10, 20, 100
Network mean growth rate	r	-0.05	-0.10, -0.05, -0.02
Number of years	y	10	5, 10, 20
Inter-annual frequency	f	1	1, 2, 3
Within-year replicates	k	1	1, 2, 3, 5
Observation error sd	obs	25	0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04, 0.01
Inter-annual variability of growth rates sd	proc	50	0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04
Within network mean growth rate variability sd	bs	500	0.14, 0.10, 0.06, 0.05

APPENDIX 1: base model results. Obs=0.20, proc =0.14, bs= 0.06, Ni= 20, f=k=1.

Figure 1: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median bias for each site ($rg_{est} - rg_{sim}$) for different monitoring schemes. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals and visits were conducted once each year. Observation sd was fixed to 0.20 and inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. For each model the three panels correspond to three different network growth rate median values ($r = -0.1, -0.05$ or -0.02). Then each panel is divided in three rows which correspond to the number of simulated sites in the network ($s = 5, 10$ or 20). Finally, the x-axis specify the study length ($y = 5, 10$ or 20). The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

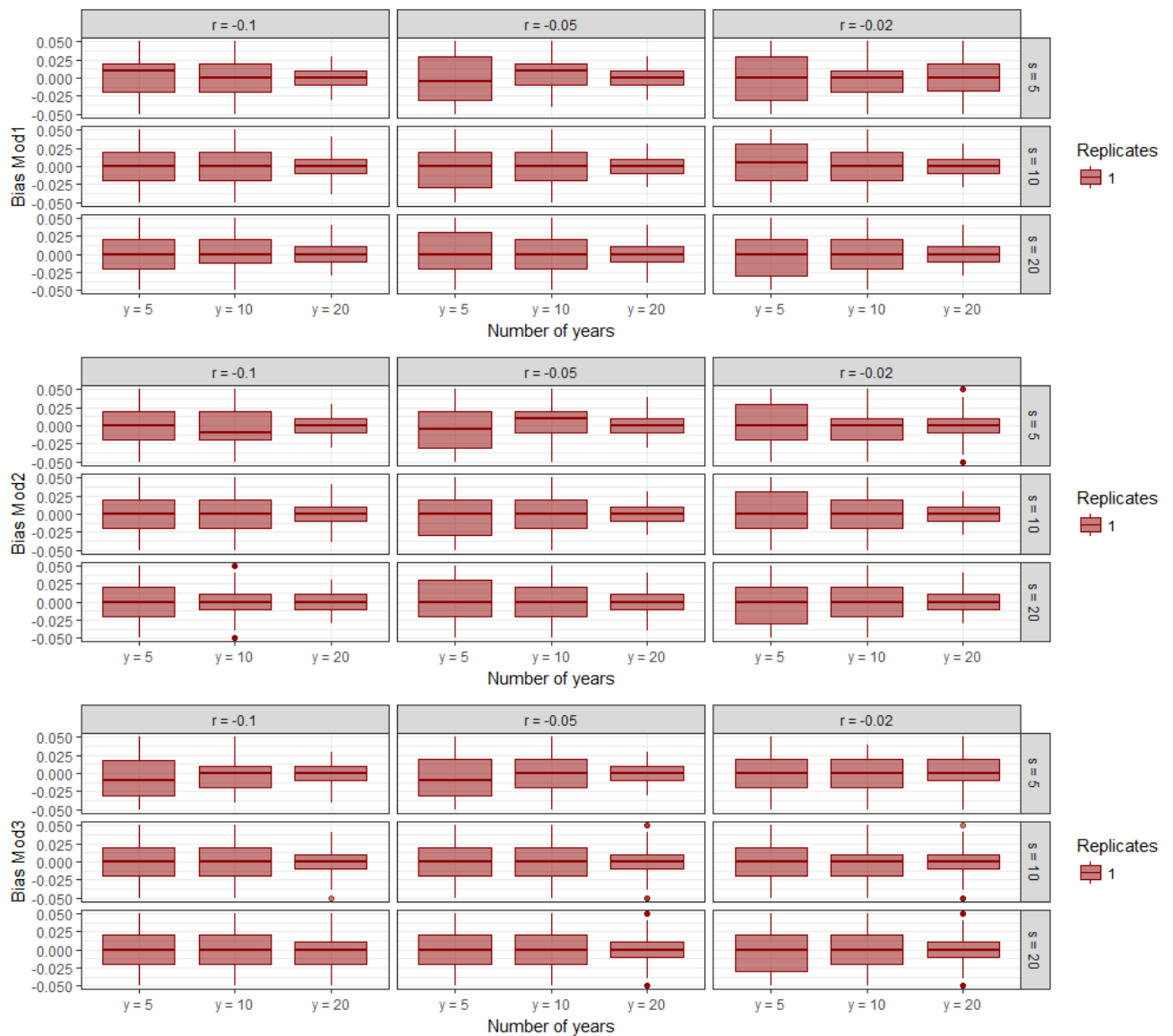


Figure 2: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median bias for each site ($rg\ est - rg\ sim$) for different monitoring schemes. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals and visits were conducted once each year. Observation sd was fixed to 0.20 and inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. Network mean growth rate was fixed to -0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. Then each row is divided in four columns which correspond to the number of simulated sites in the network ($s=5, 10, 20$ or 50). Finally, the x-axis specify the study length ($y=5, 10$ or 20). The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

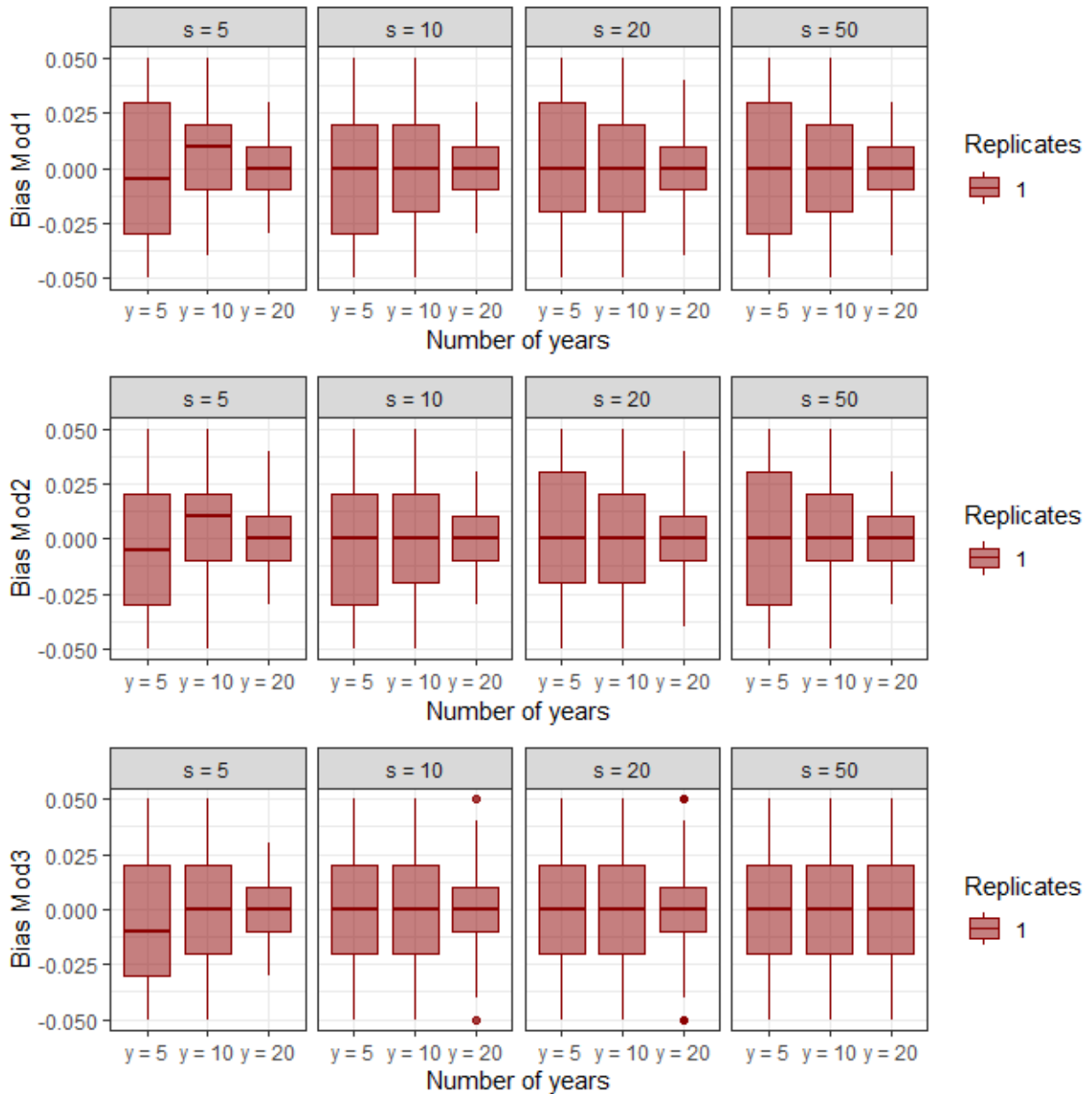


Figure 3: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median accuracy for each site ($var(\hat{r}_g \text{ est})$) for different monitoring schemes. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals and visits were conducted once each year. Observation sd was fixed to 0.20 and inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. Network mean growth rate was fixed to -0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. Then each row is divided in four columns which correspond to the number of simulated sites in the network ($s=5, 10, 20$ or 50). Finally, the x-axis specify the study length ($y=5, 10$ or 20). The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

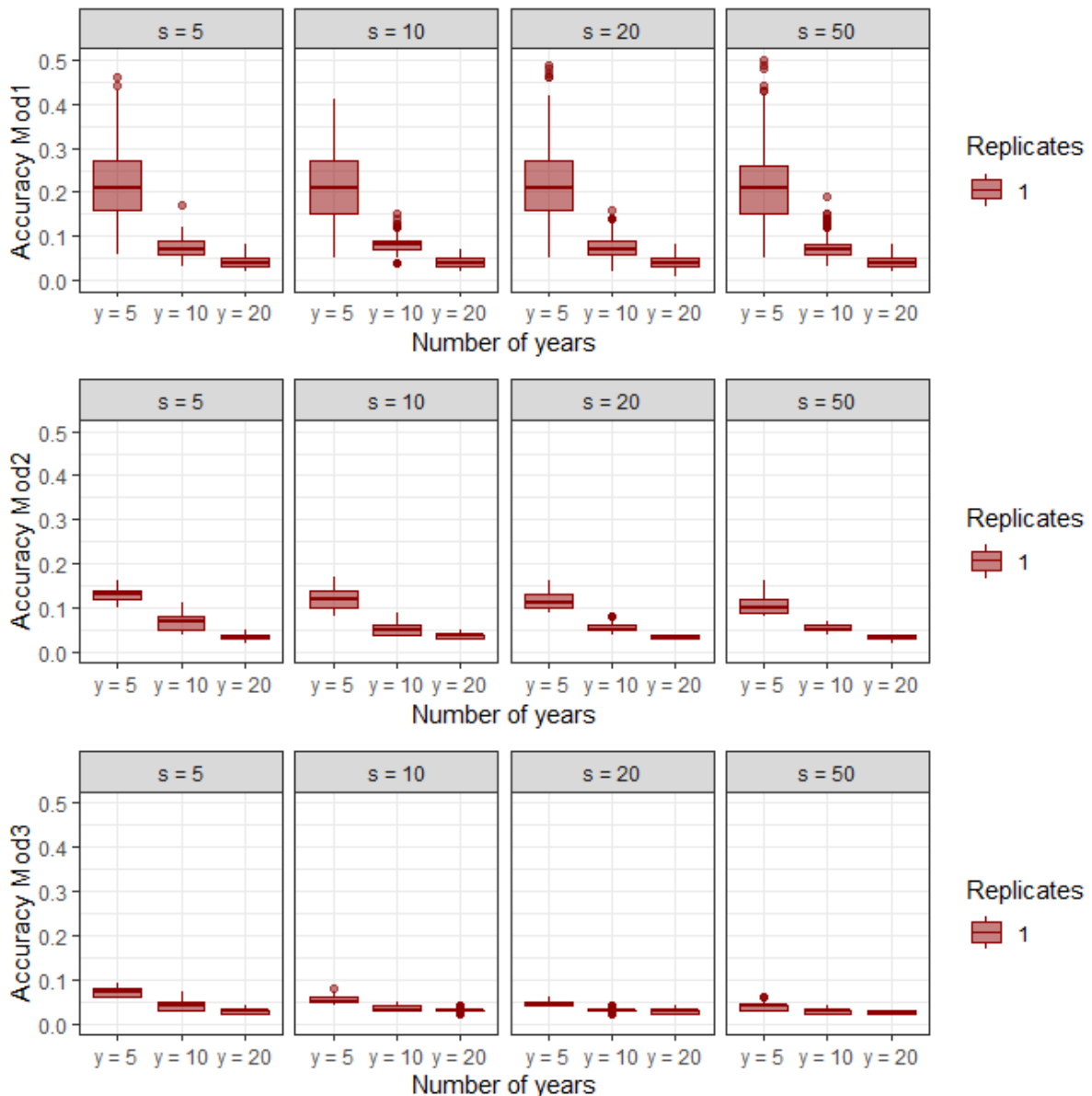


Figure 4: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median accuracy for each site ($\text{var}(\text{rg est})$) for different monitoring schemes. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals and visits were conducted once each year. Observation sd was fixed to 0.20 and inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. For each model the three panels correspond to three different network growth rate median values ($r = -0.1, -0.05$ or -0.02). Then each panel is divided in three rows which correspond to the number of simulated sites in the network ($s = 5, 10$ or 20). Finally, the x-axis specify the study length ($y = 5, 10$ or 20). The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

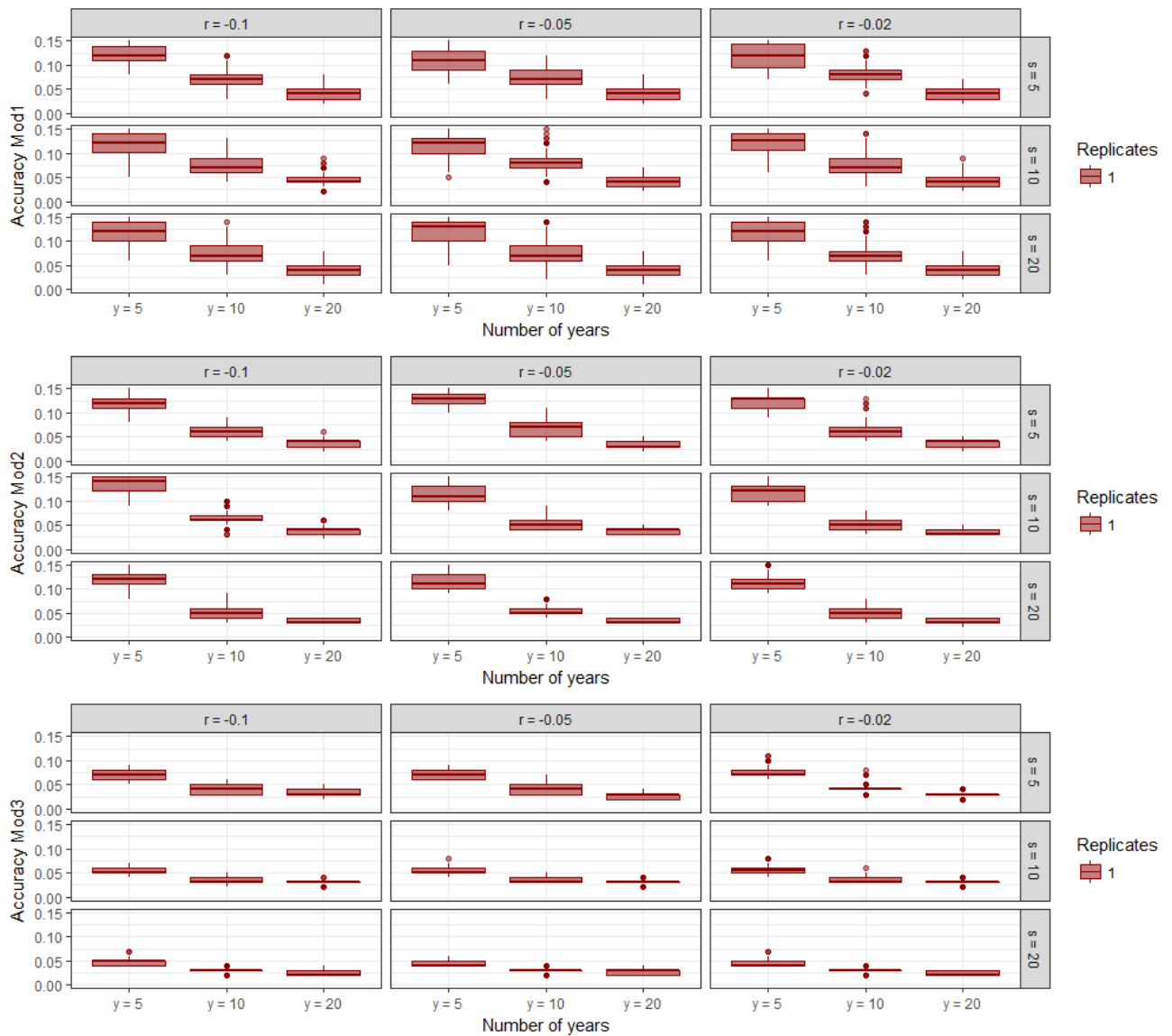


Figure 5: Relationship between estimated annual mean growth rate bias and simulated annual mean growth rate. Each dot represent a site of the simulated network, colors relate to the different iterations of the same monitoring scheme. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals and visits were conducted once each year during 10 years on 10 sites. Observation sd was fixed to 0.20 and inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. For each model the three panels correspond to three different network growth rate median values ($r=-0.1$, -0.05 or -0.02).

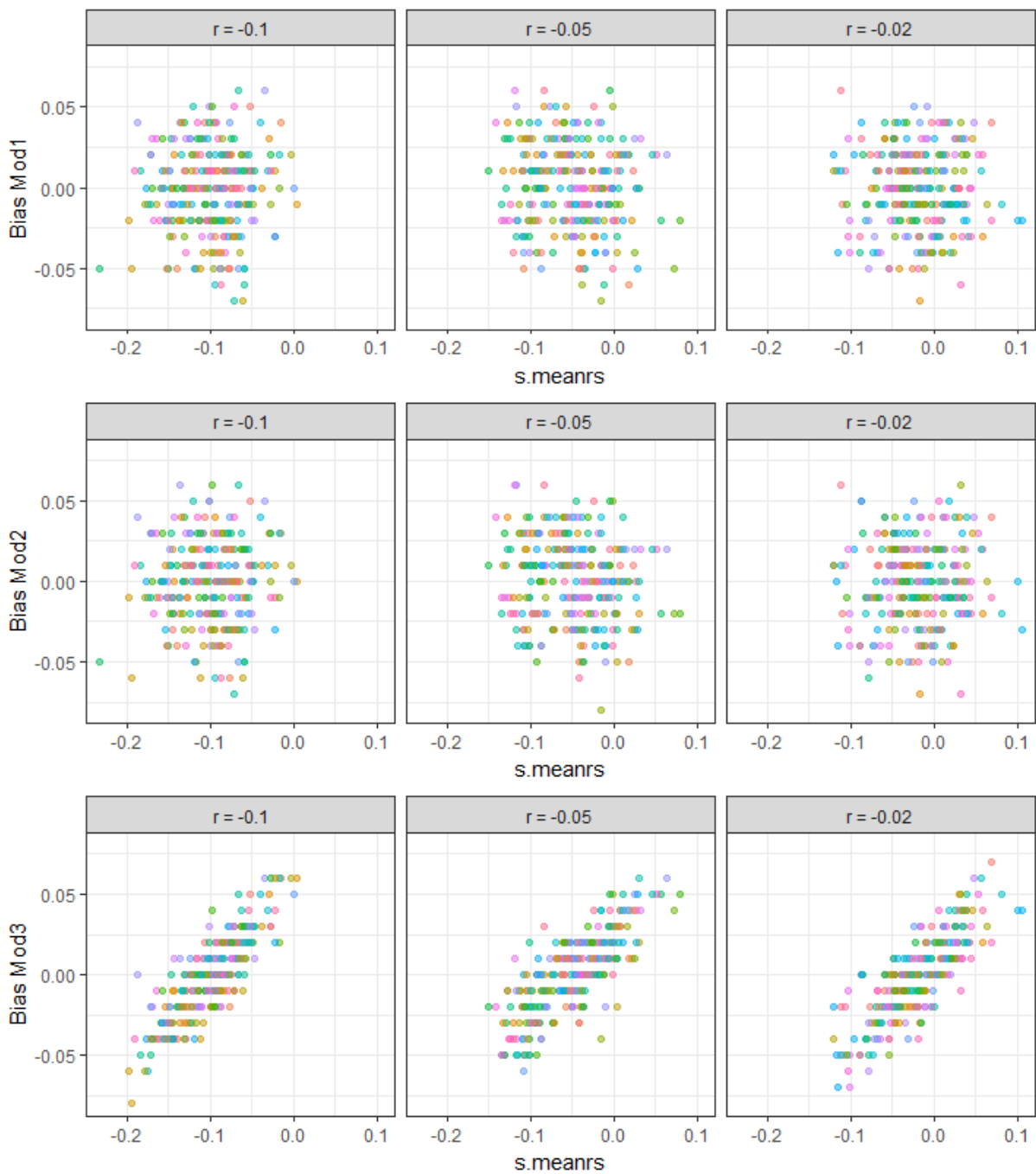


Figure 6: Relationship between estimated annual mean growth rate accuracy and simulated annual mean growth rate. Each dot represent a site of the simulated network, colors relate to the different iterations of the same monitoring scheme. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals and visits were conducted once each year during 10 years on 10 sites. Observation sd was fixed to 0.20 and inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. Note that y-axis range differs between models. For each model the three panels correspond to three different network growth rate median values ($r=-0.1, -0.05$ or -0.02).

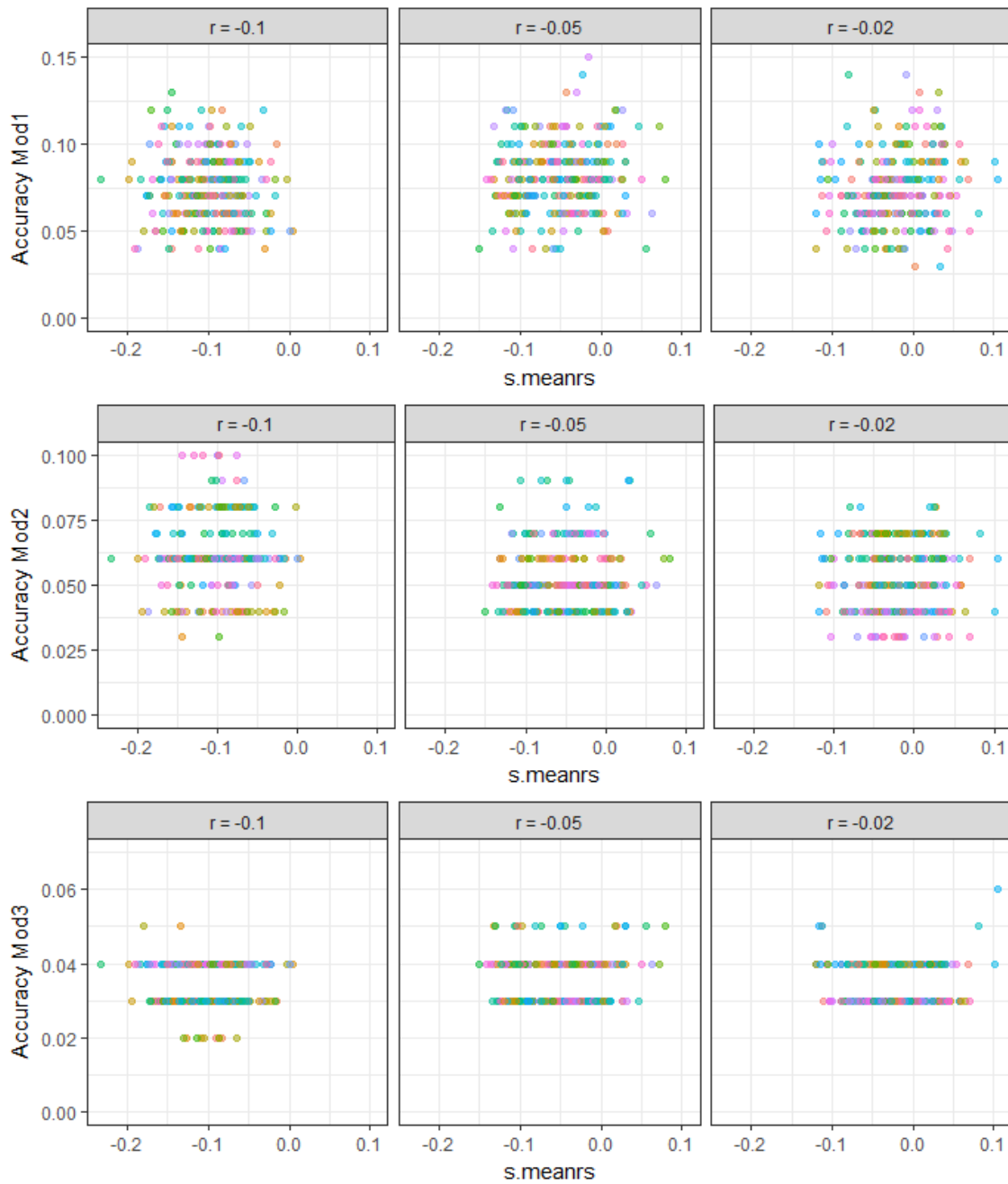
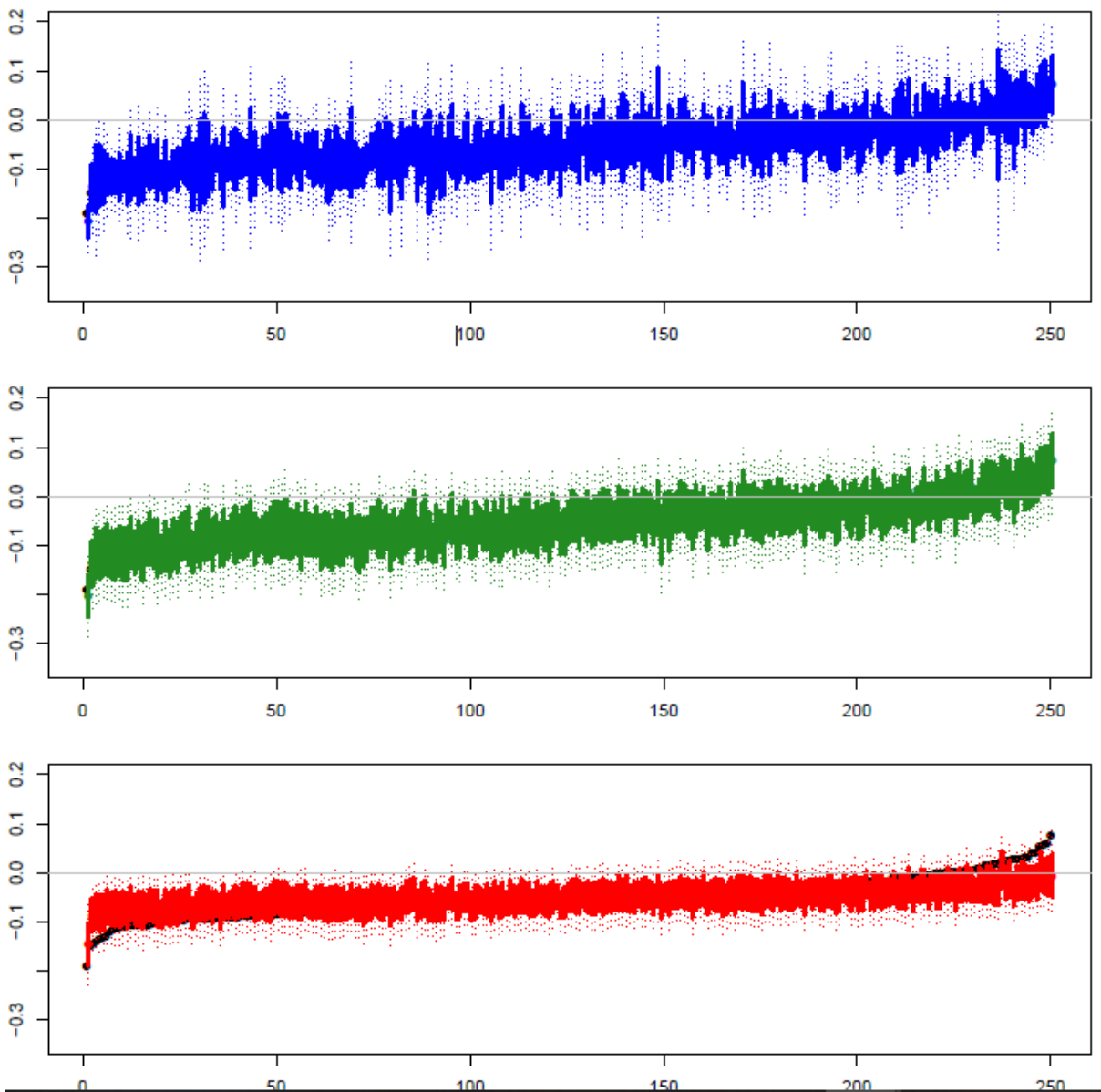
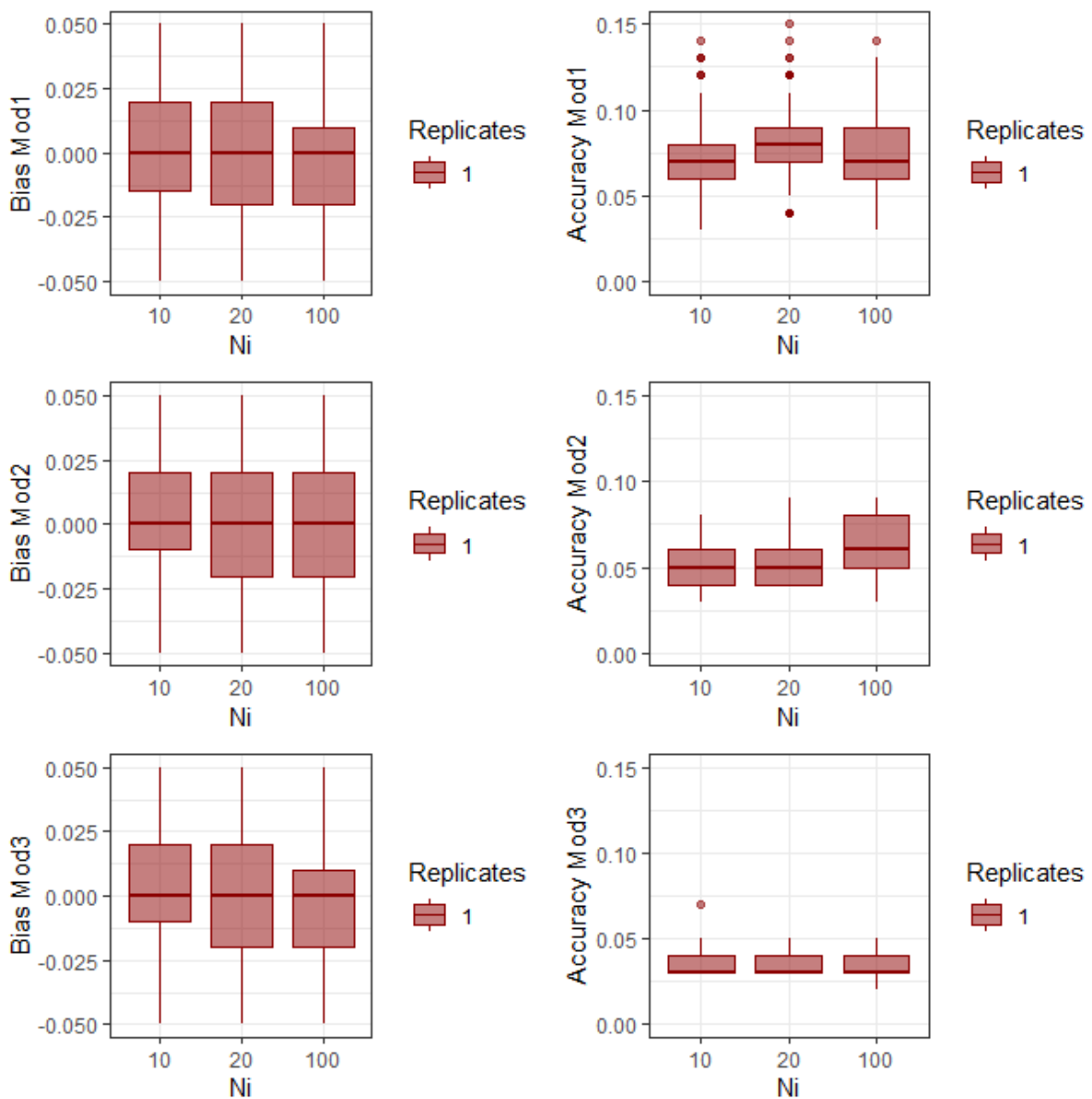


Figure 7: Posterior distribution of estimated annual mean growth rate per site. All 10 sites of the 25 iterations are sorted along the x-axis according to estimated median. In all iterations, simulated mean growth rate of the network of 10 sites was $r=-0.05$. Initial population size was of 20 individuals and visits were conducted each year during 10 years on 10 sites. A total of five visits were done every year. Observation sd was fixed to 0.20 and inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. The black line represents the estimated values for each site. The thick colored lines correspond to the 80% CI while the dotted colored lines correspond to the 95%CI. The grey thin horizontal line indicates zero, hence population stability.



APPENDIX 2: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median bias (left) and accuracy (right) for different values of initial population size ($N_i = 10, 20$ or 100). In all scenarios represented here visits were conducted once each year during 10 years for 10 sites. In all iterations, simulated mean growth rate of the network was $r = -0.05$. Observation sd was fixed to 0.20 and inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.



APPENDIX 3:

Figure 1: Simulated density of annual mean growth rates using Normal distributions, centered in -0.1 (grey), -0.05 (red) or -0.02 (blue) with two different sd values: upper half: $sd=0.05$; lower half: $sd=0.06$. The thick vertical black line indicates zero. The dotted grey lines delineates annual mean growth rates classes used in the statistical power figures.

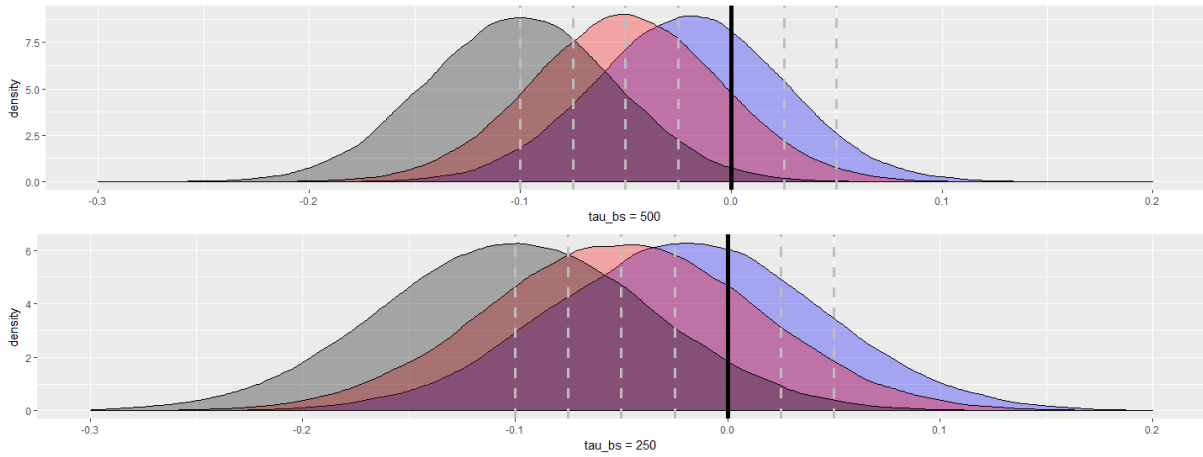
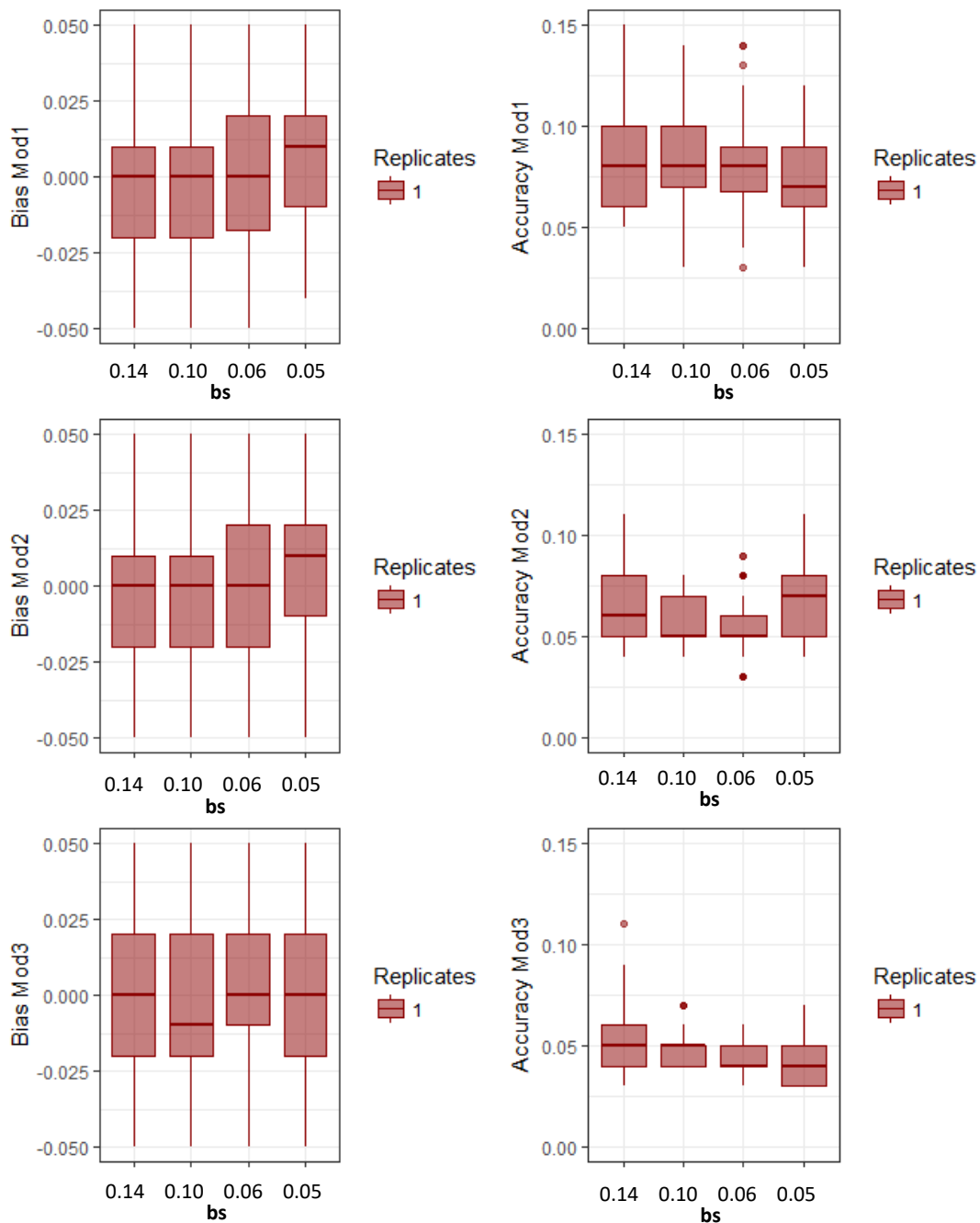


Figure 2: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median bias (left) and accuracy (right) for different values of the sd of the variability of sites mean growth rates within the network ($sd=0.14, 0.10, 0.06, 0.05$). In all scenarios represented here visits were conducted once each year during 10 years for 10 sites. In all iterations, simulated mean growth rate of the network was $r=-0.05$. Observation sd was fixed to 0.20 and inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.



APPENDIX 4:

Figure 1: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median bias for each site ($rg_{est} - rg_{sim}$) for different monitoring schemes. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. Observation sd was fixed to 0.20 and inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. For each model the three panels correspond to three different frequency of visits (f =every 1, 2 or 3 years). The x-axis specify the study length (y =5, 10 or 20). Finally colors indicate the number of replicates, i.e. of visits within the year monitored. The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

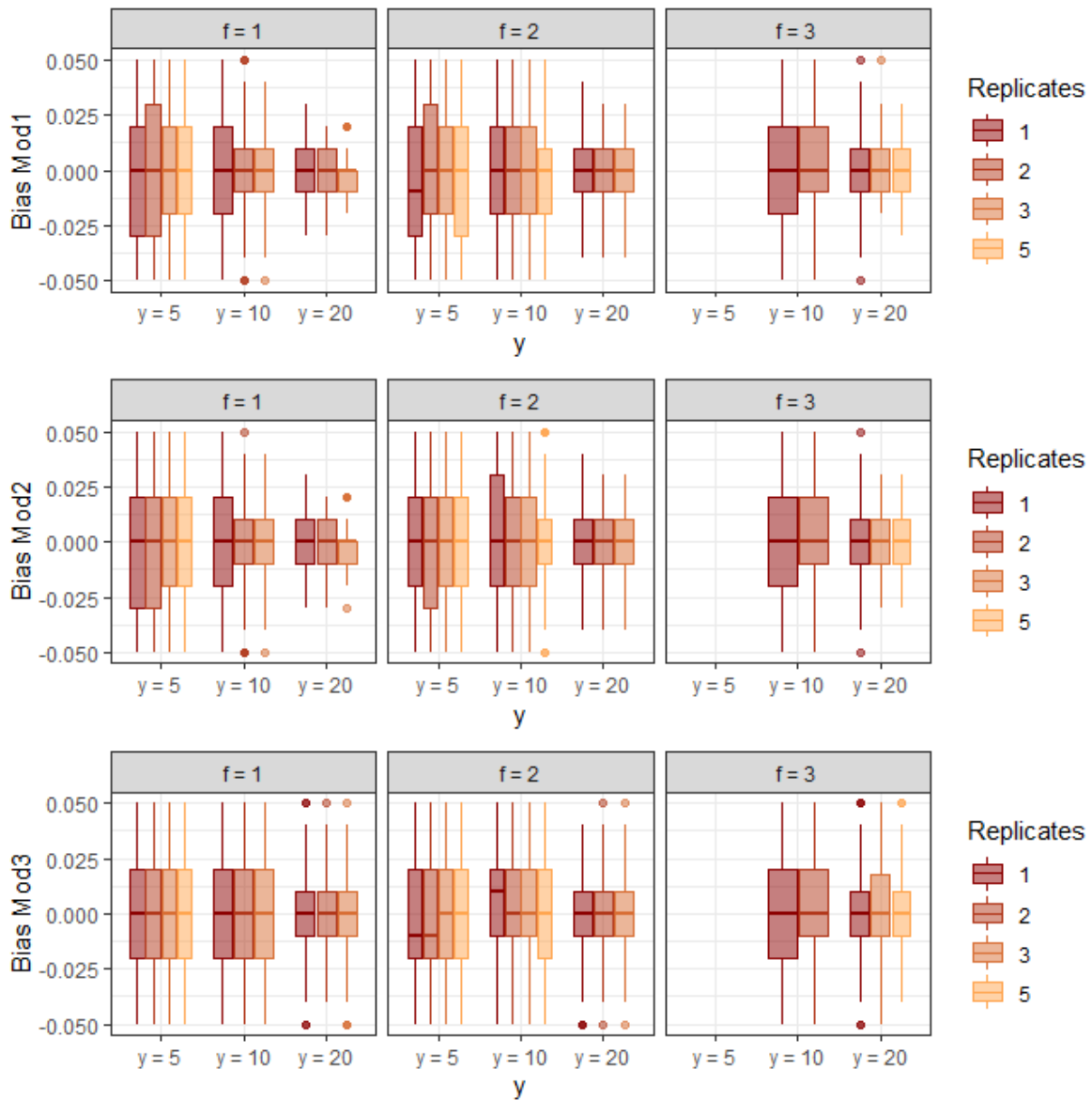


Figure 2: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median accuracy for each site for different monitoring schemes. Note that the y-axis ranges differ between models. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. Observation sd was fixed to 0.20 and inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. For each model the three panels correspond to three different frequency of visits (f =every 1, 2 or 3 years). The x-axis specify the study length (y =5, 10 or 20). Finally colors indicate the number of replicates, i.e. of visits within the year monitored. The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

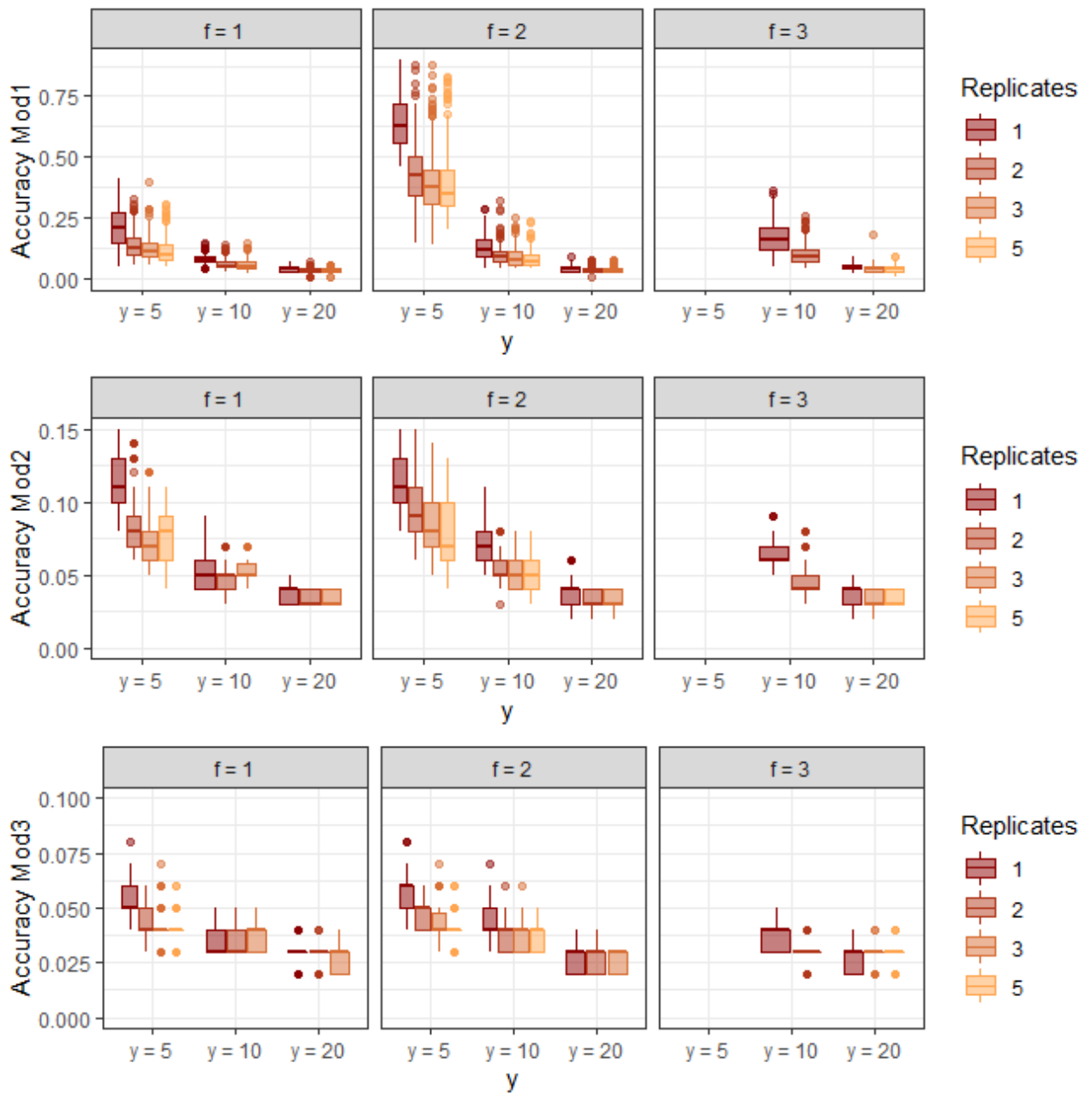


Figure 3: Statistical power to detect a decline: percentage of sites whose proportion of the posterior distribution of annual mean growth rate below zero is higher than 95%. Each square represent results from the 25 iterations of one monitoring scheme. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. Observation sd was fixed to 0.20. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The three columns correspond to different study length ($y=5, 10$ or 20 years) and the three rows to different inter-annual frequencies (one visit every 1, 2 or 3 years). Each of the nine sub-section is also divided in three columns, that correspond to different number of within year replicates ($k=1, 3$ or 5). Finally, each panel is also divided in three columns that correspond to the results from the three different models applied. The y-axis is divided in seven growth rate classes, two of them (over the black line) over zero and the other five corresponding to negative values. Colors (6 classes between 0 and 100) and numbers (percentage of sites) in the squares indicate the statistical power to detect a decline with this threshold.

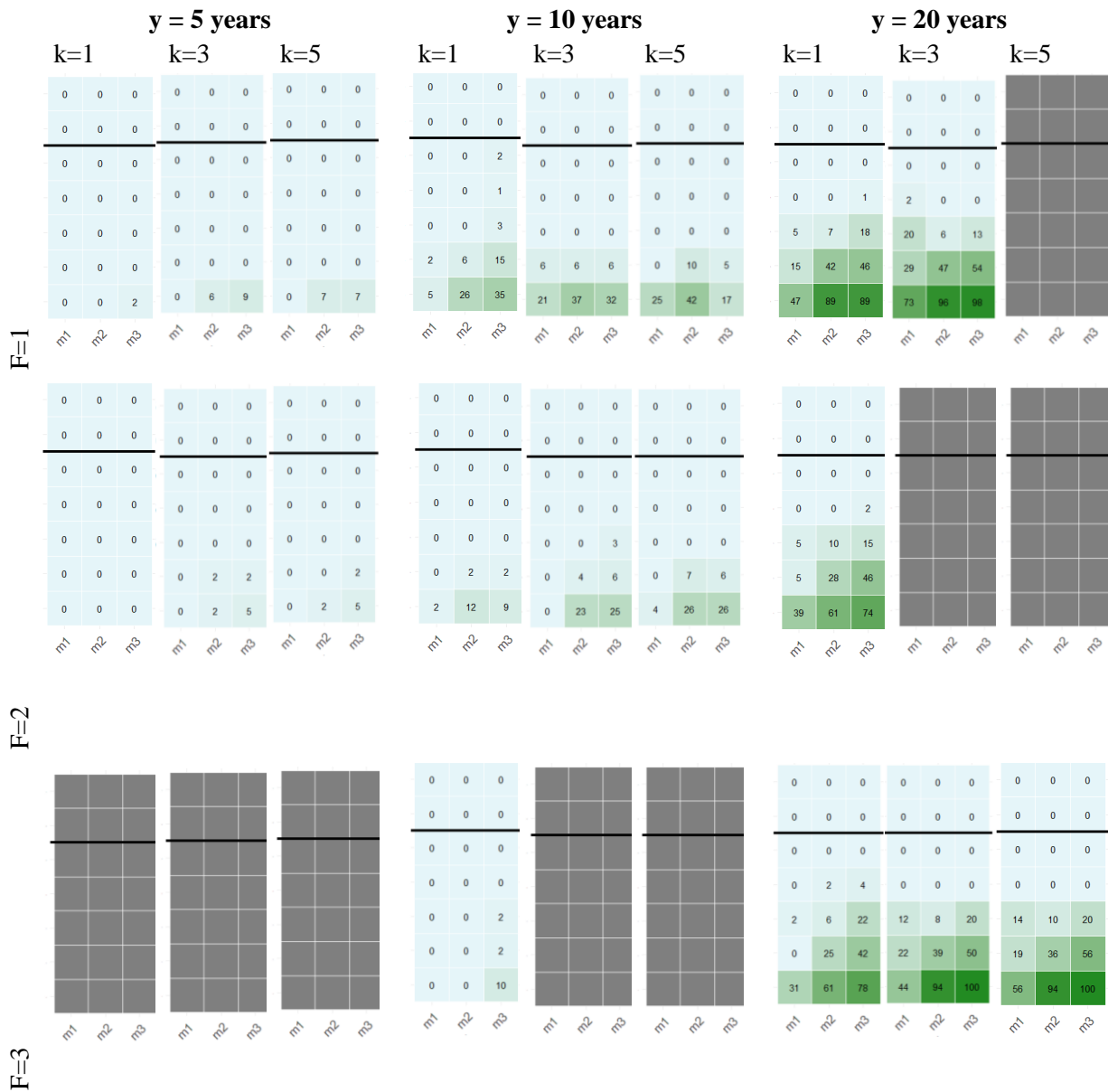
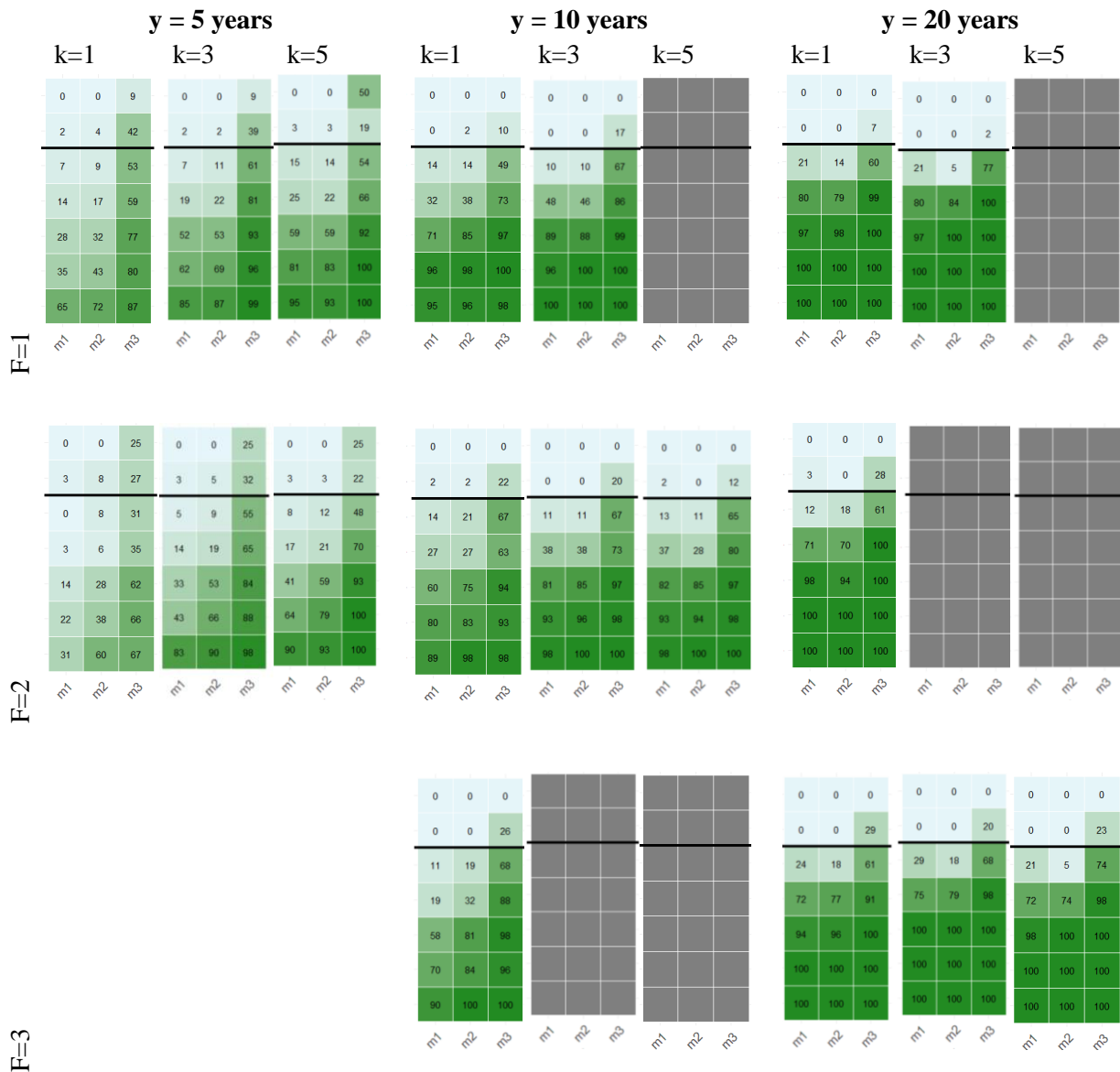


Figure 4: Statistical power to detect a decline: percentage of sites whose proportion of the posterior distribution of annual mean growth rate below zero is higher than 80%. Each square represent results from the 25 iterations of one monitoring scheme. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. Observation sd was fixed to 0.20. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The three columns correspond to different study length ($y=5, 10$ or 20 years) and the three rows to different inter-annual frequencies (one visit every 1, 2 or 3 years). Each of the nine sub-section is also divided in three columns, that correspond to different number of within year replicates ($k=1, 3$ or 5). Finally, each panel is also divided in three columns that correspond to the results from the three different models applied. The y-axis is divided in seven growth rate classes, two of them (over the black line) over zero and the other five corresponding to negative values. Colors (6 classes between 0 and 100) and numbers (percentage of sites) in the squares indicate the statistical power to detect a decline with this threshold.



APPENDIX 5: Different inter-annual variation around the median growth rate sd values.

Figure 1: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median bias for different values of simulated inter-annual sd around median growth rate ($proc=0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04$). In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. Observation sd was fixed to 0.20. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. Finally colors indicate the number of replicates, i.e. of visits within the year monitored. The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

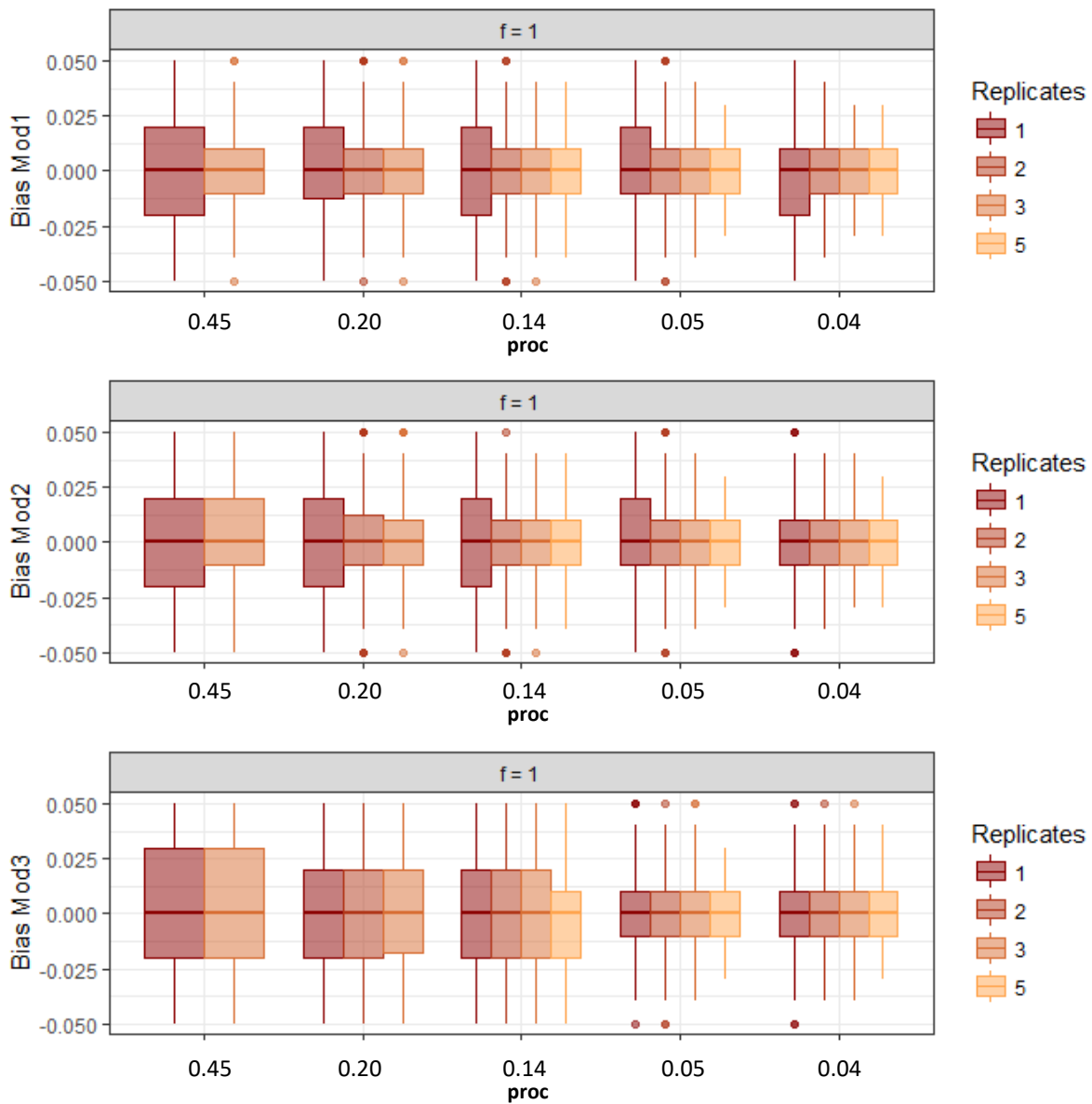


Figure 2: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median accuracy for different values of simulated inter-annual sd around median growth rate ($proc=0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04$). In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. Observation sd was fixed to 0.20. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. Finally colors indicate the number of replicates, i.e. of visits within the year monitored. The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

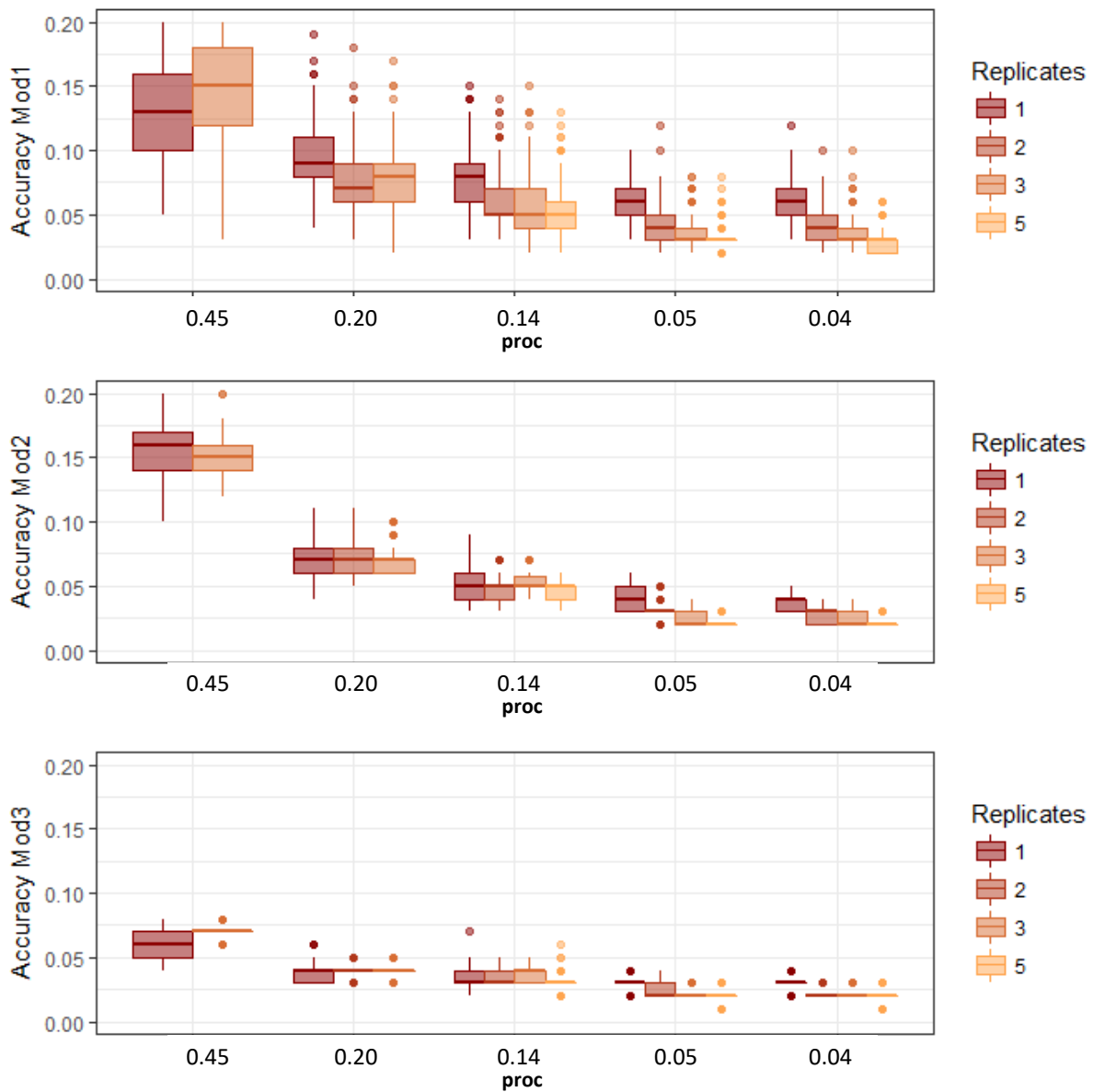


Figure 3: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median bias for different values of simulated inter-annual sd around median growth rate ($\text{proc}=0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04$). In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. Observation sd was fixed to 0.20. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. Finally colors indicate the visit frequency ($f=$ every 1, 2 or 3 years). The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

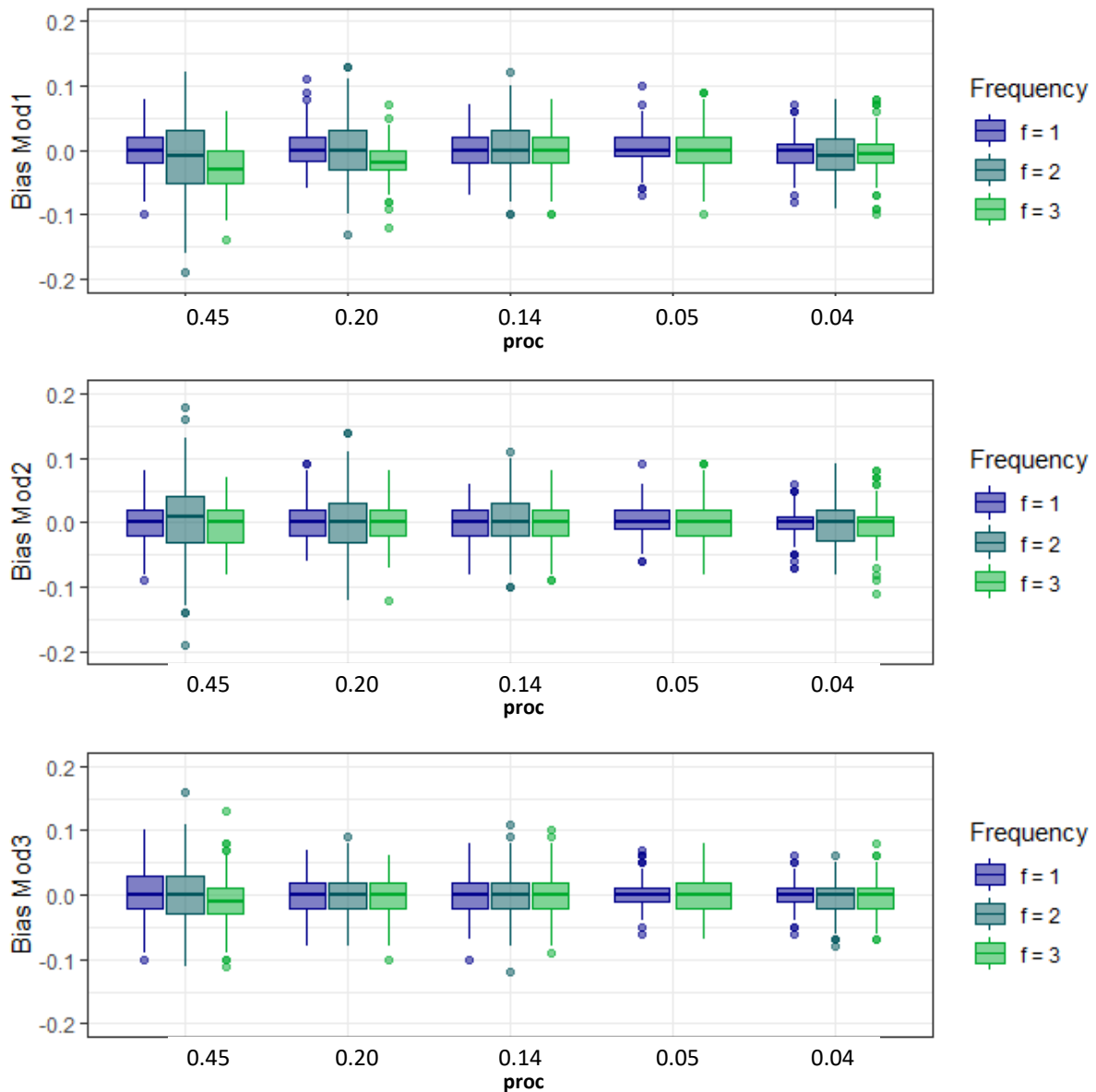


Figure 4: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median accuracy for different values of simulated inter-annual sd around median growth rate ($\text{proc}=0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04$). In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. Observation sd was fixed to 0.20. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. Finally colors indicate the visit frequency ($f=$ every 1, 2 or 3 years). The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

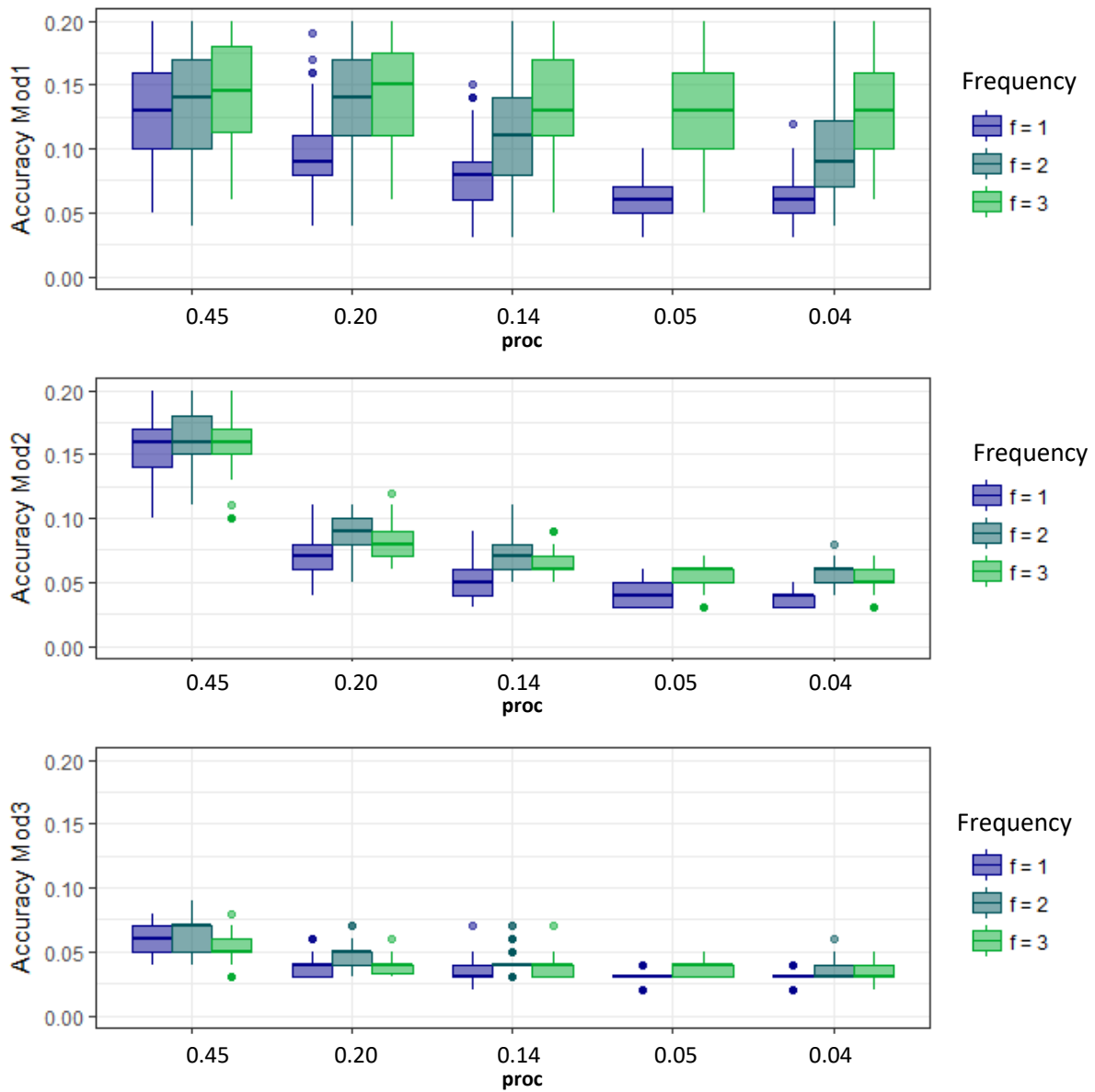
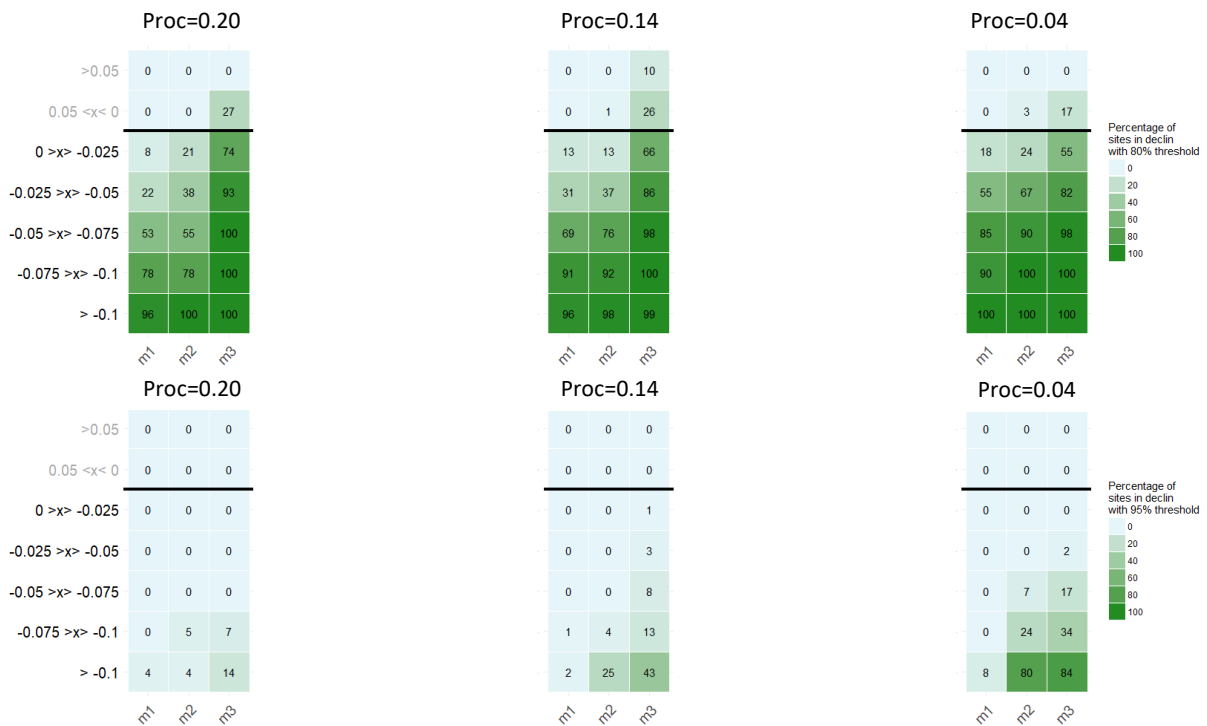


Figure 5: Statistical power to detect a decline: percentage of sites whose proportion of the posterior distribution of annual mean growth rate below zero is higher than 80% (upper half) or 95% (lower half). Each square represent results from the 25 iterations of one monitoring scheme. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals in 10 sites and visits were conducted once each year during 10 years. Observation sd was fixed to 0.20. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The three columns correspond to different values of sd of inter-annual variation around the median growth rate (proc=0.20, 0.14 or 0.04). Finally, each panel is also divided in three columns which correspond to the results from the three different models applied. The y-axis is divided in seven growth rate classes, two of them (over the black line) over zero and the other five corresponding to negative values. Colors (6 classes between 0 and 100) and numbers (percentage of sites) in the squares indicate the statistical power to detect a decline with this threshold. Grey squares correspond to growth rate classes not present in the dataset.



APPENDIX 6: Different observation error sd values.

Figure 1: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median bias for different values observation error sd ($obs=0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04$ or 0.01). In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. Inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. Finally colors indicate the number of replicates, i.e. of visits within the year monitored. The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

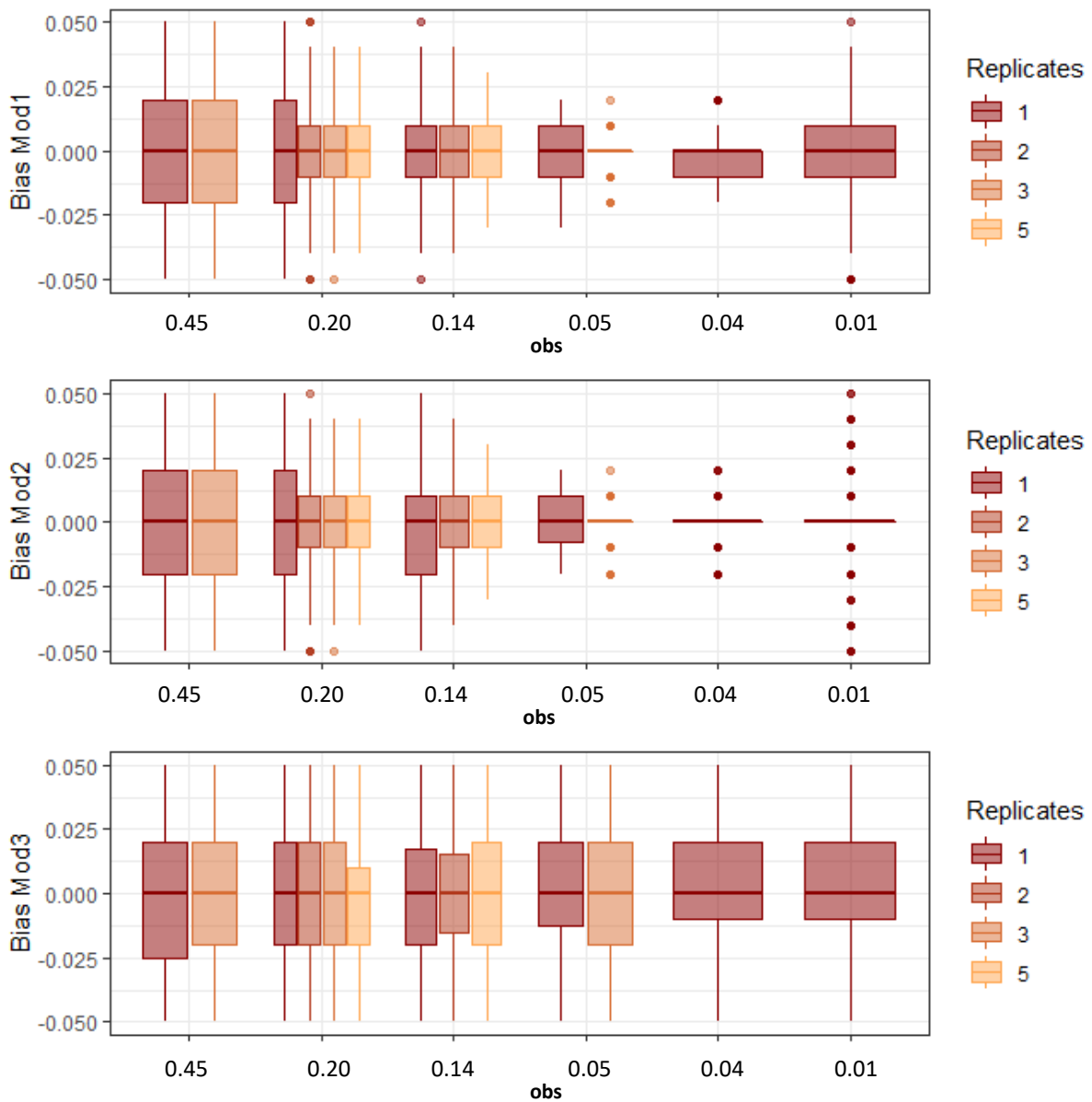


Figure 2: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median accuracy for different values observation error sd ($obs=0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04$ or 0.01). In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. Inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. Finally colors indicate the number of replicates, i.e. of visits within the year monitored. The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

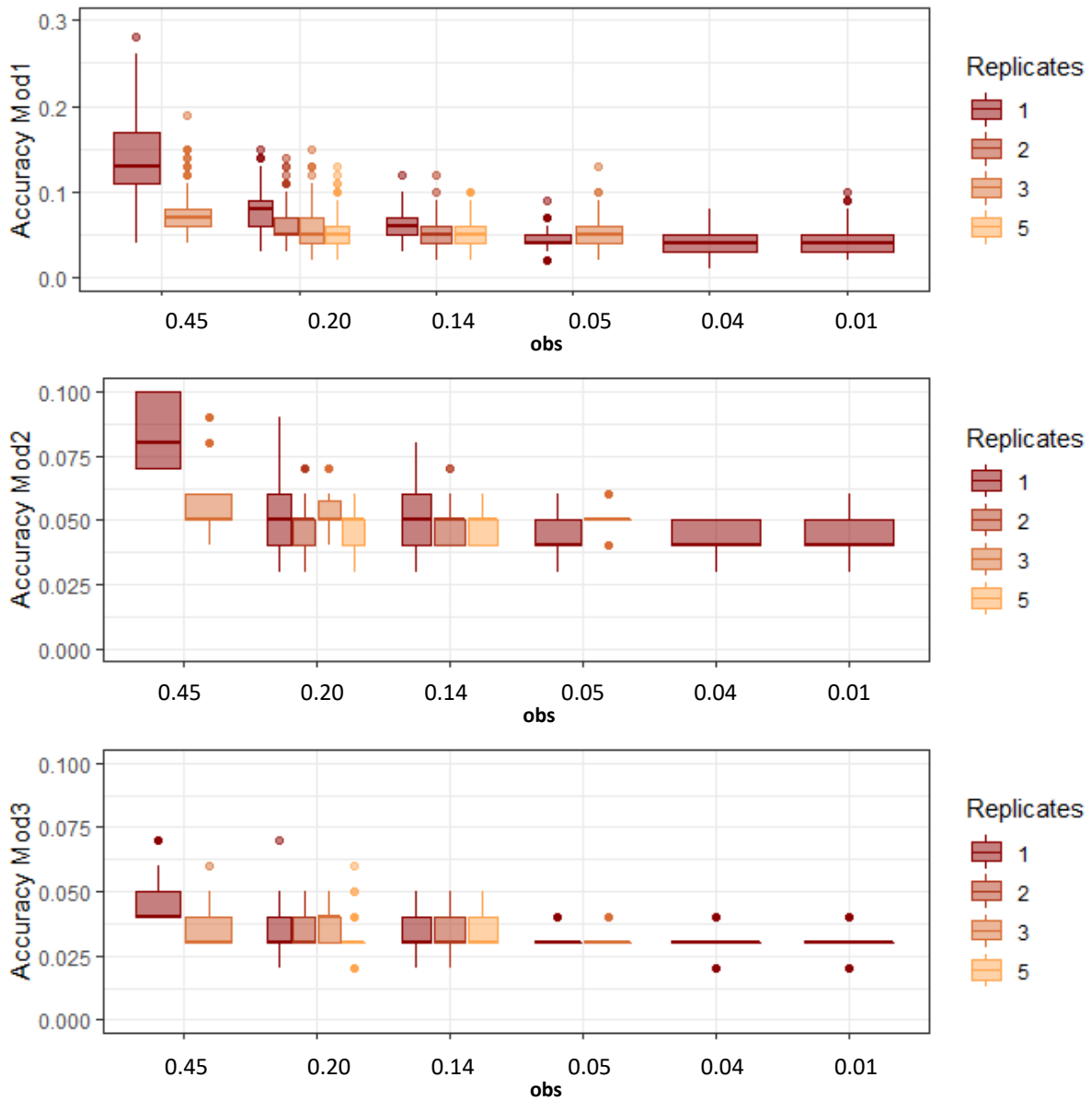


Figure 3: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median bias for different values of simulated observation error sd ($obs=0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04$ or 0.01). In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. Inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. Finally colors indicate the visit frequency ($f=$ every 1, 2 or 3 years). The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

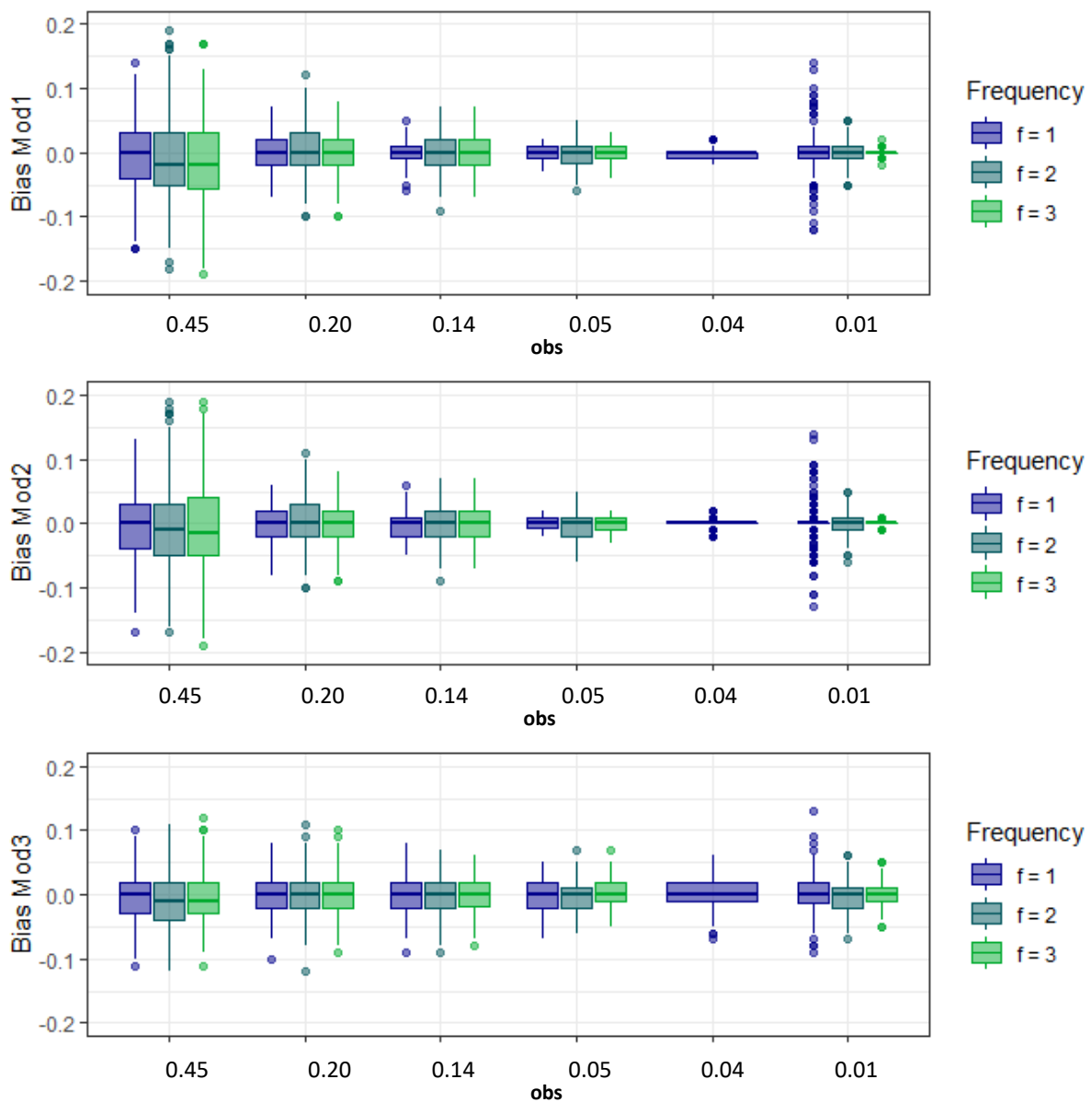


Figure 4: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median accuracy for different values of simulated observation error sd ($obs=0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04$ or 0.01). Note that y-axis ranges differ between the figures. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. Inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. Finally colors indicate the visit frequency ($f=$ every 1, 2 or 3 years). The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

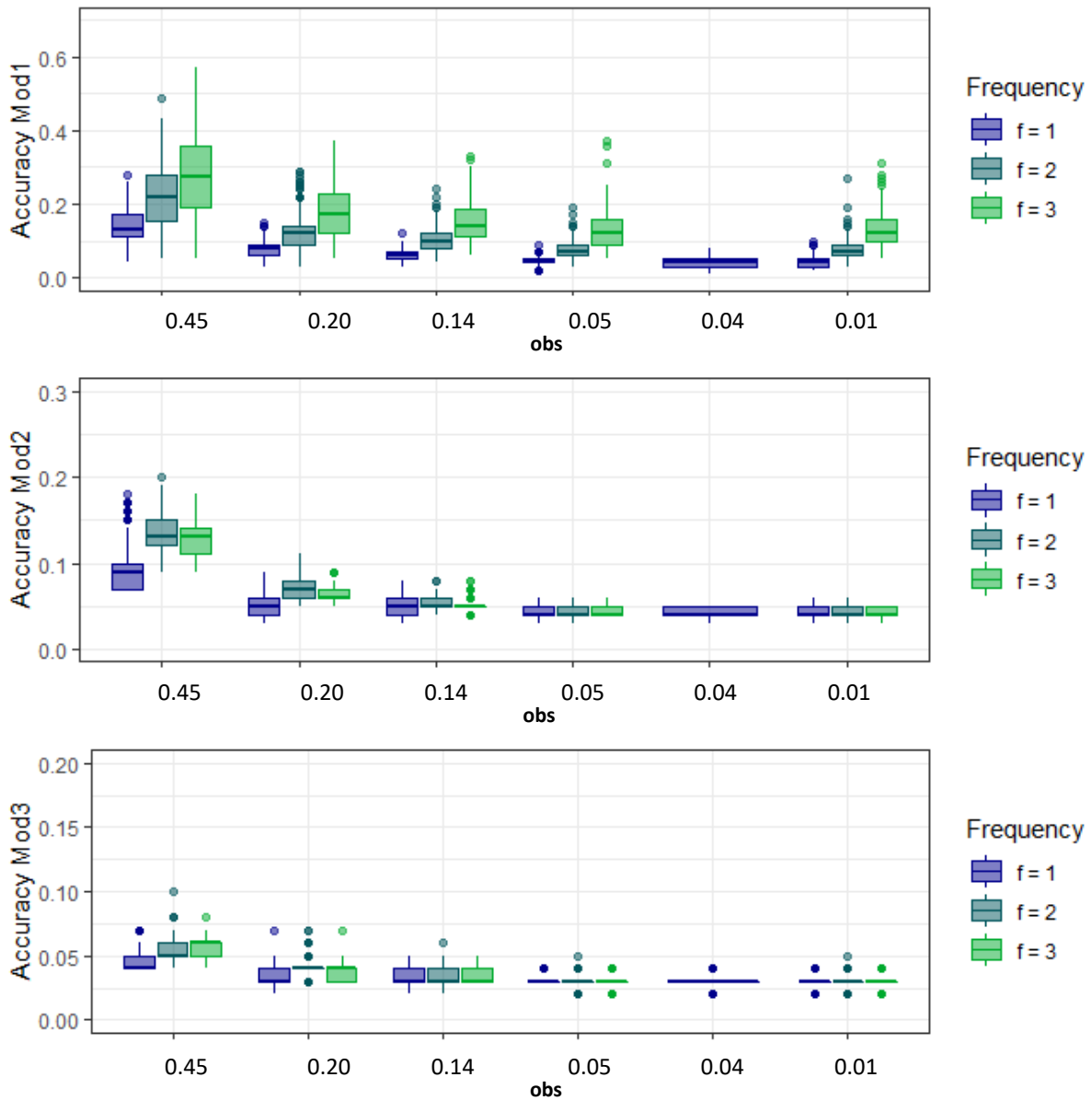
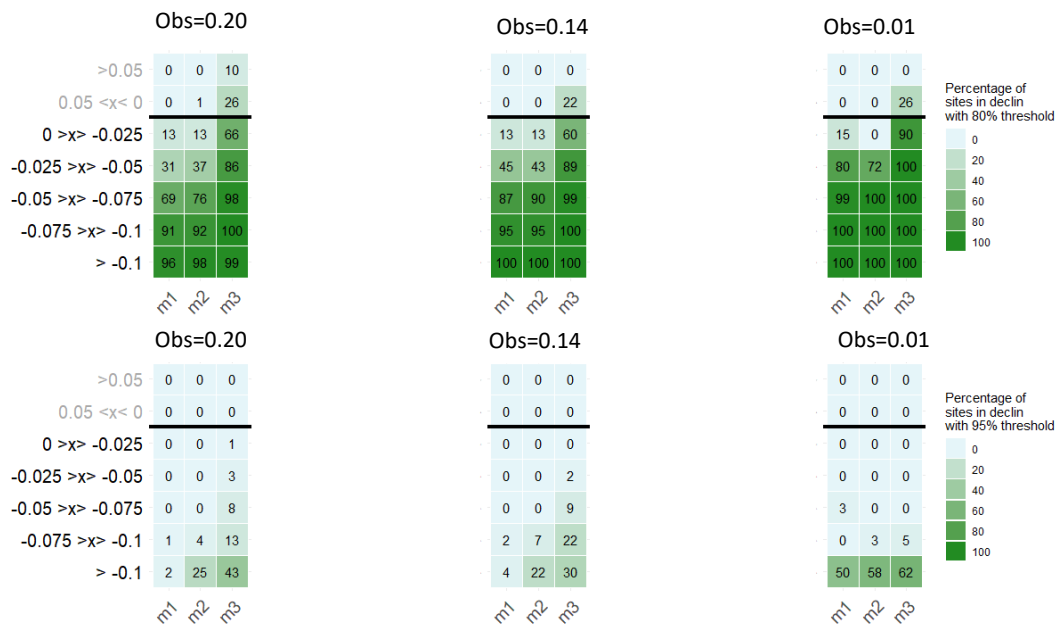


Figure 6: Statistical power to detect a decline: percentage of sites whose proportion of the posterior distribution of annual mean growth rate below zero is higher than 80% (upper half) or 95% (lower half). Each square represent results from the 25 iterations of one monitoring scheme. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals in 10 sites and visits were conducted once each year during 10 years. Inter-annual sd around median growth rate was fixed to 0.14. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The three columns correspond to different values of sd of observation error ($\tau=25, 50$ or 5000 , i.e. $sd=0.200, 0.141$ or 0.014). Finally, each panel is also divided in three columns which correspond to the results from the three different models applied. The y-axis is divided in seven growth rate classes, two of them (over the black line) over zero and the other five corresponding to negative values. Colors (6 classes between 0 and 100) and numbers (percentage of sites) in the squares indicate the statistical power to detect a decline with this threshold. Grey squares correspond to growth rate classes not present in the dataset.



PPENDIX 7: Changes in both observation error and inter-annual variation around the median growth rate sd values.

Figure 1: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median bias for different values of simulated observation error sd (x -axis and colors; $obs=0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04$ or 0.01) and inter-annual variation sd ($proc=0.45, 0.20, 0.14, 0.05$ or 0.04). In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

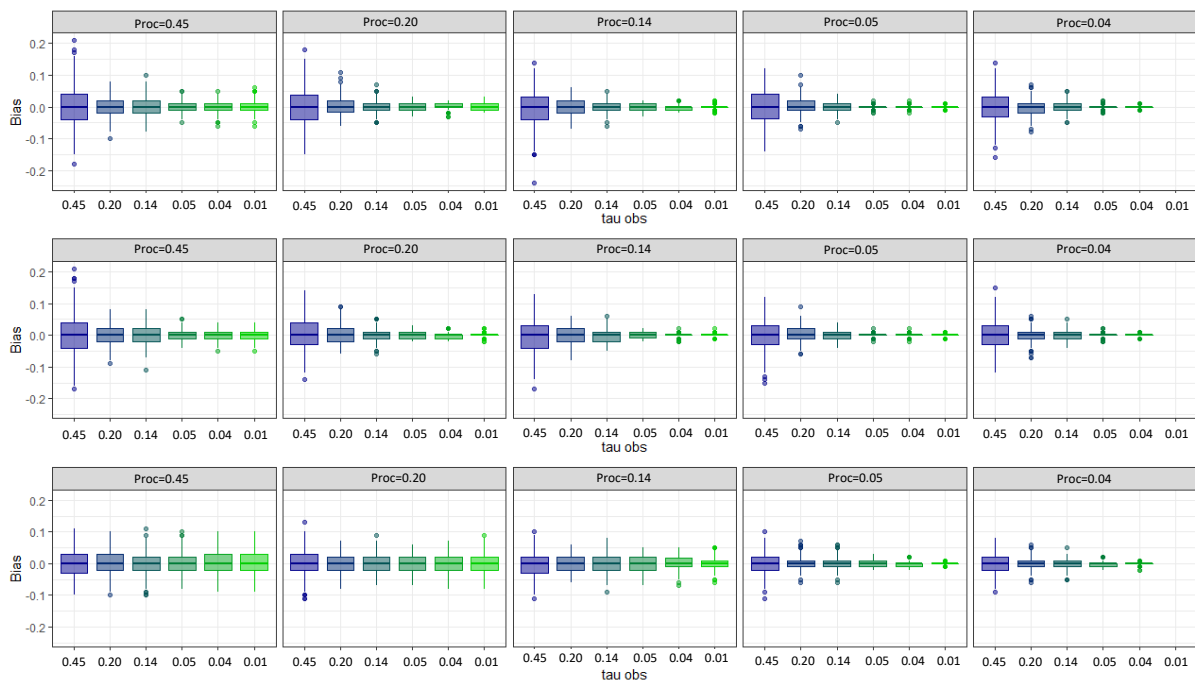


Figure 2: Boxplots showing the distribution of the 25 posterior values of estimated annual mean growth rate median accuracy for different values of simulated observation error sd (x-axis and colors; $obs=0.45, 0.20, 0.14, 0.05, 0.04$ or 0.01) and inter-annual variation sd ($proc=0.45, 0.20, 0.14, 0.05$ or 0.04). In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The top-third of the figure correspond to results from model 1, the middle-third from model 2 and the bottom-third from model 3. The rectangular boxes contain the central 50% of the posterior distribution; the heavy line in the center of each box is the median and the whiskers extend to the estimate closest to 1.5 times the interquartile range above and below the box.

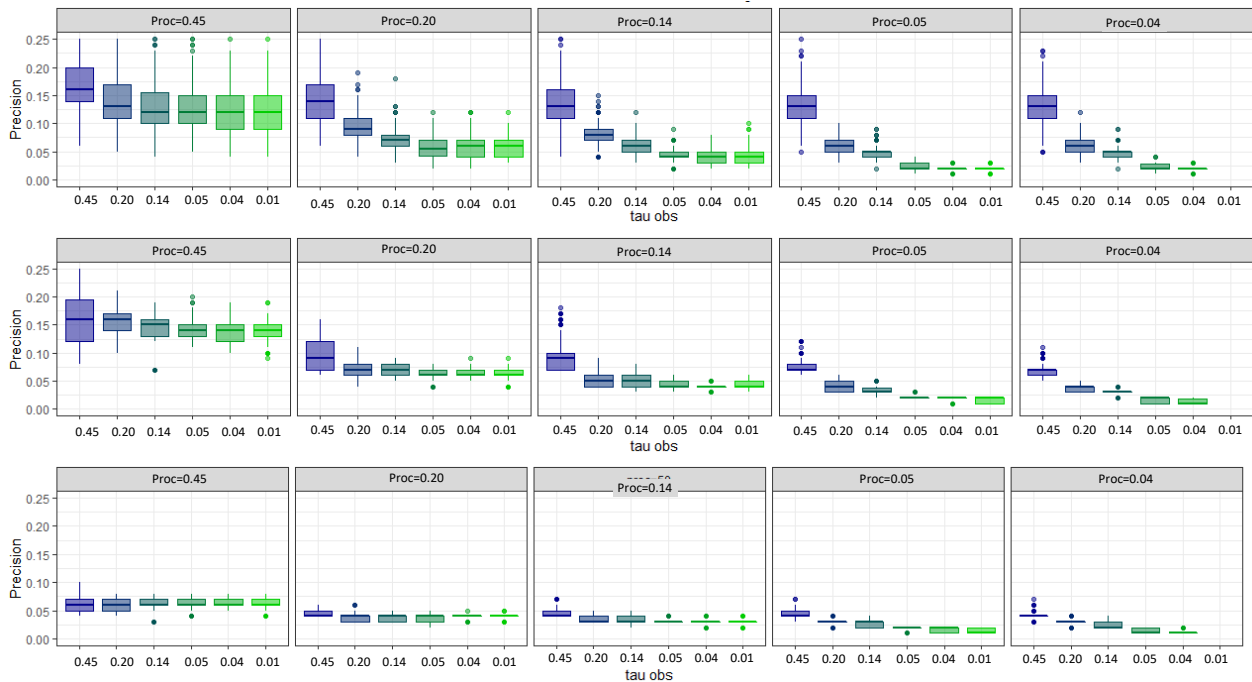
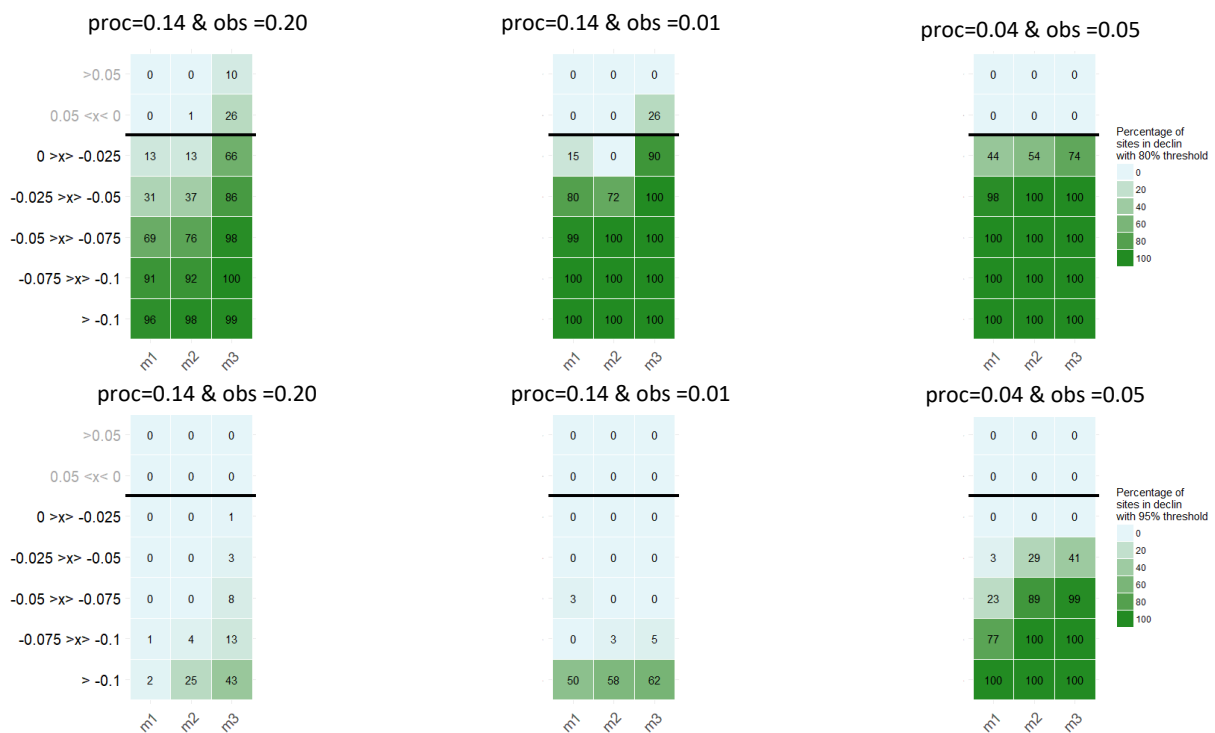


Figure 3: Statistical power to detect a decline: percentage of sites whose proportion of the posterior distribution of annual mean growth rate below zero is higher than 80% (upper half) or 95% (lower half). Each square represent results from the 25 iterations of one monitoring scheme. In all scenarios represented here, initial population size was of 20 individuals in 10 sites and visits were conducted once each year during 10 years. The sd of the variability of sites mean growth rates within the network was fixed to 0.05. The three columns correspond to different values of sd of observation error and inter-annual variation around the mean growth rate. Finally, each panel is also divided in three columns which correspond to the results from the three different models applied. The y-axis is divided in seven growth rate classes, two of them (over the black line) over zero and the other five corresponding to negative values. Colors (6 classes between 0 and 100) and numbers (percentage of sites) in the squares indicate the statistical power to detect a decline with this threshold. Grey squares correspond to growth rate classes not present in the dataset.



Discussion

Nos résultats vont dans le sens des études antérieures qui ont montré que la longueur minimale de la série temporelle nécessaire pour détecter une tendance est fortement corrélée avec la force de la tendance et la variabilité interannuelle de la taille de la population (White 2019). Ce résultat découle du fait que les déclin annuels se cumulent au cours du temps et deviennent alors plus faciles à détecter. En effet un déclin de 2% par an correspondra à un déclin cumulé de seulement 8% après 5 ans, puis 16% après 10 ans et enfin 32% après 20 ans. Nos résultats montrent qu'avec un seuil de 5% (IC à 95%), seuls des déclin cumulés de 80-90% sont détectables significativement. Avec un seuil de 20% (IC à 80%), des déclin cumulés de l'ordre de 30-40% sont détectés significativement. En utilisant le seuil de significativité traditionnel de 5 %, les données du type de celles collectées sur des espèces de galliformes de montagne ne permettent donc pas de détecter les déclin qui conduiraient à des inscriptions selon les critères de la liste rouge A1 de l'UICN. Des travaux antérieurs ont déjà souligné la nécessité de trouver, pour toutes les études de cas, un compromis raisonnable entre la significativité statistique et la significativité biologique (Hatch 2003) et de rester prudent quant aux conclusions et décisions relatives aux tendances non significatives en particulier dans un contexte d'espèces en déclin potentiel (Wauchope et al. 2019). Ces résultats plaident très fortement pour l'utilisation de seuils statistiques plus libéraux (par exemple IC à 80%) dans de telles analyses de puissance sur des espèces à fort enjeu de conservation afin de ne pas passer à côté de déclin parfois importants et de pouvoir réagir à temps. Cette option peut conduire à alarmer plus fréquemment sur des déclin qui, de fait, n'existent pas, mais cette situation semble, a priori, moins grave en conservation (même si elle peut générer des conflits sociaux importants – par exemple dans le cas d'espèces exploitées comme les galliformes de montagne) que de ne pas alerter à temps sur un risque d'extinction d'une population.

Nous avons constaté que les paramètres liés à la structure du réseau de sites modélisé avaient peu d'influence sur notre capacité à détecter les déclin. Comme notre système ne tient pas compte de l'autocorrélation spatiale des tendances, un tel résultat n'est pas complètement surprenant (White 2019), chaque site apporte en effet des informations indépendantes et non redondantes. La mutualisation des informations entre les sites, comme cela est implémenté dans les modèles 2 et 3, ne conduit qu'à une très faible amélioration de la qualité de l'estimation des variances interannuelles et observationnelles. Par ailleurs, la structure du

modèle 3 tend à forcer les estimations de chaque site à se rapprocher de la moyenne du réseau, et les tendances de chaque site sont donc biaisées. Cependant ce modèle 3 est celui qui fournit la meilleure puissance statistique notamment en ce qui concerne la tendance moyenne à l'échelle du réseau. Dans le contexte d'une espèce à très faible autocorrélation spatiale comme la nôtre, ce résultat est très intéressant car il offre l'alternative de se concentrer sur le diagnostic des tendances de la population à grande échelle de manière plus précise si la sélection des sites est basée sur un plan d'échantillonnage rigoureux (et aléatoire). Cette approche ne permet pas de fournir des estimations de tendances fiables pour chaque gestionnaire de site mais permet de conclure avec une bonne puissance statistique et une bonne précision à l'échelle du réseau.

Un résultat majeur de notre étude est que nous avons trouvé une très faible influence de l'effort de suivi (en termes de nombre de passages intra-annuel ou de fréquence interannuelle des passages) sur la puissance statistique après 20 ans de suivi, durée d'étude nécessaire pour commencer à détecter des déclin significatifs. Comme le montrent de plus en plus d'études, les séries chronologiques à long terme restent essentielles pour obtenir des estimations fiables des tendances (Magurran et al. 2010, Horswill et al. 2018). Dans le cas des espèces dont les abondances présentent une forte variabilité interannuelle et une faible autocorrélation spatiale, notre résultat suggère qu'il faut viser un suivi à long-terme, en réduisant éventuellement les efforts annuels pour espérer détecter des tendances significatives. Bien qu'un effort supplémentaire puisse apporter une certaine amélioration des estimations à court terme (5 ou 10 ans), correspondant en fait davantage aux échelles de temps des suivis et aussi des financements dans le monde de la gestion et de la recherche aujourd'hui (White 2019), nos résultats suggèrent que cela ne donnera pas des tendances aussi précises que la surveillance à long terme. Comme il l'a déjà été noté précédemment, les tendances deviennent significatives quand le déclin cumulé est suffisamment important pour surpasser les variances temporelles des taux de croissance et celles du processus d'observation.

En dernier lieu, nous avons examiné l'influence sur la puissance statistique des variances d'observation et interannuelles des taux de croissance pour une durée d'étude intermédiaire de 10 ans. Nous avons constaté que la réduction de chaque paramètre de variance séparément n'améliorait que faiblement la puissance statistique, avec un effet plus important de la réduction de la variance d'observation. De nombreux travaux portent sur la manière dont la diminution de la variance d'observation peut conduire à de meilleures estimations des paramètres, ainsi que sur l'anticipation des conséquences possibles d'une mauvaise hypothèse

de structure d'erreur sur de potentiels biais dans les estimations (Gerber and Kendall 2017, Conroy et al. 2018). Malgré tous ces éléments, il est important de noter que nous n'avons réussi à atteindre une puissance statistique satisfaisante après 10 ans de suivi seulement lorsque les deux variances étaient extrêmement faibles, ce qui ne correspond pas au cas des espèces de galliformes de montagne étudiées dans le chapitre 2 et probablement pas non plus aux autres espèces de galliformes de montagne. Une plus grande standardisation dans les relevés de terrain ne semble donc pas être en mesure de changer radicalement la donne en termes de puissance statistique.

En conclusion, notre étude a mis en évidence notre très faible capacité à détecter les déclin pour les espèces présentant une forte variabilité interannuelle de l'abondance, une variance d'observation élevée et l'absence d'autocorrélation spatiale des tendances comme c'est le cas des deux espèces de galliformes étudiées dans le chapitre précédent. Pour ces espèces, atteindre une puissance statistique satisfaisante restera difficile quel que soit l'effort consenti et nécessitera des séries chronologiques à long terme (>20 ans). Cependant, une option pour avancer dans ces suivis, sans se focaliser uniquement sur la puissance statistique, consisterait à s'intéresser à la force de l'effet (l'estimation du déclin) plutôt qu'à la puissance statistique en soi. En effet, nos résultats montrent que, malgré leur faible précision, les tendances spécifiques aux sites ne présentent que peu de biais et seraient donc interprétables dans le contexte de la gestion. En d'autres mots, l'estimation de la tendance, bien que bruitée, a toutes les chances de nous indiquer le signe correct de la tendance même si l'intervalle de crédibilité autour de cette estimation recoupe zéro. En outre, dans le cas des espèces vulnérables, la conséquence de conclure à une stabilité dans le cas d'un déclin, même léger peut avoir de graves conséquences en termes de conservation ; en effet, ces espèces ont très peu de chances de voir leur abondance augmenter à nouveau suite à une erreur de gestion (Taylor and Gerrodette 1993). Une deuxième approche consisterait à s'appuyer sur plusieurs indices complémentaires de l'état des populations, pour mieux comprendre la dynamique des populations dans le temps et dans l'espace (Possingham et al. 2000, Morris et al. 2002), comme cela a été fait récemment pour plusieurs espèces en utilisant des modèles de distribution ou d'occupation du site, des modèles de survie et de fécondité (Zipkin and Saunders 2018) ou des approches basées sur les traits (Arkilanian et al. 2019).

Discussion générale

Rappel des résultats principaux de la thèse

Ce travail de thèse visait à contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes par lesquels les changements globaux impactent les écosystèmes montagnards. Les montagnes sont des milieux riches en biodiversités, dont les forts gradients altitudinaux sur de faibles distances sont associés à une forte hétérogénéité spatiale des conditions environnementales locales (Hoorn et al. 2018). Si la biodiversité a été jusque ici plutôt bien préservée du fait de la faible accessibilité des milieux d'altitude, les prédictions concernant les changements climatiques en cours suggèrent des changements particulièrement rapides en milieux montagnard comparés à ce qui est attendu pour les écosystèmes de plaine (Beniston 2003). Comprendre quels seront les effets de ces changements de conditions environnementales, ainsi que les possibles interactions avec les pressions anthropiques déjà présentes (changements de régime des pâturages, Chemini and Rizzoli 2014 ; activités de loisirs, Arlettaz et al. 2015 ; exploitation, (Hilborn et al. 1995, synthèse Martin 2001a) sur les communautés liées au milieu montagnard est nécessaire pour identifier des bras de levier pertinents au maintien d'un bon état de conservation des espèces et de ces écosystèmes (Kollmair et al. 2005).

Pour étudier ces questions, nous avons utilisé comme modèle d'étude le groupe des galliformes de montagne, que l'on retrouve aux différentes tranches d'altitudes et qui présentent des caractéristiques démographiques et écologiques très variées. Ces espèces, outre leur double statut à la fois prioritaires en terme de conservation et chassables (Annexe 1&2 Directive Oiseaux), sont considérées comme bien représentatives des pressions que subissent ces milieux d'altitude et on s'attend à une réponse plutôt forte de leur part aux différentes pressions associées (Chamberlain et al. 2016). Dans ce travail, nous nous sommes appuyés sur des données préexistantes issues du suivi des populations effectué par l'Observatoire des Galliformes de Montagne, avec l'objectif d'améliorer notre connaissance de la dynamique des populations de ce groupe d'espèce et d'apporter de nouveaux éléments de réflexion quant à l'approche générale utilisée pour essayer de comprendre comment ces espèces sont impactées par les changements globaux.

Le premier chapitre de cette thèse a permis de faire ressortir, en premier lieu, le manque de données dans la littérature concernant les traits démographiques des galliformes dans leur ensemble, bien que de nombreuses espèces soient à ce jour exploitées. Si les traits morphologiques sont bien connus, le nombre d'espèces pour lesquelles ont été estimés les paramètres démographiques, et en particulier les probabilités de survie, est très faible. Les données disponibles ne permettent pas d'atteindre un niveau de couverture suffisant du groupe pour mener à bien une analyse comparative interspécifique, inférer des valeurs de paramètres démographiques pour les espèces où les données manquantes comme cela pu être fait sur d'autres groupes (Devineau 2007b) et aboutir à des recommandations concrètes de gestion comme par exemple la définition de taux de prélèvements soutenables.

La comparaison intra-spécifique des stratégies démographiques chez le lagopède alpin nous a permis de montrer que les populations françaises de montagnes se situent à l'extrémité « lente » d'un gradient de stratégies démographiques rapide-lent au sein même de cette espèce. Ce résultat montre qu'il n'est pas possible de s'appuyer uniquement sur la littérature disponible pour les populations nordiques de ces espèces pour comprendre comment les pressions agissent sur les populations en milieux montagnards et envisager des actions de conservation. Par ailleurs, la comparaison à l'échelle nationale de deux populations alpines (Alpes et Pyrénées) nous a permis de montrer de fortes disparités dans les trajectoires démographiques de ces populations malgré une stratégie démographique comparable. Ce résultat s'explique par de fortes différences au niveau du succès reproducteurs dans les deux massifs. Un enjeu majeur est donc de réussir à faire le lien entre ces fortes hétérogénéités des traits démographiques et les conditions environnementales à la fois régionales et locales chez cette espèce en particulier mais aussi probablement chez les galliformes de montagne, voire même les oiseaux de montagne en général (Scridel et al. 2018).

Le second chapitre nous a permis de mettre en évidence, cette fois-ci pour le tétras lyre, une influence forte des conditions climatiques et phénologiques sur les tendances de populations ces dernières décennies. En revanche, bien que l'on suspecte un effet négatif fort de la chasse et de l'installation des domaines skiables des années après-guerre jusqu'aux années 1980 sur les dynamiques de ces populations, ces facteurs anthropiques ne semblent plus jouer qu'un rôle modéré dans la dynamique actuelle des populations de tétras lyre alpines. Par ailleurs, ce chapitre a mis en évidence une forte hétérogénéité spatiale des tendances des populations tant pour le tétras lyre que pour le lagopède alpin suggérant un effet fort des conditions locales plutôt que des facteurs synchronisant à l'échelle de massifs. Enfin lors de la phase de

construction des variables environnementales à tester, nous avons pu constater la faible disponibilité et qualité de données climatiques et de celles liées aux activités humaines en montagne, faible disponibilité qui rend difficile, voire illusoire, l'idée de pouvoir appréhender finement les changements environnementaux en cours et leurs impacts sur la dynamique des espèces dans ces systèmes aussi hétérogènes dans le temps et l'espace.

Les résultats de nos deux premiers chapitres mettent ainsi en lumière une difficulté majeure intrinsèquement liée aux galliformes de montagne : présentant des démographies intermédiaires, ces derniers sont susceptibles de voir leur populations répondre localement à la fois à des facteurs impactant leur survie mais aussi leur reproduction et sont donc probablement sensibles à une multitude de pressions telles que des événements météorologiques particuliers et/ou à des modifications locales d'habitats. Cette caractéristique explique sans doute l'hétérogénéité des tendances observées et des paramètres démographiques, pour le lagopède alpin dans le chapitre 1, pour le tétras lyre et le lagopède alpin dans le chapitre 2 et pour trois espèces (lagopède alpin, tétras lyre et perdrix bartavelle) dans l'étude des populations italiennes présentée en Annexe 2-2 à laquelle j'ai pu contribuer.

En outre, un élément prépondérant mis en avant par les différentes analyses réalisées ci-dessus a été la très faible précision dans l'estimation des différents paramètres de dynamique des populations. Dans le chapitre 1, si la trajectoire démographique obtenue pour le lagopède alpin dans la population alpine indique un déclin prononcé, la forte incertitude autour de la moyenne proche de 1 obtenue pour la population pyrénéenne ne permet pas de conclure à une éventuelle stabilité. De la même façon, l'incertitude autour des tendances des effectifs site par site estimées dans le chapitre 2 s'est avérée très élevée pour presque tous les sites, ne nous permettant pas d'aboutir à des conclusions tranchées sur les trajectoires de ces populations.

Le troisième chapitre, qui repose sur des simulations, a permis de confirmer cette faible capacité à détecter un déclin « significatif » (au sens statistique) en se basant sur de telles séries de comptages, dans le cas d'espèces difficile à compter et caractérisées par une faible autocorrélation spatiale qui se combine à une forte variabilité interannuelle des effectifs, deux caractéristiques qui peuvent s'expliquer par la forte hétérogénéité des conditions environnementales en montagne et une stratégie démographique intermédiaire (espèces sensibles à la fois aux changements de survie et de reproduction) comme expliqué précédemment. Ce chapitre a permis de confirmer la nécessité, pour les galliformes de

montagne, d'un suivi à long terme d'au moins 20 ans, si l'on veut connaître avec précision comment évoluent les effectifs. Nos résultats ont montré une très faible amélioration de la puissance statistique lorsque le nombre de réplicats temporels augmente, suggérant de privilégier un suivi à intervalle de temps important sur le long terme plutôt que de passer tous les ans sur le court terme. Par ailleurs, le modèle focalisant sur les tendances à l'échelle régionale plutôt que site par site a abouti à des estimations plus précises. Ces résultats soulèvent de nombreuses questions en termes de gestion et de suivi des populations, qui sont souvent mis en œuvre plutôt sur des termes assez courts du fait des contraintes administratives et financières (évaluation des plans de gestion, financement sur réponse à des appels d'offres). Par ailleurs, on peut envisager qu'en 20 ans, temps nécessaire pour bien estimer les tendances, les pressions ont largement évolué, les enjeux de gestion également, de même que les trajectoires locales des populations. La comparaison de différents modèles a en outre soulevé la question de l'échelle d'étude, à savoir quel compromis faire entre échantillonnage spatial et temporel ? Faut-il favoriser un suivi régional précis, au détriment de l'étude locale du lien avec des facteurs explicatifs, ou des suivis locaux associés à plus d'incertitudes ne permettant pas de transférabilité à plus large échelle ?

Nous reviendrons dans la suite de cette discussion sur les différents verrous identifiés grâce à ce travail et détaillerons les pistes envisagées pour pallier certaines des difficultés soulevées. La première partie aura pour vocation de discuter nos résultats et observations dans un contexte plus large des mécanismes par lesquels les changements globaux influencent la biodiversité en montagne et de la pertinence des différents outils à notre disposition pour appréhender cette question. Enfin, la seconde partie se concentrera plus particulièrement sur notre retour d'expérience concernant le suivi de la dynamique de populations des galliformes de montagne en France.

Comprendre les mécanismes par lesquels les changements globaux influencent la biodiversité en montagne : une tâche complexe qui nécessite de croiser les approches

Des prédictions difficiles compte tenu de la forte hétérogénéité des conditions environnementales en milieux montagnard

Les prédictions des modèles climatiques prévoient pour les années à venir une augmentation des températures et des changements forts dans les régimes de précipitations, plus accentués en milieu montagnards qu'en plaine (Beniston 2003, Hoorn et al. 2018). L'impact sur les habitats et les réseaux trophiques de ces modifications sont néanmoins difficiles à prédire, du fait de la complexité topographique et des diversités de microclimats en montagne (Beniston 2006).

Les travaux du chapitre 2 ont montré une association forte, pour les tendances à long terme et pour les variations interannuelles du taux de croissance, entre la dynamique des populations de tétras lyre et les conditions météorologiques ainsi que les indices de phénologie. Néanmoins, la forte hétérogénéité des conditions climatiques locales en montagne est à l'origine de tendances locales très variées, sans que de grands patrons spatiaux puissent être détectés.

Face à des changements de conditions environnementales, les trois réponses possibles pour un organisme sont de se déplacer, d'évoluer ou de s'éteindre (Parmesan 2006). Les différents organismes qui constituent les écosystèmes de montagne présentent des capacités de dispersion extrêmement variables, ainsi, on s'attend à des réponses découplées, des plantes et des oiseaux par exemple (Lyu and Sun 2014, Boulangeat et al. 2014, Lehikoinen et al. 2018). Si en plaine il faut parcourir d'assez longues distances pour rejoindre de nouvelles conditions environnementales, cette distance est beaucoup plus réduite en montagne du fait du gradient altitudinal (Tito et al. 2020). On s'attend alors, qu'à potentiel de dispersion égal, il sera plus facile pour une espèce de se déplacer en montagne pour suivre le déplacement de sa niche qu'en plaine. Néanmoins, aux plus hautes altitudes, comme c'est le cas du lagopède alpin, une fois le sommet atteint, il ne reste plus d'alternatives (Pernollet et al. 2015).

En parallèle de cette augmentation des températures et précipitations, l'augmentation de l'imprévisibilité des conditions météorologiques prédite en montagne présage de forts

découplages de phénologie entre les différents niveaux trophiques. De nombreuses études témoignent déjà de tels décalages observés entre le début du printemps et le pic de reproduction de certains oiseaux, ayant pour conséquence une quantité très faible de ressources disponibles pour l'élevage des jeunes (Visser et al. 2004, Ludwig et al. 2006).

La capacité des différents organismes à faire face à ces changements de conditions environnementales sera déterminée par leur plasticité sur le court terme et leur potentiel évolutif à s'adapter sur une échelle de temps plus longue (Catusse 1993, Bolnick et al. 2011, Baruah et al. 2019, Block et al. 2020). Prédire comment chaque espèce va répondre non seulement à ces changements de conditions environnementales, mais également à des variations dans la disponibilité des ressources et les régimes de prédation est de fait une des problématiques majeures de l'écologie actuellement (Harrington et al. 1999, Jahren et al. 2016, Filazzola et al. 2020) mais reste complexe à étudier, en particulier en montagne.

La faible qualité des données environnementales disponibles pour les milieux de montagne rend les études encore plus compliquées

En comparaison des agroécosystèmes de plaines, où les différents habitats sont plutôt bien cartographiés (Voir par exemple CORINE Land Cover) et la météo bien documentée (Météofrance), en montagne la quantification des conditions environnementales est beaucoup moins précise et participe à brouiller le signal et rendre difficile la compréhension des mécanismes par lesquels ces conditions influencent la dynamique des populations (Catalan et al. 2017, Scridel et al. 2018).

Tout d'abord, en ce qui concerne la précision des données climatiques à disposition actuellement, le modèle national SAFRAN de Météofrance, que nous avons utilisé dans cette thèse, est le résultat d'extrapolations par des modèles calibrés en plaine, ce qui présente de nombreuses limites en zones de montagne (où les stations sont peu nombreuses) compte tenu des nombreux microclimats liés à la topologie et aux fortes pentes. Par ailleurs, le degré de résolution spatiale de ce modèle est très faible (8km) et est alors bien en deçà des échelles de variations des paramètres climatiques en montagne. Des données plus précises concernant la couverture neigeuse et le NDVI sont disponibles grâce au produit MODIS qui se base sur des images satellitaires (Gong et al. 2015), cependant les campagnes n'ont commencé qu'à partir des années 2000 et donc trop tardivement pour pouvoir être utilisées dans l'analyse de données à long-terme comme nous en avons sur certaines espèces de galliformes. Malgré tout

de nouveaux modèles suisses calibrés spécifiquement pour la modélisation du climat en montagne, et plus particulièrement de la structure de la couverture neigeuse (notamment pour répondre à un besoin de prédiction des risques d'avalanches, SNOWPACK (Bartelt and Lehning 2002)) offrent des perspectives intéressantes. Ces modèles n'ont néanmoins pour le moment pas été appliqués aux données françaises mais cela serait a priori envisageable (Com. pers. Bavay). L'utilisation des résultats de ces modèles dans le domaine de l'écologie est récente mais permet d'étudier des mécanismes assez complexes. Une étude récente s'est par exemple basée sur ces modèles pour montrer comment les rennes modifient leur recherche alimentaire en fonction de la hauteur de neige en Laponie finlandaise (Turunen et al. 2016).

En ce qui concerne la nécessité de disposer de données d'habitat et de leurs évolutions en milieux montagnard pour comprendre leur impact sur les trajectoires des populations, bien que les experts puissent décrire de façon qualitative les changements colossaux ayant eu lieu ces 100 dernières années, il existe finalement assez peu d'outils pour les quantifier de façon précise (Fischer et al. 2008b, Chemini and Rizzoli 2014).

La cartographie actuelle des habitats proposée par le projet européen CORINE Land Cover basée sur de la photo-interprétation humaine d'images satellites (Landsat, SPOT, IRS) d'une précision de 20-25 mètres est assez peu adaptée aux échelles auxquelles nous travaillons. En effet, si elle permet de décrire à large échelle de grands patrons d'évolution, elle ne permet pas de caractériser de façon précise des mosaïques d'habitat à fine échelle qui représentent de nombreux milieux de montagne, en particulier ceux utilisés par certaines des espèces que nous avons étudiées pendant cette thèse. On peut citer notamment le cas du tétras lyre, dont le succès de la reproduction dépend d'une disponibilité à la fois de zones herbeuses et de buissons dans un environnement proche, pour accéder à la fois à une bonne quantité de ressources et d'abris pour l'élevage des nichées (Bernard 1981c).

Lorsqu'il s'agit de travailler à des échelles intermédiaires entre le site ou la région, comme par exemple celle d'un massif, l'approche par modélisation de niche est souvent utilisée, reposant dans certains cas sur des assemblages de communautés végétales (Boulangéat et al. 2014). Cette approche permet notamment de travailler à l'échelle des espèces afin de cibler plus particulièrement, par exemple, des plantes associées aux différentes phases du cycle de reproduction et de faire le lien avec des modèles climatiques actuels et futurs (Lyu and Sun 2014). De tels modèles ont commencé à être développés pour le lagopède alpin et le tétras lyre (Guegen et al. 2019), néanmoins les premiers résultats ne semblent pas être encore

suffisamment précis. Une des principales limites de cette approche est que ces modèles sont associés à des incertitudes plus ou moins fortes, qu'il est ensuite difficile de prendre en compte lorsque l'habitat est introduit comme variable explicative de la dynamique des populations.

Actuellement, une alternative très intéressante mais assez coûteuse pour décrire les habitats de façon très fine est la télédétection par laser (LiDAR). Cette technique est de plus en plus utilisée dans la littérature, notamment pour l'étude des habitats utilisés par les galliformes de montagne (Graf et al. 2009, Bae et al. 2014). Néanmoins les résultats de cette approche sont assez difficiles à interpréter, et bien que l'on ait accès à la structure de la végétation, on ne peut pas avoir accès à la composition en espèces ni à la structure du sous-bois, pourtant importantes dans le cadre de l'étude des galliformes de montagne, en particulier pour les espèces forestières (Glad et al. 2020). Enfin, cette méthode ne permet qu'une description des habitats sur des surfaces relativement petites et ne permet pas de travailler sur les habitats passés.

Les approches diachroniques permettent d'étudier l'impact de l'évolution des habitats dans le temps sur la dynamique des populations. Néanmoins, caractériser les changements dans les habitats au cours des 20-30 ou 50 dernières années avant l'existence des images satellites n'est pas une tâche facile. Tout d'abord, il faut avoir accès à des photographies ou cartographies anciennes, ces dernières étant disponibles de façon très hétérogène à la fois dans l'espace et dans le temps, ce qui nécessite un travail important de tri en amont (Muraz et al. 1999). Par ailleurs, il faut pouvoir prendre en compte l'évolution de la qualité de ces images et d'éventuelles déformations ou artefacts optiques pour que les résultats soient comparables (photographies en noir et blanc, en Infrarouge-couleur ou en couleurs) (Droesbeke et al. 2006, Bakkouch et al. 2015).

Dans le cadre d'un stage que j'ai encadré (Annexe 3), en collaboration avec la maison de la télédétection, nous avons amorcé une étude diachronique de l'habitat du tétras-lyre à partir de photographies aériennes, en se basant sur des méthodes de traitement d'images par télédétection et photogrammétrie pour caractériser la dynamique paysagère de quatre sites sur lesquels des séries de comptage sont disponibles depuis plusieurs décennies. Ce travail a permis dans un premier temps la classification de la végétation des sites en trois strates (minérale, herbacée et ligneuse). Puis, une analyse des changements de paysage a alors pu être réalisée, en effectuant des calculs du taux annuel d'expansion de chaque strate de végétation.

Un calcul de métriques paysagères, pour le moment préliminaire, a enfin permis de mettre en place des indicateurs quantitatifs pour décrire plus finement les changements de structure du paysage (nombre et surface moyenne des taches, densité de contour, etc.). Ce travail préliminaire nous ouvre de nombreuses possibilités pour étudier l'impact des changements d'habitats, notamment la fermeture des milieux, sur la dynamique de population du tétras lyre, et mériterait d'être poursuivi et décliné sur l'ensemble des sites de référence de l'OGM (48 sites) maintenant que la méthodologie est établie et que les traitements sont intégralement automatisés. Bien que cette méthode soit assez grossière (découpage en seulement trois strates de végétation) et assez coûteuse en temps de calcul, il s'agit actuellement de la seule approche à notre disposition pour décrire les habitats dans le passé et mettre en regard les changements de ces habitats avec les tendances des populations sur les sites de référence de l'OGM.

Les faiblesses principales des suivis en écologie découlent d'une définition peu précise des objectifs en amont

Le suivi des galliformes de montagne en France bénéficie à travers l'OGM d'une intelligence collective et relie des nombreux acteurs hétérogènes, aux intérêts multiples, sociaux, économiques et biologiques. L'émergence de nombreuses questions au cours des années a abouti à la mise en place de nombreux protocoles de suivis, dont les initiatives et mises en application ont eu lieu à des échelles spatiales et temporelles variables et sans nécessairement de plan d'échantillonnage.

Les résultats de cette thèse ont fait ressortir, que malgré des jeux de données qui commencent à devenir conséquents (associés donc à des efforts de terrains lourds) et de nouvelles connaissances apportées par ce travail, notre compréhension de la dynamique de population de ces espèces est encore trop faible pour répondre à la question principale qui est celle des impacts des changements globaux sur la dynamique de population des galliformes de montagne. Le suivi de ces espèces, à la fois patrimonial pour le monde de la chasse et celui de la protection de l'environnement, tend à se perdre dans ces nombreuses problématiques et souffre d'objectifs de gestion trop ambitieux ou mal définis en amont (connaître à la fois les abondances, les tendances et la sélection des habitats à l'échelle nationale). En effet, bien que de nombreuses données apparaissent comme nécessaires et incontournables pour les différents acteurs, comme c'est le cas par exemple des données de comptage au chant, la puissance statistique des estimations associées reste trop faible pour répondre aux questions initiales

(Voir chapitre 3). Pour des espèces comme les galliformes de montagne, qui sont difficiles à compter et présentent en outre de fortes variabilités interannuelles des abondances associées à une très faible autocorrélation spatiale, il est nécessaire de reposer sur des suivis effectués sur le long terme (Horswill et al. 2018), basés sur un plan d'échantillonnage construit en amont pour répondre à une question bien explicitée (Yoccoz et al. 2001). L'absence de plans d'échantillonnage spatiaux rigoureux est de même un obstacle majeur à l'utilisation de ces données pour informer sur des tendances nationales ou même régionales.

Difficultés liées à l'utilisation des abondances et tendances de populations comme indicateurs pour appréhender les changements globaux

Le diagnostic de l'état des populations repose de façon très courante sur des indicateurs à larges échelles. C'est le cas par exemple de l'indice de changement de la biodiversité (BCI, Normander et al. 2012), de l'indice Living Planet (Collen et al. 2009) ou l'indice de la liste rouge IUCN (Butchart et al. 2005). Ces indices de biodiversité rassemblent un grand nombre d'informations en une seule valeur qui est facile à interpréter non seulement par les scientifiques, mais aussi par les décideurs et le grand public (Gregory et al. 2005). Néanmoins, pour produire de tels indicateurs et que ces derniers soient pertinents, des ensembles de données volumineux et à long terme sont nécessaires (Horswill et al. 2018). Ces indicateurs sont parfois déclinés à des échelles intermédiaires, en se concentrant par exemple sur un biome en particulier (Baker et al. 2019). On peut citer par exemple les indicateurs continentaux des oiseaux des terres agricoles et du changement climatique (Gregory et al. 2005, Stephens et al. 2016), ou encore les indicateurs medwaterbirds utilisés pour les oiseaux des zones humides (Gaget et al. 2018). En ce qui concerne les zones de montagne en particulier, un indicateur continental a été proposé pour l'évolution des oiseaux de montagne en Europe du nord (Lehikoinen et al. 2018). Cependant, ces approches, qui reposent sur l'agrégation de nombreux jeux de données, présentent un certain nombre de limites. Tout d'abord, le manque de standardisation spatiale dans les données relevées peut conduire à ne pas considérer la diversité des conditions écologiques de façon homogène, ce qui peut induire de nombreux biais (Fournier et al. 2019). Par ailleurs, on observe souvent une forte hétérogénéité dans la qualité des relevés de terrain, qui est difficile à prendre en compte dans les modèles (voir par exemple chez les ongulés Putman et al. 2011). Ce manque d'une démarche commune découle notamment de contraintes logistiques, financières et politiques,

qui amènent les différents acteurs à souvent mettre en place des suivis ponctuels sur de petites surfaces, pour répondre à des besoins locaux.

Toutes ces difficultés sont exacerbées en milieu montagnard, où le suivi est de façon générale plus difficile du fait de la difficulté d'accès et de la dangerosité du terrain, qui conditionnent alors encore plus intensément la répartition des budgets. (Li et al. 2010, Imperio et al. 2013b, Martinoli et al. 2017, Lehtikoinen et al. 2018). Par ailleurs, les protocoles de suivi utilisés en plaine ont souvent besoin d'être adaptés en amont, pour prendre en compte notamment le fait qu'en montagne, la saison de reproduction des oiseaux commence quand le déneigement le permet.

Ainsi, en France en 2012 une évolution du protocole STOC (Suivi Temporel des Oiseaux Communs) mené largement en plaine a été proposée pour une meilleure adéquation aux milieux montagnards en milieu ouvert, proposée par le Parc National des Pyrénées et le CEFE-CNRS (Chiffard 2019). Notamment, les dates fixes initialement prévues dans le STOC ont été mises de côté afin de pouvoir réaliser des comptages à des périodes biologiquement comparables (en fonction du déneigement des sites). Cette évolution de protocole cherchait notamment à trouver le meilleur compromis spatial entre les différentes échelles, pour répondre à la fois aux besoins de synthèses nationales ou internationales, et aux besoins locaux notamment des gestionnaires d'espaces protégés. La solution qui a été proposée est un échantillonnage mixte à deux vitesses, certains parcours seront réalisés tous les ans, quand d'autres ne seront réalisés que tous les 4 ans. Ce plan d'échantillonnage permet notamment aux gestionnaires d'espaces naturels d'obtenir des résultats plus représentatifs localement en renforçant la couverture spatiale. Les parcours réalisés chaque année permettent de préserver l'observation des variations interannuelles d'abondance des oiseaux, une information primordiale en montagne comme nous avons pu le voir dans les travaux menés dans cette thèse.

Sur cette même logique d'échantillonnage mixte à deux vitesses, le nouveau dispositif de comptages mis en place pour le suivi du grand tétras a permis en amont d'estimer l'effort de terrain nécessaire, et sa répartition spatiale, pour permettre une estimation des abondances dans les Pyrénées basé sur un plan d'échantillonnage probabiliste (Calenge 2012). Une démarche équivalente est en cours pour le suivi du tétras lyre (à large échelle) et le lagopède alpin (à l'échelle d'un massif) et fait actuellement l'objet de tests (Montadert and Aubry 2015). Les travaux en cours sur les suivis des tendances par sites du lagopède alpin et du

tétras lyre souffrent du manque de connaissance concernant les habitats utilisés par ces espèces qui permettraient de pouvoir faire des classes d'abondances pour nourrir la démarche d'échantillonnage. Bien que le suivi des oiseaux soit particulièrement complexe en montagne, les initiatives récentes sont encourageantes car elles intègrent ces contraintes tout en développant des protocoles rigoureux, notamment en termes de plans d'échantillonnage à travers des innovations méthodologiques.

Les résultats du chapitre 3 ont montré que le modèle avec un effet aléatoire de la tendance du site autour de celle de la région atteint une bien meilleure précision au niveau de la région, au détriment par contre des estimations par sites. Ce constat illustre bien le compromis nécessaire entre les différents niveaux spatiaux d'un protocole d'échantillonnage, et la nécessité d'avoir bien précisé en amont la question scientifique à laquelle on cherche à répondre. Si l'objectif est un suivi d'une population dans son ensemble, dans ce cas, nos simulations suggèrent qu'un suivi peu fréquent, sur le long terme, sur un réseau de sites et modélisé avec l'utilisation d'un effet aléatoire sera plus adapté qu'un suivi annuel local sur quelques sites. En revanche, si l'objectif est de pouvoir, localement, faire le lien entre la dynamique de population et l'évolution des conditions environnementales de façon précise, l'approche basée sur l'effet aléatoire donne de moins bons résultats car les tendances par site sont biaisées vers la moyenne du réseau et ne peuvent alors plus être comparées aux conditions locales. Plus l'objectif est ambitieux et plus il nécessitera un monitoring lourd pour y répondre. Bien que connaître à la fois les abondances et les tendances semble indispensable à l'établissement de quotas de chasse, estimer, annuellement, l'évolution des abondances d'une espèce à l'échelle d'un pays comme la France semble malheureusement un peu illusoire pour des espèces présentant de si fortes variabilités interannuelles et de détection (Montadert and Aubry 2015).

A ces compromis d'échelle spatiale à envisager s'ajoute la question de la fréquence du suivi. Les travaux du chapitre 3 ont apporté de nouveaux éléments quant à l'utilité potentielle des réplicats intra-annuels et de la fréquence de suivi dans le cas du suivi d'espèce qui présentent de fortes variabilités interannuelles et de détection. En effet, nos travaux ont montré que la puissance statistique atteinte reste très faible, malgré des efforts de monitoring très lourds (Legg and Nagy 2006, Horswill et al. 2018). Il reste difficile de tirer des conclusions, malgré

des jeux de données qui deviennent conséquents, comme c'est le cas par exemple pour le tétras lyre dans le chapitre 2.

Il existe cependant différentes pistes pour gagner en puissance statistique grâce à l'utilisation de répliqués temporels. L'utilisation d'outils « semi-indépendants » comme les pièges photos ou la bioacoustique permettent de s'affranchir de la présence de l'observateur et restent en place sur de longues durées (Marin-Cudraz 2019). Cela peut permettre de couvrir des gradients de conditions environnementales plus larges et avoir plus de chance de détecter les individus lors des moments les plus propices. Néanmoins, de nombreux trajets sont nécessaires pour poser et récupérer les enregistreurs. Par ailleurs, cette prise de données en continu soulève d'autres questions, comme par exemple comment découper la période d'enregistrement et modéliser le processus de détection (Darras et al. 2018). Le prix encore élevé de ces dispositifs rend aussi leur déploiement à large échelle difficile (voir cependant le suivi des galliformes par une équipe chinoise en haute montagne (Li et al. 2010)). Enfin, le coût reste actuellement dépendant de la capacité des producteurs à faire du matériel suffisamment résistant pour le milieu montagnard, notamment pouvant gérer les forts vents et les chutes de neige. A noter que ces deux méthodes peuvent dans certain cas permettre la reconnaissance individuelle grâce à l'hétérogénéité de chant/plumage/pelage entre individus, ce qui pourrait offrir des perspectives intéressantes pour faire de la démographie locale mais cela nécessite généralement des traitements informatiques en aval, plus ou moins lourds selon les espèces (Marin-Cudraz et al. 2019).

Quelques alternatives aux tendances par sites comme indicateur des changements globaux et faisabilité d'application pour les galliformes de montagne

Une approche souvent préconisée pour les espèces à de faible densité (MacKenzie and Nichols 2004) consiste à étudier l'évolution de la distribution, à l'aide de données de présence et absence de l'espèce dans des quadrats au lieu de l'évolution des densités. Ce type de suivi beaucoup moins lourd que des relevés d'abondance permet de détecter des expansions ou contractions des aires de distribution, qui sont corrélées au niveaux d'abondances (Gaston et al. 2000). Pour des espèces particulièrement difficiles à compter et présentes à de faibles densités comme le lagopède alpin ou les deux espèces de perdrix, cette approche semble une alternative particulièrement intéressante, puisqu'elle permettrait, à moindre coût, de suivre

l'évolution de la répartition de ces espèces à leur marge sud en réponse aux changements globaux notamment en multipliant le nombre de sites échantillonnés tout en résolvant les difficultés liées à la forte variabilité interannuelle des densités sur de grands sites de référence. Un travail sur la définition de la taille des quadrats et sur les temps minimum d'écoute resterait à conduire mais pourrait s'appuyer sur les données déjà disponibles (relevés des heures de détection de chaque individu, distances de détection, mouvement des individus équipés par GPS au cours d'une écoute, etc).

Les approches récentes par suivis génétiques (à partir de plumes, de fèces ou d'ADN environnemental) offrent aussi des perspectives intéressantes, non intrusives, pour un accès à des informations vraiment précises concernant la position des différents individus au sein de l'aire de distribution et la connectivité entre sous populations (Mills et al. 2000). Néanmoins, ces outils restent actuellement très chers et leur application est souvent encore très locale. Une thèse est actuellement en cours en Italie sur ce sujet (Alice Fraser), elle porte sur le potentiel du suivi génétique pour le monitoring du lagopède alpin et du tétras lyre. Malheureusement les premiers résultats soulignent la difficulté de gérer des données de qualité hétérogène récoltées de façon semi-opportuniste, et la complexité de trouver les amorces adéquates. Ces travaux de thèse devraient cependant permettre d'évaluer si une telle approche est pertinente et à quelle échelle elle serait envisageable pour le suivi des galliformes de montagne.

Enfin, dans une étude récente, Johnston et collaborateurs (2019) préconisent une approche mécanistique qui permettrait de faire le lien entre le niveau individuel (physiologie, comportement et évolution) et la dynamique des populations dans un environnement spatialement explicite pour tenter de comprendre l'impact des changements globaux sur la dynamique des populations. Pour cela, les protocoles de suivis individuels apportent des informations complémentaires précieuses aux données de comptages. On dispose de plus en plus d'outils techniques permettant de suivre un individu, c'est le cas par exemple des émetteur VHF (comme utilisé dans notre chapitre 1), et plus récemment des GPS (plus chers mais plus précis, mais aussi associés à un coût humain beaucoup moins lourd pour récupérer les données, Figure 1). Ces outils nous permettent d'étudier des questions fines d'utilisation d'habitats et pourraient participer à l'amélioration des échantillonnages. Il convient cependant de prêter une attention au poids et à la position des émetteurs pour ne pas gêner les mouvements et le comportement des individus suivis et fausser les résultats (Blomberg et al.

2018). Enfin, la limite principale de ces suivis réside dans le fait qu'ils sont très localisés, réalisés sur un nombre réduit d'individus et donc éventuellement difficilement extrapolables. En effet, la mise en place de tels suivis est particulièrement lourde en montagne. Elle nécessite une bonne connaissance de la topographie du site d'étude et nécessite tout un travail en amont de logistique, notamment pour acheminer le matériel et les agents vers le site par de petites routes de montagne souvent très longues. Néanmoins, ces suivis individuels sont des outils précieux lorsqu'il s'agit d'informer sur la détection (présence, déplacement pendant l'écoute etc.) ou sur la dispersion, qui est un paramètre bien souvent manquant dans les modèles démographiques malgré son importance.



Figure 1: Capture au filet de lagopèdes alpin dans les pyrénées afin de les équiper d'émetteurs GPS.

Rassembler le maximum d'informations disponibles en une analyse pour pallier des manques de connaissances liés à la difficulté du suivi en montagne

Une des limites principales en écologie de la conservation actuellement réside dans le manque de données à larges échelles sur le long terme, qui sont pourtant nécessaires pour comprendre et prédire l'impact des changements globaux sur la dynamique des populations d'oiseaux en montagne (Yoccoz et al. 2001). Plusieurs méthodes peuvent être envisagées pour essayer de « rentabiliser » au mieux les données existantes et faire le lien entre des types de données différents, à l'aide de modèles de populations intégrés (Besbeas et al. 2005, Thomas et al. 2005, Schaub and Abadi 2011), ou bien inférer certains paramètres démographiques en se basant sur ce que l'on connaît à des échelles spécifiques plus larges, en utilisant cette fois-ci des approches comparatives basées sur les corrélations entre traits d'histoire de vie (Devineau

2007b, Kindsvater et al. 2018). Les modèles de population intégrés sont notamment un premier pas vers une démarche qui relie des modèles corrélatifs et mécanistiques (Johnston et al. 2019), et permettent de tester l'influence de variables climatiques à la fois sur les différents paramètres démographiques, mais également sur la trajectoire de la population dans son ensemble (Zipkin and Saunders 2018). Cependant, si l'utilisation de modèles de population intégrés commence à largement être répandu en biologie de la conservation (Saunders et al. 2018), elle n'a que très rarement été utilisée pour l'étude des populations de hautes altitudes, ainsi que dans le contexte des espèces exploitées, malgré son intérêt particulier dans ces deux contextes (voir cependant (Lee et al. 2015, Gamelon et al. 2019).

L'OGM, en collaboration avec l'ONCFS (Office national de la chasse et de la faune sauvage, maintenant Office Français pour la Biodiversité), a mené de très nombreux suivis des galliformes, certains sur le long terme et d'autres plus ponctuellement, pour répondre à un besoin local. Ces données ont jusqu'ici été traitées à travers des analyses séparées, permettant d'apporter des informations sur un seul indicateur à la fois : tendance de population, survie, reproduction etc. Néanmoins, le regroupement de toutes ces informations en un seul modèle permettrait probablement d'affiner les estimations des différents paramètres (Schaub and Kéry 2012), voire d'avoir accès à des paramètres jusqu'ici non évalués comme l'immigration par exemple (Schaub et al. 2010). Par ailleurs, l'utilisation de tels modèles permettrait de repérer d'éventuelles incohérences entre les différents indicateurs. Ces incohérences sont en particulier attendues entre les résultats issus de suivis individuels et ceux obtenus par comptages. Les repérer permettra par la suite de comprendre à quoi ces dernières sont dues, et ce que cela nous indique de nos connaissances et surtout manques concernant la compréhension de la dynamique de population de ces espèces.

Ce travail de thèse s'est attelé à développer une partie des briques de tels modèles intégrés et a aussi permis d'avancer concrètement leur mise en œuvre notamment pour le tétras lyre et le lagopède alpin. Ci-dessous, nous ferons un point sur l'état d'avancement des travaux, les difficultés repérées et des perspectives à court terme.

Le modèle démographique du lagopède alpin construit dans le chapitre 1 pour deux sous-populations (une dans les alpes et une dans les Pyrénées) constitue une première grosse brique d'un modèle intégré de population. En effet, ce modèle joint déjà survie et succès de la reproduction, au travers d'une matrice de Leslie (Caswell 2001). En repartant des résultats de ce travail et en ajoutant des données de comptages au chant récoltées sur le site du Canigou,

nous avons construit un premier IPM pour cette espèce (Voir Encadré 1). Nous avons choisi de commencer par les données récoltées sur le Canigou, car les différents jeux de données ont été récoltés sur les mêmes surfaces durant la même période. Bien que la littérature sur ce sujet préconise l'utilisation de jeux de données indépendants (Abadi et al. 2010), cette règle soulève d'autres problèmes, notamment dans notre cas du fait de la forte variabilité spatiale de la démographie entre populations pourtant proches.

Les résultats de ce modèle nous montrent que les informations issues du suivi télémétrique et les données de comptage sont cohérentes, cependant le gain de précision est ici très limité. Le modèle est principalement guidé par les données du suivi télémétrique, l'analyse des comptages comportant de fortes incertitudes (répartition de la variance entre variabilité interannuelle et erreurs de détection, voir chapitre 3). Il serait maintenant intéressant d'adapter ce modèle pour les données récoltées dans les alpes. Une petite difficulté à prendre en compte ici réside dans le fait que pour cette population les surfaces étudiées pour les différents jeux de données ne sont pas exactement les mêmes, ce qui nécessite de modifier légèrement le modèle pour introduire un paramètre de croissance des effectifs à la place du paramètre d'abondance. A noter également que notre « modèle pyrénéen » ne prend pas en compte une éventuelle immigration, cette dernière étant suspectée de jouer un rôle important dans les populations alpines (voir chapitre 1). L'apport de nouvelles données de suivis par GPS pourrait permettre de préciser ce point, de tels suivis sont actuellement en cours dans le Mercantour. Enfin, la dernière étape, et peut-être la plus intéressante, consistera à ajouter de potentielles variables explicatives des tendances observées, afin de comprendre les mécanismes par lesquelles ces dernières agissent sur chacun des paramètres démographiques (Novoa et al. 2008, Coates et al. 2018).

En ce qui concerne le tétras lyre, nous avons choisi de commencer par construire chaque brique indépendamment afin d'évaluer la qualité des données et les incertitudes associées. Nous nous sommes concentrés dans un premier temps sur les données de comptages de mâles chanteurs (voir chapitre 2), ce qui nous a permis de modéliser sur un réseau de 48 sites les taux de croissance de chaque population et décrire la forte hétérogénéité spatiale dans les tendances. Dans un second temps, nous avons commencé à modéliser les données de succès reproducteur issus des comptages aux chiens effectués fin août. La difficulté majeure liée à ces données est le fait que les surfaces échantillonnées ont varié au cours du temps. Bien qu'il ne semble pas y avoir une influence forte de ce changement de protocole, il convient de regarder plus en détail quelles peuvent être les conséquences possibles d'un changement des

surfaces suivies sur les tendances du succès reproducteur. Enfin, nous avons récupéré les données du suivi télémétrique effectuées par A. Caizergues dans les années 80-90, que nous avons traitées en appliquant un modèle bayésien comparable à celui utilisé pour le lagopède alpin (chapitre 1). L'objectif est maintenant de combiner ces trois briques (déjà codées en bayésien) dans un modèle intégré de population (Voir cycle figure 1), pour déterminer dans un premier temps quels sont les points qui bloquent et aller ensuite vers une compréhension plus fine des mécanismes par lesquels les conditions environnementales identifiées dans le chapitre 2 expliquent les tendances observées. Les données de survie sont cependant assez localisées (Queyras) et correspondent à une période un peu ancienne, on peut donc imaginer qu'il y a eu des changements dans les habitats ou dans les réseaux trophiques qui font que la démographie du tétras a évolué au cours du temps, voire également dans l'espace. A noter que de nouvelles données sont en cours de collecte avec l'utilisation cette fois de GPS, qui apporteront de précieuses informations concernant notamment les déplacements des oiseaux au cours de l'année, qui pourraient servir dans les modèles à préciser soit localement les erreurs de détection, soit à plus large échelle pour fournir des informations quant à l'immigration.

Nous avons construit un cycle de vie à deux saisons afin de pouvoir intégrer les données de comptages au chant menés lors des parades et les données de comptages au chien effectués fin août (Figure 1). Nous avons envisagé deux classes d'âges pour les femelles et une seule pour les mâles. Cette séparation des sexes nous permettra éventuellement de pouvoir estimer l'impact des prélèvements, qui ne concerne que les mâles. La découpe plus fine en classe d'âge permet d'intégrer des différences de survies et ou de succès reproducteurs pour les femelles expérimentées.

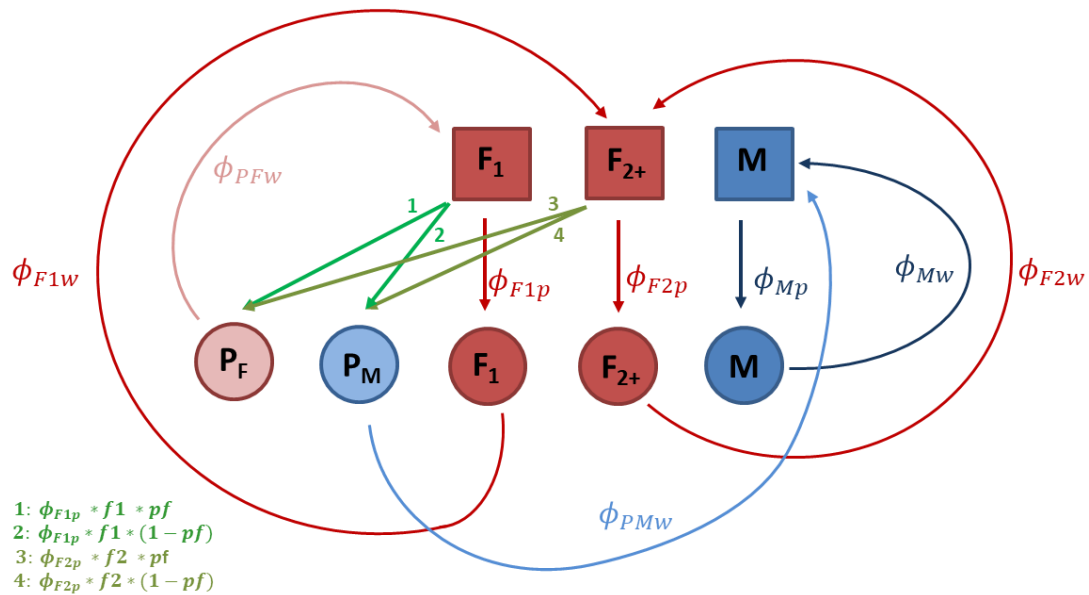


Figure 4 : Cycle de vie du tétras lyre à deux sexes et deux saisons. Les stades carrés correspondent aux effectifs après les comptages au chant fin mai. Ensuite, les stades ronds correspondent aux effectifs présents à la fin de la reproduction, lors des comptages au chien fin août. Les femelles sont représentées en rouge (F1 pour les adultes un an, F2 pour les adultes de deux ans et plus et PF pour les poussins femelles). Les mâles sont représentés en bleu (M pour les adultes et PM pour les poussins mâles). La survie saisonnière est notée ϕ , avec en indice la classe d'âge à laquelle elle fait référence et la saison (p pour le printemps de fin mai à fin août et w pour le reste de l'année de début septembre à mai). Les transitions correspondant à la reproduction sont représentées en vert, avec f1 la fécondité des poules d'un an, f2 la fécondité des poules de deux ans et plus, et pf la proportion de poussin femelles dans une nichée (par défaut fixé à 1/2).

Les travaux effectués dans cette thèse sur deux cas d'études (lagopède alpin et tétras lyre) ont aussi pour vocation d'être généralisés à l'ensemble des six espèces de galliformes de montagne présentes en France. La perdrix bartavelle a récemment fait l'objet d'un suivi télémétrique intensif de 234 oiseaux de 2011 à 2020, source de nouvelles informations précieuses concernant la survie et la reproduction chez cette espèce, qui présente un système très particulier de double incubation (la femelle et/ou le mâle couvent chacun un nid (Bernard-Laurent et al. 2017)). Il sera très intéressant de reproduire cette démarche et d'appliquer un IPM semblable aux données disponibles pour cette espèce, qui présente, en comparaison du lagopède et du tétras, une survie beaucoup plus faible et des variations dans les tendances de populations encore plus marquées (Bernard-Laurent and De Franceschi 1994). Des travaux similaires sont en cours sur le grand tétras à l'OFB/MNHN et plus particulièrement dans la plateforme de gestion adaptative, avec comme objectif de combiner les travaux effectués par C. Calenge sur les variations d'abondance dans les Pyrénées avec des données de suivis par comptage au chien et des données issues de plusieurs suivis individuels

(par VHF et GPS). Enfin, en ce qui concerne la gélinotte des bois et la perdrix grise des Pyrénées, il semble à ce jour encore trop difficile de pouvoir envisager ce type d'approche combinée du fait de jeux de données trop petits. Par ailleurs, il sera difficile de pouvoir prendre en compte l'hybridation des perdrix grises de montagne avec celles issues de relâchés (Bech et al. 2012b).

Encadré 1 : Un premier pas vers la modélisation intégrée sur un exemple relativement simple : le lagopède alpin sur le site de suivi du Canigou.

Le site du Canigou a fait l'objet de plusieurs suivis (Voir figure 1), relativement bien standardisés. Nous disposons pour une surface plutôt bien délimitée de données de comptages au chant effectués au printemps (de 1998 à 2011), de comptage au chien d'arrêt pour estimer le succès de la reproduction en été et de suivis individuels par VHF (de 1999 à 2017). Nous sommes repartis du cycle de vie issu de la sélection de modèle faite dans le chapitre 1, avec un cycle à deux sexes, démarrant au premier juin (avant reproduction). Les comptages au chant ont été effectués, chaque année en mai, sur 8 secteurs. Pour certains secteurs nous disposons d'un second réplicat. Nous avons fait le choix de garder le détail par secteur dans les analyses. Pour l'implémentation des comptages au chant au printemps sur le Canigou dans l'IPM, nous avons réutilisé le modèle appliqué pour le tétras lyre (chapitre 2) ensuite étendu aux sites de suivis du lagopède alpin dans les alpes (chapitre 3).

Le taux d'accroissement asymptotique calculé en utilisant le package popbio à partir de la matrice des taux de renouvellement est de 1,03 (IC95% 0,89 – 1,18). Cette valeur est très proche de celle estimée dans le chapitre 1, qui ne prenait pas en compte les données comptages au chant (médiane : 1,01 IC 95% : 0,87 – 1,16). Ces résultats suggèrent que sur le Canigou, les valeurs obtenues lors des comptages au chant sont en cohérence avec les valeurs de taux démographiques estimés à partir du suivi individuels (Figure 2). Néanmoins, les intervalles de crédibilité autour de ces paramètres ainsi que la variabilité de l'erreur d'observation estimée autour des comptages étant larges, ce résultat n'est pas très surprenant. Les résultats détaillés de ce modèle sont néanmoins à étudier plus en détails, et il s'agira ensuite d'étendre cette approche aux données récoltées dans les Alpes.

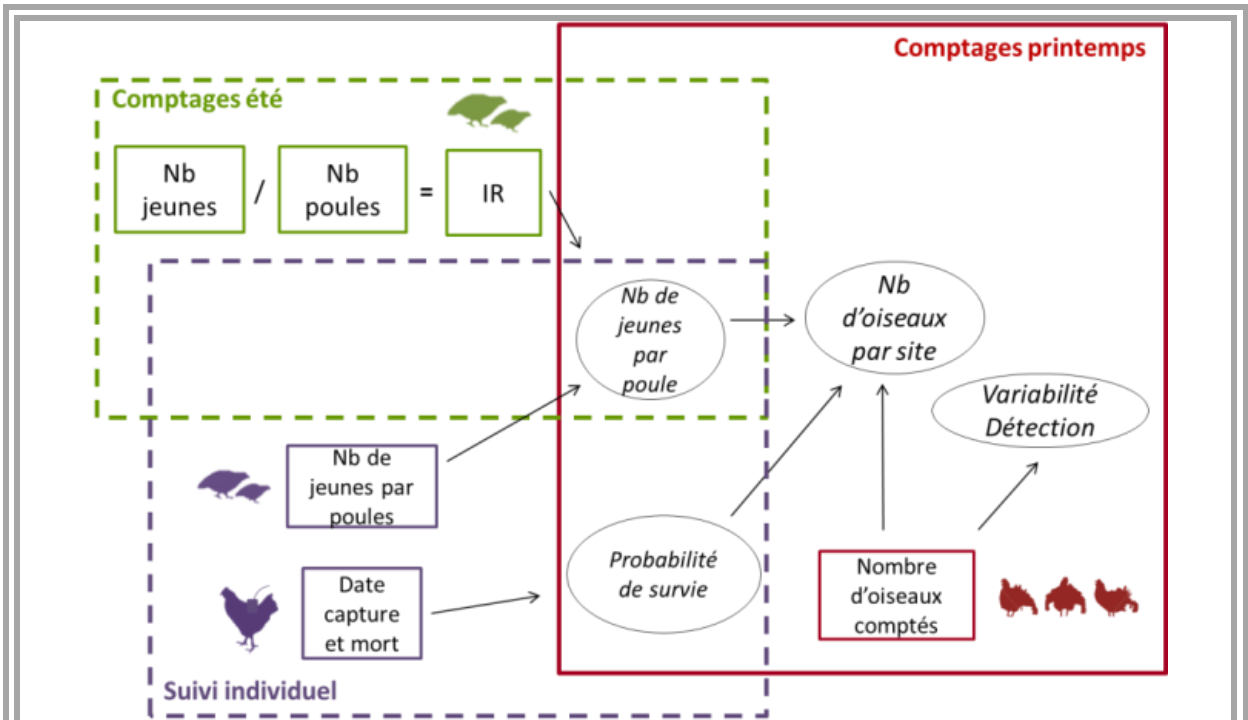


Figure 5: Graphe acyclique dirigé simplifié du modèle bayésien utilisé pour l'estimation des taux de croissances annuels de la population de lagopède alpin sur le Canigou entre 1999 et 2017. Chaque bloc de couleur correspond à un jeu de données (rectangles) issu d'un protocole donné : en vert les données de comptages au chien d'arrêt en été afin d'estimer un indice de reproduction (IR), en rouge les données de comptage de mâles chanteurs au printemps et en violet les données issues du suivis télémétrique par VHF (estimation de taux de survie et suivi de la reproduction).

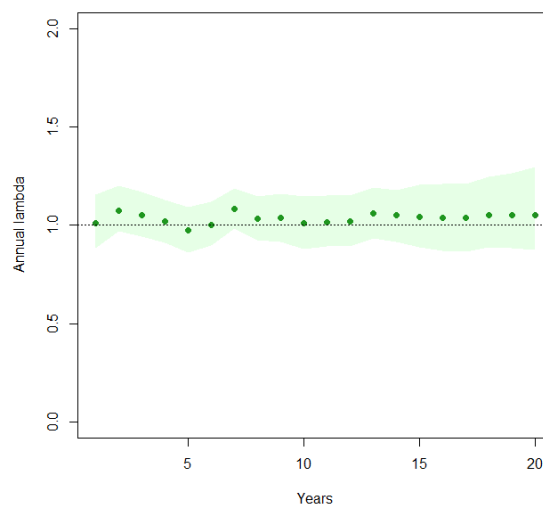


Figure 6 : Taux de croissance annuels estimés (médiane + IC 95%) par le modèle de population intégré du lagopède alpin sur le site du Canigou pour la période 1999-2017.

Conclusion

Nos travaux ont pu illustrer que, bien que l'on s'attende à des réponses fortes face aux changements du climat des espèces de montagnes, la forte hétérogénéité spatiale, tant des gradients environnementaux que des réponses des populations, rend complexe l'émergence d'une prédiction générale. Néanmoins, les travaux initiés sur la description des changements d'habitat pourraient permettre, associés aux précédentes analyses de tendre vers une vision plus complète de l'ensemble de ces pressions.

Cette thèse a par ailleurs permis de remettre en perspective les protocoles et objectifs associés de l'observatoire des galliformes de montagne et d'apporter des éléments de réflexion dans la démarche à adopter pour conserver ces espèces dans un contexte de changements climatiques particulièrement intenses en montagne. Les nouveaux outils et protocoles en cours de mise en place offrent des perspectives vraiment intéressantes pour préciser nos connaissances sur ces espèces, notamment en ce qui concerne leurs déplacements et notre capacité de les détecter.



Bibliographie générale

- Abadi, F. et al. 2010. An assessment of integrated population models: bias, accuracy, and violation of the assumption of independence. - *Ecology* 91: 7–14.
- Alatalo, R. V. et al. 1991. Lekking in black grouse- a test of male viability. - *Nature* 352: 155–156.
- Alice Boyle, W. et al. 2016a. Patterns and drivers of intraspecific variation in avian life history along elevational gradients: a meta-analysis: Avian life-history variation along elevational gradients. - *Biological Reviews* 91: 469–482.
- Alice Boyle, W. et al. 2016b. Patterns and drivers of intraspecific variation in avian life history along elevational gradients: a meta-analysis: Avian life-history variation along elevational gradients. - *Biological Reviews* 91: 469–482.
- Anthelme, F. et al. 2001. Consequences of green alder expansion on vegetation changes and arthropod communities removal in the northern French Alps. - *Forest Ecology and Management* 145: 57–65.
- Arkilanian, A. A. et al. 2019. Effect of time-series length and resolution on abundance- and trait-based early warning signals of population declines. - *Ecology*: e03040.
- Arlettaz, R. et al. 2007. Spreading free-riding snow sports represent a novel serious threat for wildlife. - *Proceedings of the Royal Society B* 274: 1219–1224.
- Arlettaz, R. et al. 2013a. Impacts of outdoor winter recreation on alpine wildlife and mitigation approach: A case study of the black grouse. - In: Rixen, C. and Rolando, A. (eds), *The impacts of skiing and related winter recreational activities on mountain environments*. Bentham eBooks, pp. 137–154.
- Arlettaz, R. et al. 2013b. Impacts of Outdoor Winter Recreation on Alpine Wildlife and Mitigation Approaches: A Case Study of the Black Grouse. - In: *The Impacts of Skiing and Related Winter Recreational Activities on Mountain Environments*. Bentham Science Publishers, pp. 137–154.
- Arlettaz, R. et al. 2015. Disturbance of wildlife by outdoor winter recreation: allostatic stress response and altered activity-energy budgets. - *Ecological Application* 25: 1197–1212.
- Aubert, S. et al. 2013. *Jardin botanique alpin du Lautaret*. Livret-guide.
- Aubry, P. 2017. *Suivi des populations de Lagopède alpin bilan et perspectives des tests réalisés dans les Pyrénées en 2010-2016_2017*.
- Bae, S. et al. 2014. Comparison of airborne lidar, aerial photography, and field surveys to model the habitat suitability of a cryptic forest species – the Hazel Grouse. - *International Journal of Remote Sensing* 35: 6469–6489.

- Baines, D. 1991. Long term changes in the European black grouse population. - Game Conservancy Review 17: 157–158.
- Baines, D. et al. 2017. The invertebrate diet of Black Grouse *Tetrao tetrix* chicks: a comparison between northern England and the Scottish Highlands. - Bird Study 64: 117–124.
- Baker, D. J. et al. 2019. The power to detect regional declines in common bird populations using continental monitoring data. - Ecol Appl 29: e01918.
- Bakkouch, L. et al. 2015. Comparaison de méthodes de recalage d'images pour le géoréférencement de clichés anciens. - Revue XYZ: 15–23.
- Balasubramaniam, P. and Rotenberry, J. T. 2016. Elevation and latitude interact to drive life-history variation in precocial birds: a comparative analysis using galliformes (S Meiri, Ed.). - Journal of Animal Ecology 85: 1528–1539.
- Barnagaud, J.-Y. et al. 2010. Short-term response to the North Atlantic Oscillation but no long-term effects of climate change on the reproductive success of an alpine bird. - Journal for Ornithology 152: 631–641.
- Barry, R. G. 1992. Mountain weather and climate. - Psychology Press.
- Barry, R. G. 2008. Mountains and their climatological study. - Mountain Weather and Climate 3: 1–13.
- Bartelt, P. and Lehning, M. 2002. A physical SNOWPACK model for the Swiss avalanche warning Part I: numerical model. - Cold Regions Science and Technology: 23.
- Baruah, G. et al. 2019. Eco-evolutionary processes underlying early warning signals of population declines (F Pelletier, Ed.). - J Anim Ecol: 1365-2656.13097.
- Bech, N. et al. 2009. Population genetic structure of rock ptarmigan in the 'sky islands' of French Pyrenees: implications for conservation. - Animal Conservation 12: 138–146.
- Bech, N. et al. 2012a. Bird mortality related to collisions with ski-lift cables: do we estimate just the tip of the iceberg? - Animal Biodiversity and Conservation 35: 95–98.
- Bech, N. et al. 2012b. Conservation de la diversité génétique des populations naturelles de perdrix grise : la question des lâchers d'oiseaux d'élevage. - Fane sauvage
- Bech, N. et al. 2013. Pyrenean ptarmigans decline under climatic and human influences through the Holocene. - Heredity 111: 402–409.
- Beniston, M. 2003. Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. - In: Climate variability and change in high elevation regions: Past, present & future. Springer, pp. 5–31.
- Beniston, M. 2006. Mountain Weather and Climate: A General Overview and a Focus on Climatic Change in the Alps. - Hydrobiologia 562: 3–16.

- Bennett, P. M. and Owens, I. P. 1997. Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition? - *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264: 401–408.
- Bennett, P. and Owens, I. 2002. *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems and extinction*. - Oxford University Press.
- Bergerud, A. T. 1988. Population ecology of north American grouse. - In: Bergerud, A. T. and Gratson, M. W. (eds), *Adaptive Strategies and Population Ecology of Northern Grouse*. University of Minnesota Press, pp. 578–685.
- Bernard, A. 1981a. Biologie du Tétrás Lyre (*Lyrurus tetrix* L.) dans les Alpes françaises : La sélection de l'habitat de reproduction par les poules. - *Bulletin mensuel de l'O.N.C.*, N° scientifique et technique: 87–144.
- Bernard, A. 1981b. An analysis of black grouse nesting and brood habitat in the French Alps. (T Lovel, Ed.). 2: 156–172.
- Bernard, A. 1981c. Biologie du Tétrás Lyre (*Lyrurus tetrix* L.) dans les Alpes françaises : La sélection de l'habitat de reproduction par les poules.
- Bernard-Laurent, A. 1991. Structure sociale et utilisation de l'espace par la perdrix rochassière (*Alectoris graeca saxatilis* x *Alectoris rufa rufa*) : variations saisonnières et individuelles. - *Gibier faune sauvage*: 1–30.
- Bernard-Laurent, A. and De Franceschi, P. F. 1994. Statut, évolution et facteurs limitant les populations de perdrix bartavelle (*Alectoris graeca*): synthèse bibliographique. - *Gibier Faune Sauvage* 11: 267–307.
- Bernard-Laurent, A. et al. 2017. The reproductive biology of the Rock Partridge *Alectoris graeca saxatilis* in the southern French Alps: first evidence of double-nesting behaviour. - *Bird Study*: 1–10.
- Besbeas, P. et al. 2005. The potential of integrated population modelling. - *Australian & New Zealand Journal of Statistics* 47: 35–48.
- Besnard, A. et al. 2010. Hunting impact on the population dynamics of Pyrenean grey partridge *Perdix perdix hispaniensis*. - *Wildlife Biology* 16: 135–143.
- BirdLife International 2015. *European Red List of Birds*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- BirdLife International 2016. BirdLife International 2016. *Lyrurus tetrix*. – The IUCN Red List of Threatened Species 2016, <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22679480A85944601.en>>.
- Block, S. et al. 2020. Phenological plasticity is a poor predictor of subalpine plant population performance following experimental climate change. - *Oikos* 129: 184–193.

- Blomberg, E. J. et al. 2018. Detecting capture-related mortality in radio-marked birds following release. - ACE 13: art5.
- Bolnick, D. I. et al. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. - Trends in Ecology & Evolution 26: 183–192.
- Both, C. et al. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. - Nature 441: 81–83.
- Boulangeat, I. et al. 2014. Anticipating the spatio-temporal response of plant diversity and vegetation structure to climate and land use change in a protected area. - Ecography 37: 1230–1239.
- Boyce, M. S. et al. 1999. Seasonal Compensation of Predation and Harvesting. - Oikos 87: 419.
- Boyce, M. et al. 2006. Demography in an increasingly variable world. - Trends in Ecology & Evolution 21: 141–148.
- Bradbury, J. W. 1981. The evolution of leks. - In: Alexander, R. D. and Tinkle, D. W. (eds), Natural selection and social behavior. Chiron Press, pp. 138–169.
- Braunisch, V. et al. 2016. Where to Combat Shrub Encroachment in Alpine Timberline Ecosystems: Combining Remotely-Sensed Vegetation Information with Species Habitat Modelling (E Serrano Ferron, Ed.). - PLOS ONE 11: e0164318.
- Butchart, S. H. M. et al. 2005. Using Red List Indices to measure progress towards the 2010 target and beyond. - Phil. Trans. R. Soc. B 360: 255–268.
- Caizergues, A. 1997a. Fonctionnement démographique des populations de Tétrás-Lyre (*Tetrao tetrix*) dans les Alpes françaises.
- Caizergues 1997b. Survival of black grouse *tetrao tetrix* in the french alps. - wildlife biology 3: 177–186.
- Caizergues, A. and Ellison, L. 1998. Impact of radio-tracking on black grouse *Tetrao tetrix* reproductive success in the French Alps. - Wildlife Biology 4: 205–212.
- Caizergues, A. and Ellison, L. N. 2000. Age-specific reproductive performance of Black Grouse *Tetrao tetrix* females. - Bird Study 47: 344–351.
- Caizergues, A. and Ellison, L. N. 2002. Natal dispersal and its consequences in black grouse *Tetrao tetrix*. - Ibis 144: 478–487.
- Caizergues, A. et al. 2003a. Population genetic structure of male black grouse (*Tetrao tetrix* L.) in fragmented vs. continuous landscapes: population genetic structure of *Tetrao tetrix* L. - Molecular Ecology 12: 2297–2305.
- Caizergues, A. et al. 2003b. Population genetic structure of rock ptarmigan *Lagopus mutus* in Northern and Western Europe. - Molecular Ecology 12: 2267–2274.

- Calenge, C. 2008. Réflexion sur les procédures d'estimation du niveau des populations de tétras-lyre et de grands tétras utilisées par l'Observatoire des galliformes de montagne en vue d'une amélioration. Technical report, Observatoire des Galliformes de montagne.
- Calenge, C. 2011. Estimation des tendances d'évolution des effectifs du lagopède alpin. Technical report, Observatoire des Galliformes de montagne.
- Calenge, C. 2012. Estimation des abondances du grand tétras dans les Pyrénées.
- Canonne, C. et al. 2017. Caractérisation des tendances par sites des populations de Tétrasyre dans les Alpes françaises. Technical report, Observatoire des Galliformes de montagne.
- Canonne, C. et al. 2020. Life on the edge: common slow pace of life but contrasted trajectories of alpine rock ptarmigan populations at their southern margin. - *Wildlife Biology* in press.
- Caprio, E. et al. 2011. Landscape changes caused by high altitude ski-pistes affect bird species richness and distribution in the Alps. - *Biological Conservation* 144: 2958–2967.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. - Sinauer Associates.
- Caswell, H. and Vindenes, Y. 2018. Demographic variance in heterogeneous populations: matrix models and sensitivity analysis. - *Oikos* 127: 648–663.
2017. *High Mountain Conservation in a Changing World* (J Catalan, JM Ninot, and MM Aniz, Eds.). - Springer International Publishing.
- Cattadori, I. M. 1999. Temporal dynamic of grouse populations at the southern edge of their distribution. - *Ecography* 22: 374–383.
- Cattadori, I. M. et al. 2003. Are indirect measures of abundance a useful index of population density? The case of red grouse harvesting. - *Oikos* 100: 439–446.
- Catusse, M. 1993. Spatial and temporal plasticity of a capercaillie (*Tetrao urogallus*) arena in the French Pyrenees. - *Ethology Ecology & Evolution* 5: 145–156.
- Ceballos, G. et al. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. - *Sci. Adv.* 1: e1400253.
- Chamberlain, D. E. et al. 2016. Identifying key conservation threats to Alpine birds through expert knowledge. - *PeerJ* 4: e1723.
- Chapin III, F. S. et al. 2000. Consequences of changing biodiversity. - *Nature* 405: 234–242.
- Chapuis, J. L. and Lefeuvre, J. C. 1987. Régime alimentaire des galliformes de montagne présents en France : bilan et perspectives. (O. N.C, Ed.): 191–202.
- Chemini, C. and Rizzoli, A. 2014. Land use change and biodiversity conservation in the Alps. - *Journal of Mountain Ecology*

- Chen, I.-C. et al. 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. - *Science* 333: 1024–1026.
- Chiffard, J. 2019. Oiseaux chanteurs des milieux ouverts de montagne et changements globaux.
- Clarke, J. A. and Johnson, R. E. 1992. The Influence of Spring Snow Depth on White-Tailed Ptarmigan Breeding Success in the Sierra Nevada. - *The Condor* 94: 622–627.
- Coates, P. S. et al. 2018. The relative importance of intrinsic and extrinsic drivers to population growth vary among local populations of Greater Sage-Grouse: An integrated population modeling approach. - *The Auk* 135: 240–261.
- Collen, B. et al. 2009. Monitoring Change in Vertebrate Abundance: the Living Planet Index. - *Conservation Biology* 23: 317–327.
- Conroy, M. J. et al. 2018. Evaluation of desert bighorn sheep abundance surveys, southwestern Arizona, USA: Evaluating Desert Bighorn Surveys. - *Jour. Wild. Mgmt.* 82: 1149–1160.
- Corrales, C. and Höglund, J. 2012. Maintenance of gene flow by female-biased dispersal of Black Grouse *Tetrao tetrix* in northern Sweden. - *Journal of Ornithology* 153: 1127–1139.
- Cramp, S. and Simmons, K. 1980. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North.
- Darras, K. et al. 2018. Estimating bird detection distances in sound recordings for standardizing detection ranges and distance sampling (J Reynolds, Ed.). - *Methods in Ecology and Evolution* 9: 1928–1938.
- De Valpine, P. and Hastings, A. 2002. Fitting Population Models Incorporating Process Noise and Observation Error. - *Ecological Monographs* 72: 57.
- Decout, S. 2007. Effets des patrons d'organisation spatiale du paysage sur l'habitat d'une espèce animale à gestion conservatoire : le cas de l'habitat de reproduction du tétras-lyre (*Tetrao tetrix* L.) dans un contexte d'expansion des aulnaies vertes (*Alnus alnobetula* (Ehrh.) C. Koch).
- Del Hoyo, J. et al. 1994. Handbook of the Birds of the World. - Lynx Edicions.
- Devineau, O. 2007. Dynamique et gestion des populations exploitées: l'exemple de la sarcelle
- Dillingham, P. W. 2010. Generation time and the maximum growth rate for populations with age-specific fecundities and unknown juvenile survival. - *Ecological Modelling* 221: 895–899.
- Dirnböck, T. et al. 2011. Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change: habitat loss of high-altitude endemics. - *Global Change Biology* 17: 990–996.
- Droesbeke, J. J. et al. 2006. Analyse statistique des données spatiales. - Editions Technip.
- Dumont, L. et al. 2019. Monitoring black grouse *Tetrao tetrix* in Isère, northern French Alps: cofactors, population trends and potential biases. - *Anim. Biodiv. Conserv.*: 227–244.

- Ellison, L. N. 1991. Shooting and compensatory mortality in tetraonids. - *Ornis Scandinavica* 22: 229–240.
- Ellison, L. et al. 1988. Effect of shooting on a black grouse population in France. (M Spagnesi and S Tosso, Eds.): 117–128.
- Ellison, L. N. et al. 1989. Déplacements d'adultes de Tétrás Lyre (*Tetrao tetrix*) en automne et en hiver. - *Gibier Faune Sauvage* 6: 245–260.
- Elmhagen, B. et al. 2010. Top predators, mesopredators and their prey: interference ecosystems along bioclimatic productivity gradients. - *Journal of Animal Ecology* 79: 785–794.
- Erikstad, K. E. and Andersen, R. 1983. The Effect of Weather on Survival, Growth Rate and Feeding Time in Different Sized Willow Grouse Broods. - *Ornis Scandinavica* 14: 249.
- Filazzola, A. et al. 2020. Inclusion of trophic interactions increases the vulnerability of an alpine butterfly species to climate change. - *Glob Change Biol* 26: 2867–2877.
- Fischer, M. et al. 2008a. Agricultural Land Use and Biodiversity in the Alps: How Cultural Tradition and Socioeconomically Motivated Changes Are Shaping Grassland Biodiversity in the Swiss Alps. - *Mountain Research and Development* 28: 148–155.
- Fischer, M. et al. 2008b. Agricultural Land Use and Biodiversity in the Alps: How Cultural Tradition and Socioeconomically Motivated Changes Are Shaping Grassland Biodiversity in the Swiss Alps. - *Mountain Research and Development* 28: 148–155.
- Fournier, A. M. V. et al. 2019. Site-selection bias and apparent population declines in long-term studies. - *Conservation Biology*: [cobi.13371](https://doi.org/10.1111/cobi.13371).
- Fuglei, E. et al. 2019. Circumpolar status of Arctic ptarmigan: Population dynamics and trends. - *Ambio* 49: 749–761.
- Furrer, R. et al. 2016. Variable decline of Alpine rock ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) in Switzerland between regions and sites. - *Journal of Ornithology* 157: 787–796.
- Gaget, E. et al. 2018. Waterbird communities adjust to climate warming according to conservation policy and species protection status. - *Biological Conservation* 227: 205–212.
- Gaillard, J. -M. et al. 2005. Generation Time: A Reliable Metric to Measure Life-History Variation among Mammalian Populations. - *The American Naturalist* 166: 119–123.
- Gallipyr 2012. La perdrix grise des pyrénées. Concilier préservation de l'espèce et pratiques pastorales.
- Gamelon, M. et al. 2019. Efficient use of harvest data: An integrated population model for exploited animal populations: 776104.
- Gaston, K. J. et al. 2000. Abundance-occupancy relationships. - *J Appl Ecology* 37: 39–59.

- Gates, C. E. et al. 1968. Line Transect Method of Estimating Grouse Population Densities. - *Biometrics* 24: 135.
- Gerber, B. D. and Kendall, W. L. 2017. Evaluating and improving count-based population inference: A case study from 31 years of monitoring Sandhill Cranes. - *The Condor* 119: 191–206.
- Giraud, N. 2013. La dispersion postnatale chez le Lagopède alpin (*Lagopus muta*) dans les Pyrénées-Orientales.: 19.
- Glad, A. et al. 2020. Assessing the performance of object-oriented Li DAR predictors for forest bird habitat suitability modeling (N Pettorell and G Buchanan, Eds.). - *Remote Sens Ecol Conserv* 6: 5–19.
- Gong, Z. et al. 2015. MODIS normalized difference vegetation index (NDVI) and vegetation phenology dynamics in the Inner Mongolia grassland. - *Solid Earth* 6: 1185–1194.
- Graf, R. F. et al. 2009. Habitat assessment for forest dwelling species using LiDAR remote sensing: Capercaillie in the Alps. - *Forest Ecology and Management* 257: 160–167.
- Gregory, R. D. et al. 2005. Developing indicators for European birds. - *Phil. Trans. R. Soc. B* 360: 269–288.
- Guegen, M. et al. 2019. Modélisation de l’habitat du Lagopède alpin et du Tétrás-lyre dans le Parc national des Écrins État des lieux et perspectives à 2100: 35.
- Guillaumet, A. et al. 2016. Comparative demographics of a Hawaiian forest bird community. - *Journal of Avian Biology* 47: 185–196.
- Harrington, R. et al. 1999. Climate change and trophic interactions. - *Trends in Ecology & Evolution* 14: 146–150.
- Hatch, S. A. 2003. Statistical power for detecting trends with applications to seabird monitoring. - *Biological Conservation* 111: 317–329.
- Healy, K. et al. 2019. Animal life history is shaped by the pace of life and the distribution of age-specific mortality and reproduction. - *Nat Ecol Evol* 3: 1217–1224.
- Henden, J.-A. et al. 2017. Changed Arctic-alpine food web interactions under rapid climate warming: implication for ptarmigan research. - *Wildlife Biology*: wlb.00240.
- Hilbers, J. P. et al. 2016. An allometric approach to quantify the extinction vulnerability of birds and mammals. - *Ecology* 97: 615–626.
- Hilborn, R. et al. 1995. Sustainable exploitation of renewable resources. - *Annual Review of Ecology and Systematics*: 45–67.
- Höglund, J. 2009. Genetic studies of black grouse with special reference to conservation biology: a review. - *Folia Zoologica* 58: 135–149.
- Hoorn, C. et al. 2018. Mountains, Climate and Biodiversity.: 16.

- Horswill, C. et al. 2018. When is enough ... enough? Effective sampling protocols for estimating the survival rates of seabirds with mark-recapture techniques. - *Bird Study*: 1–9.
- Hotta, M. et al. 2019. Modeling future wildlife habitat suitability: serious climate change impacts on the potential distribution of the Rock Ptarmigan *Lagopus muta japonica* in Japan's northern Alps. - *BMC Ecol* 19: 23.
- Hudson, P. J. et al. 1997. Geographical and seasonal patterns of mortality in red grouse *Lagopus lagopus scoticus* populations. - *Wildlife Biology* 3: 79–87.
- Imperio, S. et al. 2013a. Climate Change and Human Disturbance Can Lead to Local Extinction of Alpine Rock Ptarmigan: New Insight from the Western Italian Alps (B Fenton, Ed.). - *PLoS ONE* 8: e81598.
- Imperio, S. et al. 2013b. Climate Change and Human Disturbance Can Lead to Local Extinction of Alpine Rock Ptarmigan: New Insight from the Western Italian Alps (B Fenton, Ed.). - *PLoS ONE* 8: e81598.
- Jahren, T. et al. 2016. Declining reproductive output in capercaillie and black grouse – 16 countries and 80 years. - *Animal Biol* 66: 363–400.
- Jenni-Eiermann, S. and Arlettaz, R. 2008. Does Ski Tourism Affect Alpine Bird Fauna? - *CHIMIA* 62: 301–301.
- Jetz, W. et al. 2007. Projected Impacts of Climate and Land-Use Change on the Global Diversity of Birds (GM Mace, Ed.). - *PLoS Biol* 5: e157.
- Jiguet, F. et al. 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. - *Global Change Biol* 13: 1672–1684.
- Johnston, A. S. A. et al. 2019. Predicting population responses to environmental change from individual-level mechanisms: towards a standardized mechanistic approach. - *Proc. R. Soc. B.* 286: 20191916.
- Jones, H. P. et al. 2016. Invasive mammal eradication on islands results in substantial conservation gains. - *Proc Natl Acad Sci USA* 113: 4033–4038.
- Kawecki, T. J. 2008. Adaptation to Marginal Habitats. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 321–342.
- Keller, V. et al. 2010. Lista Rossa Uccelli nidificanti.
- Kindsvater, H. K. et al. 2018. Overcoming the Data Crisis in Biodiversity Conservation. - *Trends in Ecology & Evolution* 33: 676–688.
- Kokko, H. 2001. Optimal and suboptimal use of compensatory responses to harvesting: timing of hunting as an example. - *Wildlife Biology* 7: 141–150.

- Kollmair, M. et al. 2005. Mountains: Special places to be protected? An analysis of worldwide nature conservation efforts in mountains. - *International Journal of Biodiversity Science & Management* 1: 181–189.
- Kormann, U. et al. 2012. Parsimony-based pedigree analysis and individual-based landscape genetics suggest topography to restrict dispersal and connectivity in the endangered capercaillie. - *Biological Conservation* 152: 241–252.
- Körner, C. 2004. Mountain Biodiversity, Its Causes and Function.: 11–17.
- Körner, C. and Paulsen, J. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures: Study of high altitude treeline temperatures. - *Journal of Biogeography* 31: 713–732.
- Labigand, G. and Montadert, M. 1995. Etude comparative Forêt Noire-Vosges- Jura. Le grand tétras question de survie.
- Laiolo, P. et al. 2004. Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. - *J Appl Ecology* 41: 294–304.
- Lebreton, J.-D. 2005. Dynamical and statistical models for exploited populations. - *Aust NZ J Stat* 47: 49–63.
- Leclercq, B. and Ménoni, E. 2018. Le grand tétras.
- Lee, A. M. et al. 2015. An integrated population model for a long-lived ungulate: more efficient data use with Bayesian methods. - *Oikos* 124: 806–816.
- Legg, C. J. and Nagy, L. 2006. Why most conservation monitoring is, but need not be, a waste of time. - *Journal of Environmental Management* 78: 194–199.
- Lehikoinen, A. et al. 2018. Declining population trends of European mountain birds. - *Global Change Biology* 25: 577–588.
- Lenoir, J. et al. 2008. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. - *Science* 320: 1768–1771.
- Li, S. et al. 2010. The use of infrared-triggered cameras for surveying phasianids in Sichuan Province, China. - *Ibis* 152: 299–309.
- Linden, H. 1988. Latitudinal gradients in predator-prey interactions, cyclicity and synchronism in voles and small game populations in Finland. - *Oikos* 52: 341–349.
- Lindström, J. et al. 1997. Reproductive output, population structure and cyclic dynamic in capercaillie, black grouse and hazel grouse. - *J. Avian. Biol.* 28: 1–8.
- Loehle, C. and Li, B.-L. 1996. Habitat Destruction and the Extinction Debt Revisited. - *Ecological Applications* 6: 784–789.
- Loneux, M. et al. 2003. Climatic influence on Black Grouse population dynamic in Belgian Hautes-Fagnes Nature Reserve: an update. - *Sylvia* 39 (suppl.): 53

- López-López, P. et al. 2012. Living on the Edge: Assessing the Extinction Risk of Critically Endangered Bonelli's Eagle in Italy (G Bohrer, Ed.). - PLoS ONE 7: e37862.
- Ludwig, G. X. et al. 2006. Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse. - Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 273: 2009–2016.
- Lüps, P. 2004. Schnee als limitierender Faktor für das Steinhuhn *Alectoris graeca*. - Der Ornithologische Beobachter 101: 295–306.
- Lyu, N. and Sun, Y.-H. 2014. Predicting threat of climate change to the Chinese grouse on the Qinghai—Tibet plateau. - Wildlife Biology 20: 73–82.
- MacKenzie, D. I. and Nichols, J. D. 2004. Occupancy as a surrogate for abundance estimation. - Animal Biodiversity and Conservation: 7.
- Madge, S. et al. 2002. Pheasants, partridges and grouse: a guide to the pheasants, partridges, quails, grouse, guinea fowl, buttonquails and sandgrouse of the world.
- Magurran, A. E. et al. 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. - Trends in Ecology & Evolution 25: 574–582.
- Marin-Cudraz, T. G. 2019. Potentialité de la bioacoustique comme outil de dénombrement d'espèces difficile d'accès : Cas du Lagopède alpin (*Lagopus muta*): 152.
- Marin-Cudraz, T. et al. 2019. Acoustic monitoring of rock ptarmigan: A multi-year comparison with point-count protocol. - Ecological Indicators 101: 710–719.
- Martin, K. 2001a. Wildlife in alpine and sub-alpine habitats. - In: Johnson, D. H. and O'Neill, T. A. (eds), Wildlife-habitat relationships in Oregon and Washington. Oregon State University Press, pp. 285–310.
- Martin, K. 2001b. Wildlife in alpine and sub-alpine habitats.
- Martin, K. and Wiebe, K. L. 2004. Coping mechanisms of alpine and arctic breeding birds: extreme weather and limitations to reproductive resilience. - Integrative and Comparative Biology 44: 177–185.
- Martinoli, D. A. 2017. Assessing alpine galliforms (aves; galliformes) vulnerability: modelling population trend and threats.
- Martinoli, A. et al. 2017. Where is the pulse to have the finger on? A retrospective analysis of two decades of Alpine Galliforms (Aves: Galliformes) census and game bag data in Italy. - European Journal of Wildlife Research 63: 65.
- Ménoni, E. 2008. Le Grand Tétrás *Tetrao urogallus* dans les Alpes françaises : histoire d'une disparition ... - Ornithos 15: 266–271.

- Meybeck, M. et al. 2001. A New Typology for Mountains and Other Relief Classes: An Application to Global Continental Water Resources and Population Distribution. - *Mountain Research and Development* 21: 34–45.
- Mills, L. S. et al. 2000. Estimating animal abundance using noninvasive DNA sampling : promise and pitfalls. - *Ecological Applications* 10: 283–294.
- Mitchell, W. 2007. Global Change and Mountain Regions: An Overview of Current Knowledge. - *Mountain Research and Development* 27: 94–95.
- Montadert, M. 2013. Tétràs lyre et dérangement touristique: Synthèse bibliographique. - Rapport bibliographique, Fédération Départementale des Chasseurs de l'Isère, Verrières de Joux
- Montadert, M. and Leonard, P. 2003. Survival in an expanding hazel grouse *Bonasa bonasia* population in the southeastern French Alps. - *Wildlife Biology* 9: 357–364.
- Montadert, M. and Léonard, P. 2004. First results of a hazel grouse population study in the southeastern French Alps. - *Grouse News* 28: 15–20.
- Montadert, M. and Leonard, P. 2006. Post-juvenile dispersal of Hazel Grouse *Bonasa bonasia* in an expanding population of the southeastern French Alps. - *Ibis* 148: 1–13.
- Montadert, M. and Léonard, P. 2006. Skewed sex ratio and differential adult survival in the hazel grouse *Bonasia bonasa*. - *Acta Zoologica Sinica* 52: 655–662.
- Montadert, M. and Aubry, P. 2015. Refonte du suivi démographique du Tétràs-lyre en période de chant dans les Alpes.
- Morris, W. F. et al. 2002. Quantitative conservation biology. - Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Moss, R. 1983. Gut size, body weight, and digestion of winter foods by grouse and ptarmigan. - *Condor*: 185–193.
- Motta, R. 1996. Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. - *Forest Ecology and Management* 88: 93–98.
- Muffat-Joly, B. et al. Evaluation du protocole de comptage des mâles chanteurs de lagopède alpin au printemps. - *Faune sauvage* in press.
- Muraz, J. et al. 1999. Comment valoriser les photos aériennes dans les SIG ? : 21.
- Niel and lebreton 2005. Using demographic invariants to detect overharvested bird populations from incomplete data. - *Conservation Biology* 19: 826–835.
- Normander, B. et al. 2012. Indicator framework for measuring quantity and quality of biodiversity—Exemplified in the Nordic countries. - *Ecological Indicators* 13: 104–116.
- Novoa, C. 1998. La perdrix grise dans les Pyrénées-Orientales, utilisation de l'habitat, éléments de démographie, incidence des brûlages dirigés.

- Novoa, C. et al. 2008. Effect of weather on the reproductive rate of Rock Ptarmigan *Lagopus muta* in the eastern Pyrenees. - *Ibis* 150: 270–278.
- Novoa, C. et al. 2011. Demographic Traits of Two Alpine Populations of Rock Ptarmigan. - *Ecology, Conservation, and Management of Grouse: Published for the Cooper Ornithological Society*: 267.
- Novoa, C. et al. 2014a. Le Lagopède en Haute Savoie, biologie des populations et impact des activités humaines. - Publication ONCFS/Asters/GRIFEM.
- Novoa, C. et al. 2014b. Le lagopède alpin en Haute-Savoie, biologie des populations et impact des activités humaines.
- Observatoire des Galliformes de Montagne (OGM) Suivi patrimonial des Galliformes. Bilan de la décennie 2010-2019.
- Okamoto, D. K. et al. 2020. Spatial variation in exploited metapopulations obscures risk of collapse. - *Ecological Applications* 30: e02051.
- Olson, D. M. and Dinerstein, E. 2002. The Global 200: Priority ecoregions for global conservation. - *Annals of the Missouri Botanical Garden*: 199–224.
- Owens, I. P. F. and Bennett, P. M. 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 12144–12148.
- Pacifici, M. et al. 2013. Generation length for mammals. - *NC* 5: 89–94.
- Pannekoek, J. and van Strien, A. J. 2005. TRIM 3 manual (Trends & indices for monitoring data) Voorburg. - The Netherlands: Statistics Netherlands
- Parc National des Écrins 2006. Les galliformes. Poules et coqs de montagne.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637–669.
- Patthey, P. et al. 2012. Vegetation structural and compositional heterogeneity as a key feature in Alpine Black Grouse microhabitat selection: conservation management implications. - *European Journal of Wildlife Research* 58: 59–70.
- Pernollet, C. A. et al. 2015. Regional changes in the elevational distribution of the Alpine Rock Ptarmigan *Lagopus muta helvetica* in Switzerland. - *Ibis* 157: 823–836.
- Péron, G. 2013. Compensation and additivity of anthropogenic mortality: life-history effects and review of methods (T Coulson, Ed.). - *J Anim Ecol* 82: 408–417.
- Peronace, V. et al. 2012. Lista Rossa 2011 degli uccelli nidificanti in Italia. - *Avocetta* 36: 11–58.
- Possingham, H. P. et al. 2000. Making Smart Conservation Decisions.: 18.
- Putman, R. et al. 2011. Ungulate Management in Europe: Problems and Practices.

- Quintero, I. and Jetz, W. 2018. Global elevational diversity and diversification of birds. - *Nature* 555: 246–250.
- Randi, E. et al. 2003. Phylogeography of the rock partridge (*Alectoris graeca*). - *Molecular Ecology* 12: 2201–2214.
- Reichman, O. J. et al. 2011. Challenges and Opportunities of Open Data in Ecology. - *Science* 331: 703–705.
- Rochet, M.-J. et al. 2000. Comparative analysis of phylogenetic and fishing effects in life history patterns of teleost fishes. - *Oikos* 91: 255–270.
- Rodrigues, A. et al. 2006. The value of the IUCN Red List for conservation. - *Trends in Ecology & Evolution* 21: 71–76.
- Rogers, G. E. 1963. Blue Grouse Census and Harvest in the United States and Canada. - *The Journal of Wildlife Management* 27: 579.
- Rougerie, G. 1955. *La vie aux hautes altitudes*.
- Saether, B.-E. and Bakke, Ø. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. - *Ecology* 81: 642–653.
- Sandercock, B. K. et al. 2005. Life history strategies in extreme environments: comparative demography of arctic and alpine ptarmigan. - *Ecology* 86: 2176–2186.
- Saunders, S. P. et al. 2018. Evaluating population viability and efficacy of conservation management using integrated population models (J Rhodes, Ed.). - *Journal of Applied Ecology* 55: 1380–1392.
- Savory, C. J. 1989. The importance of invertebrate foods to chicks of gallinaceous species. - *Proceedings of the Nutrition Society* 48: 113–133.
- Schaub, M. and Abadi, F. 2011. Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. - *Journal of Ornithology* 152: 227–237.
- Schaub, M. and Kéry, M. 2012. Combining information in hierarchical models improves inferences in population ecology and demographic population analyses: Hierarchical models in population ecology. - *Animal Conservation* 15: 125–126.
- Schaub, M. et al. 2010. Massive immigration balances high anthropogenic mortality in a stable eagle owl population: Lessons for conservation. - *Biological Conservation* 143: 1911–1918.
- Schweiger, A. K. et al. 2012. Small-scale habitat use of black grouse *Tetrao tetrix* L. and rock ptarmigan *Lagopus muta helvetica* Thienemann in the Austrian Alps. - *European Journal of Wildlife Research* 58: 35–45.
- Scridel, D. et al. 2018. A review and meta-analysis of the effects of climate change on Holarctic mountain and upland bird populations. - *Ibis* 160: 489–515.

- Segelbacher, G. and Storch, I. 2002. Capercaillie in the Alps: genetic evidence of metapopulation structure and population decline. - *Molecular Ecology* 11: 1669–1677.
- Simons, T. R. et al. 2009. Sources of Measurement Error, Misclassification Error, and Bias in Auditory Avian Point Count Data. - In: Thomson, D. L. et al. (eds), *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US, pp. 237–254.
- Sirkiä, S. et al. 2010. Are the declining trends in forest grouse populations due to changes in the forest age structure? A case study of Capercaillie in Finland. - *Biological Conservation* 143: 1540–1548.
- Steinbauer, M. J. et al. 2016. Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation: Topographic isolation and endemism. - *Global Ecology and Biogeography* 25: 1097–1107.
- Stephens, P. A. et al. 2016. Consistent response of bird populations to climate change on two continents. - *Science* 352: 84–87.
- Stocker, T. F. et al. 1993. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.: 14.
- Storch, I. 2007. Conservation Status of Grouse Worldwide: An Update. - *Wildlife Biology* 13: 5–12.
- Strebel, N. and Bühler, C. 2015. Recent shifts in plant species suggest opposing land-use changes in alpine pastures. - *Alp Botany* 125: 1–9.
- Südbeck, P. et al. 2007. Rote Liste der Brutvögel Deutschlands - 4. Fassung, 30 November 2007. - *Berichte Zum Vogelschutz* 44: 23–81.
- Tasser, E. and Tappeiner, U. 2002. Impact of land use changes on mountain vegetation. - *Applied Vegetation Science* 5: 173–184.
- Taylor, B. L. and Gerrodette, T. 1993. The Uses of Statistical Power in Conservation Biology: The Vaquita and Northern Spotted Owl. - *Conservation Biology* 7: 489–500.
- Thiel, D. 2007. Behavioral and physiological effects in capercaillie (*Tetrao urogallus*) caused by human disturbance.
- Thomas, L. et al. 2005. A unified framework for modelling wildlife population dynamics. *Australian & New Zealand Journal of Statistics*. 47: 19–34.
- Tian, S. et al. 2018. Research advances of Galliformes since 1990 and future prospects. - *Avian Research* 9: 1–13.
- Tito, R. et al. 2020. Mountain Ecosystems as Natural Laboratories for Climate Change Experiments. - *Front. For. Glob. Change* 3: 38.
- Turunen, M. T. et al. 2016. Coping with difficult weather and snow conditions: Reindeer herders' views on climate change impacts and coping strategies. - *Climate Risk Management* 11: 15–36.

- UICN France et al. 2011. UICN France, MNHN, LPO, SEOF & ONCFS (2011) La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Oiseaux de France métropolitaine. Paris, France.
- Unander, S. et al. 2016. Populations on the limits: survival of Svalbard rock ptarmigan. - *Journal of Ornithology* 157: 407–418.
- Vilà-Cabrera, A. et al. 2019. Refining predictions of population decline at species' rear edges. - *Global Change Biology* 25: 1549–1560.
- Visinoni, L. et al. 2014. Microclimate and microhabitat selection by the Alpine Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) during summer. - *Journal of Ornithology* 156: 407–417.
- Visser, M. E. and Both, C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. - *Proc. R. Soc. B* 272: 2561–2569.
- Visser, M. E. et al. 2004. Global Climate Change Leads to Mistimed Avian Reproduction. - In: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 89–110.
- Viterbi, R. et al. 2015. Climatic control and population dynamics of black grouse (*Tetrao tetrix*) in the Western Italian Alps: Population Dynamics of Alpine Black Grouse. - *Jour. Wild. Mgmt.* 79: 156–166.
- Walther, G.-R. et al. 2005. Climate Change and High Mountain Vegetation Shifts. - In: Broll, G. and Keplin, B. (eds), *Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag, pp. 77–96.
- Wang, G. et al. 2002. Relationships between climate and population dynamics of white-tailed ptarmigan *Lagopus leucurus* in Rocky Mountain National Park, Colorado, USA. - *Climate Research* 23: 81–87.
- Watson, A. and Moss, R. 2008. *Grouse. The natural history of British and Irish species*. - HarperCollins.
- Wauchope, H. et al. 2019. When can we trust population trends? A method for quantifying the effects of sampling interval and duration. - *Methods Ecol Evol*: 2041–210X.13302.
- White 2019. Minimum Time Required to Detect Population Trends: The Need for Long-Term Monitoring Programs. - *BioScience*: 40–46.
- Wilson, H. B. et al. 2011. Variability in Population Abundance and the Classification of Extinction Risk: Classifying Extinction Risk. - *Conservation Biology* 25: 747–757.
- Wittwer, G. 2007. Negative impact of tourist resort settlement on reproductive success of Alpine wildlife: a case study of the Black grouse (*Tetrao tetrix*).
- Yoccoz, N. G. et al. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. - *Trends in Ecology & Evolution* 16: 446–453.
- Zammuto, R. M. 1986. Life histories of birds: clutch size, longevity, and body mass among North American game birds. - *Can. J. Zool.* 64: 2739–2749.

Bibliographie

- Zbinden, N. et al. 2018. Evidence for an additive effect of hunting mortality in an alpine black grouse *Lyrurus tetrix* population. - *Wildlife Biology* 2018: wlb.00418.
- Zipkin, E. F. and Saunders, S. P. 2018. Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. - *Biological Conservation* 217: 240–250.
- Zulka, K. P. 2009. Rote Listen gefährdeter Tiere Österreichs. - Böhlau Verlag Wien.

***Annexe 1 : Canonne, C., Perrot, C., Séranne, L.,
Montadert, M., Besnard, A., 2020. Démographie et
compromis entre traits d’histoire de vie chez les
galliformes. État de la connaissance. Faune Sauvage.
325: 36-41***



Démographie et compromis entre traits d'histoire de vie chez les galliformes. État de la connaissance



© C. Canonne/OFB

▲ Le lagopède des saules (*phasianidés*) est une espèce chassée ayant une répartition circumboréale. Il occupe les milieux subalpins et subarctiques.

La dynamique des populations est façonnée par des contraintes physiologiques qui ne permettent pas aux individus de maximiser simultanément la survie et la reproduction. En fonction de ses paramètres démographiques, chaque espèce se place le long d'un continuum allant des espèces présentant des dynamiques lentes, investissant massivement dans la survie au détriment de la reproduction, à des espèces présentant des dynamiques rapides exposant le compromis inverse. Cette position sur le gradient lent-rapide est directement reliée au taux de renouvellement des espèces et va déterminer les conditions et la durabilité des prélèvements. Connaître au sein de ce gradient la position des galliformes, qui comptent plusieurs espèces d'intérêt cynégétique et/ou en danger d'extinction, est important pour la mise en place de mesures de gestion adaptées.

Comprendre comment sont façonnés les compromis entre traits d'histoire de vie pour assurer la survie des espèces sur le long terme

L'estimation des paramètres démographiques (survie, fécondité, etc.) et le développement de modèles de dynamique des populations à des échelles locales ou régionales apparaissent comme des objectifs de premier plan pour définir des

mesures de gestion (notamment des quotas de chasse), afin d'assurer la viabilité à long terme des populations. Malheureusement, la construction de tels modèles se heurte fréquemment au manque de données « locales » pour estimer les paramètres démographiques. Des études concernant les oiseaux (Bennett & Owens, 1997), les mammifères ou encore les poissons, ont cependant montré que le risque d'extinction diffère selon le type d'organisme considéré, et

**COLINE CANONNE^{1*, 2},
CHARLOTTE PERROT^{1*},
LÉO SÉRANNE^{1*, 2},
MARC MONTADERT^{1**},
AURÉLIEN BESNARD²**

¹ OFB, Direction de la recherche et de l'appui scientifique, Unité Petite faune sédentaire et espèces Outre-mer – * Juvignac, ** Sevrier.

² UMR 5175 CEFE - EPHE - Université PSL – Montpellier.

Contacts : coline.canonne@gmail.com ;
charlotte.perrot@ofb.gouv.fr

qu'il en est probablement de même concernant la sensibilité à l'exploitation. Il est donc nécessaire d'obtenir les paramètres démographiques clés de l'espèce.

Démographie lente vs rapide : le gradient « slow-fast »

Les approches comparatives ont montré que de nombreux traits d'histoire de vie sont corrélés entre eux (**encadré 1**). En effet, la théorie des traits d'histoire de vie

► Encadré 1 • Définitions des concepts centraux

Les approches comparatives sont des méthodes statistiques permettant de tester la corrélation entre différentes variables ou traits d'histoire de vie, en tenant compte des relations phylogénétiques entre espèces (espèces proches génétiquement). La prise en compte de la phylogénie permet d'intégrer dans les analyses l'histoire évolutive des espèces, et ses conséquences sur les corrélations entre traits. Généralement, les approches comparatives se basent sur des données issues de la littérature scientifique et demandent donc un effort important de recherche bibliographique.

Les traits d'histoire de vie sont des caractéristiques qui décrivent le cycle biologique d'un individu, d'une population ou d'une espèce. Les principaux traits sont le nombre et la taille de la progéniture, l'âge de première reproduction, la longévité, le type de nid, la migration, etc. Tous ces traits sont en partie héréditaires et donc soumis à la sélection naturelle.

L'allométrie est la description du changement des caractéristiques des êtres vivants en fonction de leur taille. Ces caractéristiques peuvent être des traits morphologiques (taille d'un organe), des traits physiologiques (taux métaboliques) ou encore des traits démographiques (survie, fécondité, etc.).

Un groupe/taxon est dit **monophylétique** quand toutes les espèces qui le composent descendent d'un unique ancêtre, appelé ancêtre commun.

recherche important s'intéresse à la description des liens entre ces gradients et l'écologie des espèces (Kolm, 2007). Par exemple, les oiseaux nidifuges sont généralement de plus grosses espèces, qui pondent davantage et de plus gros œufs, ont peu de nichées par an et présentent peu de soins parentaux en comparaison des nidicoles. Enfin, la théorie des populations exploitées prédit que le niveau de prélèvement qu'une population peut supporter est d'autant plus important que le taux de reproduction de l'espèce est élevé (Lebreton, 2005). En d'autres termes, les espèces présentant des dynamiques rapides (faible survie, forte production de jeunes) auront une meilleure capacité à compenser les pertes dues au prélèvement.

Un cadre pour prédire certains paramètres démographiques manquants

L'analyse comparative des traits démographiques et morphologiques au sein d'un taxon, d'une famille ou d'un genre par exemple, prenant notamment en compte les relations phylogénétiques (parenté) entre les espèces, permet d'établir un cadre théorique décrivant les liens/compromis entre ces traits. Ce cadre théorique peut être très utile pour la compréhension de la dynamique d'espèces peu étudiées pour lesquelles les données démographiques sont rares voire inexistantes. Pour ces espèces, il est impossible

postule que le calendrier et la durée des événements clés de la vie d'un organisme (naissance, reproduction, migration, mort) sont façonnés par la sélection naturelle pour produire le plus grand nombre possible de descendants. Cette sélection est contrainte par un certain nombre de caractéristiques écologiques, qui déterminent une quantité donnée d'énergie à allouer entre survie et reproduction (Zammuto, 1986). Ainsi, certaines espèces investissent massivement et tôt dans la reproduction au détriment de leur propre survie. Ces espèces sont dites à démographie rapide. D'autres, qui vivent beaucoup plus longtemps, se reproduisent tardivement et ont peu de descendants à chaque reproduction, sont dites à démographie lente. En fonction de ses traits démographiques, chaque espèce peut ainsi être placée le long d'un continuum allant des espèces les plus lentes, comme la baleine bleue (longévité : 80-90 ans ; production d'un jeune tous les 2 à 3 ans), aux espèces les plus rapides, avec par exemple la souris grise (durée de vie : 1 an dans la nature ; production moyenne de 37 jeunes/an). C'est ce que l'on nomme le gradient « slow-fast » (voir par exemple Stearns, 1992). La taille (et donc la masse corporelle) semble être un bon indicateur de la position d'une espèce le long du gradient slow-fast (Saether, 1987). En effet, les espèces rapides sont généralement plus petites que les espèces lentes. Cependant, ces relations allométriques (corrélation entre traits et taille, voir l'**encadré 1**) sont variables en fonction des taxons, ce qui implique que la généralité connue à des échelles taxonomiques élevées (classe, ordre) ne permet souvent

qu'une estimation assez approximative de ces liens entre traits à des échelles plus fines (famille, genre, espèce).

La prise en compte d'autres traits de vie

Ce concept d'un continuum lent-rapide a également été étendu afin d'inclure des traits physiologiques et comportementaux ; on parle de « Pace-of-Life Syndrome (POLS) ». Un champ de



▲ Le colin de Californie (odontophoridés) vit dans le sud-ouest des États-Unis. Il vit entre 1 et 2 ans et sa ponte moyenne est de 14 œufs. C'est une espèce chassée dont les effectifs augmentent.

de construire des modèles de dynamique des populations (de type modèle matriciel par exemple) et, en conséquence, d'identifier quelles sont les meilleures mesures de gestion ou de conservation le cas échéant. Cependant, les connaissances générales sur les compromis entre traits démographiques et les relations allométriques peuvent permettre de prédire certains paramètres démographiques manquants (Conde *et al.*, 2019). Par exemple, des prédictions quant au risque d'extinction des populations ont pu être réalisées sur des espèces pour lesquelles la masse était le seul paramètre connu (Hilbers *et al.*, 2016, voir l'**encadré 2**). L'estimation de traits démographiques à partir des relations entre traits d'histoire de vie est une approche qui a du potentiel pour la gestion et la conservation des espèces. Cette approche est d'autant plus pertinente que les espèces classées « en danger » et « en danger critique » sur la liste rouge de l'UICN (<https://www.iucnredlist.org/fr>) sont celles ayant le plus faible index de connaissance sur les traits démographiques (Conde *et al.*, 2019).

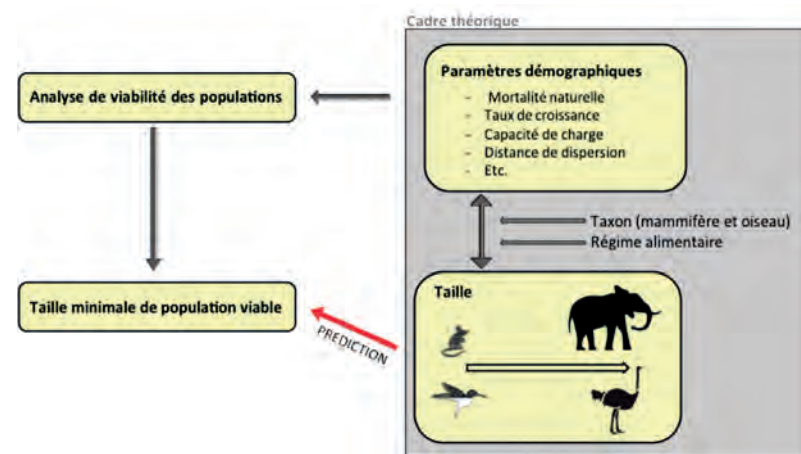
De l'utilité de la démographie comparée chez les galliformes

Les galliformes comprennent cinq familles : les mégapodidés (mégapodes), les cracidés (hocco), les phasianidés (lagopède, perdrix, faisans, etc.) les numidés (pintades) et les odontophoridés (colins). Ce groupe d'oiseaux est largement réparti sur le globe et occupe des milieux très variés. On trouve par exemple le lagopède alpin au Groenland, la pintade vulturine dans la savane africaine, le léipoa ocellé dans les garrigues semi-arides australiennes, le hocco alector dans les forêts



▲ Le grand hocco (cracidés) vit en Amérique centrale. Sa longévité maximale est de 24 ans et la femelle ne pond que deux œufs. Cette espèce, qui est chassée, est classée vulnérable sur la liste rouge de l'UICN.

► Encadré 2 • Analyse comparative et risque d'extinction



Dans leur étude, Hilbers *et al.* (2016) ont élaboré une approche de modélisation qui quantifie le risque d'extinction en fonction des relations allométriques entre divers paramètres démographiques des espèces et leur taille corporelle. Ces relations entre ces différents traits s'appuient sur un cadre théorique établi à partir d'analyses comparatives chez les oiseaux et les mammifères. Cette étude confirme que les espèces de grande taille sont plus vulnérables aux risques d'extinction. Elle a aussi mis en évidence que la relation entre la taille corporelle de l'espèce et le risque d'extinction varie d'un taxon à l'autre (oiseaux et mammifères), mais aussi selon le régime alimentaire de l'espèce (carnivore vs non carnivore). À partir de ce travail, il est possible de prédire le risque d'extinction approximatif d'une population sachant la masse de l'espèce, son groupe taxonomique et son régime alimentaire. En ce qui concerne les espèces pour lesquelles nous manquons de données démographiques, ces méthodes d'inférence peuvent donner des informations précieuses pour décrire l'état d'une population et mettre en place des mesures de gestion telles que des quotas de chasse.

tropicales humides sud-américaines, la perdrix grise dans les plaines agricoles européennes, le tétraogalle du Caucase dans les prairies alpines, etc.

En plus d'occuper des milieux très différents, ils présentent des traits d'histoire de vie tout aussi variés. En effet, on trouve

chez les galliformes une forte variabilité de la taille des espèces (12 à 235 cm de long ; 45 g à 22 kg), une grande gamme de taille de ponte (1 œuf chez le mégapode de Pritchard, jusqu'à 24 œufs chez le talégalle de Latham), des méthodes d'incubation variées (absente chez les mégapodes, double-incubation chez la perdrix bartavelle), ainsi que des systèmes d'appariement très différents (monogamie, polygamie, polyandrie, promiscuité). Quant à la durée de vie, elle peut être de seulement quelques années (le colin de Virginie a une espérance de vie de 1,5 an) ou atteindre une bonne vingtaine d'années (le grand hocco peut vivre jusqu'à 24 ans en captivité). Cette hétérogénéité au sein d'un taxon monophylétique (**encadré 1**) fait des galliformes un modèle de choix pour comprendre les corrélations entre traits d'histoire de vie (Trouvilliez, 1988).

Une étude de démographie comparée chez les galliformes permettrait aussi d'inférer des paramètres démographiques inconnus chez certaines espèces, de les placer sur un continuum des stratégies de vie, et de mieux comprendre le fonctionnement des populations. Ceci est particulièrement intéressant pour ce groupe dont



▲ Le talégalle de Latham (*mégapodidés*) se trouve en Australie. Le mâle dominant construit un grand monticule de matière organique. Ce nid est ensuite visité par une succession de femelles pour l'accouplement et la ponte.

10 % des espèces sont classées « en danger » ou « en danger critique » sur la liste rouge de l'UICN, 38 % sont chassées et/ou prélevées pour l'ornement, 36 % sont impactées par l'agriculture et 28 % par l'exploitation forestière (Storch, 2013). Le groupe des galliformes est ainsi composé d'espèces à fort intérêt économique (chasse et élevage), qui voient leur habitat se dégrader rapidement ou disparaître sous la pression des activités humaines. Comprendre la dynamique des populations de ces espèces est donc un enjeu majeur pour leur conservation.

Une synthèse bibliographique récente de Tian *et al.* (2018), portant sur l'ensemble des articles traitant des galliformes publiés de 1990 à 2016, a montré une forte augmentation du nombre d'articles ayant comme sujets principaux l'écologie macroscopique (notamment l'utilisation de l'habitat), la taxonomie et la phylogénie. En effet, la phylogénie de ce groupe est plutôt bien connue et régulièrement mise à jour ; ce qui est un préalable nécessaire à une analyse comparative qui nécessite la prise en compte des relations phylogéniques entre les espèces étudiées. Un certain nombre de travaux se sont déjà intéressés à l'influence de l'altitude et de la latitude sur certaines relations allométriques chez les galliformes (taille de ponte, masse des œufs, durée d'incubation) - (Balasubramaniam & Rotenberry, 2016), mais aucune n'a porté sur le fonctionnement démographique dans son ensemble.

État des lieux : recherche bibliographique

Afin d'explorer ces questions, nous avons constitué une base de données des traits d'histoire de vie de tous les galliformes en nous basant en partie sur ce qui avait déjà été fait dans la littérature, avec un focus particulier sur les traits démographiques. Chaque entrée dans la base est accompagnée d'un maximum

d'informations pour contextualiser les traits : l'espèce, la sous-espèce, la classe d'âge, le sexe, la localité, la taille de population, etc. Un accent a été mis sur les informations permettant de qualifier la précision des estimations (écart-type, min - max, coefficient de variation).

Pour un total de plus de 4 100 entrées provenant de 269 sources, nous avons relevé tous les caractères suivants que l'on peut regrouper en quatre grandes catégories :

- morphologie : masse, longueur du tarse, longueur de l'aile ;
- œufs : période moyenne d'incubation, taux d'éclosion, nombre, masse, longueur, largeur ;
- reproduction : âge de première reproduction, âge de maturité sexuelle, taux de succès du nid, système reproducteur (monogamie, polygamie, promiscuité, etc.), qui construit le nid, couve et participe à l'élevage des jeunes, pontes multiples ou pontes de remplacement ;

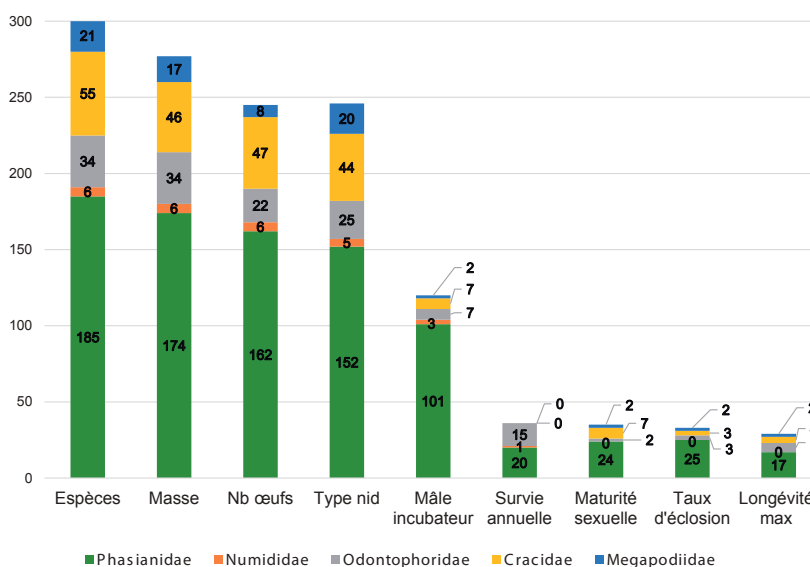
- survie : longévité moyenne, longévité maximale, survie annuelle, temps de génération, mortalité la première semaine, mortalité le premier mois, mortalité la première année.

Il ressort de notre synthèse bibliographique, venant confirmer ce qui avait été montré par Tian *et al.* (2018), que la recherche portant sur les traits d'histoire de vie ne représente qu'une petite proportion des études menées sur les galliformes, et que nombre de ces traits sont inconnus pour un grand nombre d'espèces. La taille de population est renseignée dans seulement 45 % des occurrences. On observe aussi un déséquilibre géographique des populations étudiées. La plupart des données proviennent d'études réalisées en Amérique du Nord et en Europe, puis vient l'Asie.

Une méconnaissance des traits liés à la reproduction et à la survie

Si les caractéristiques morphologiques semblent être plutôt bien connues au sein de ce groupe (au moins une donnée pour 245 espèces sur les 300 constituant ce taxon), ce n'est pas le cas pour les traits liés à la reproduction et à la survie (*figure 1*). Concernant la reproduction, le nombre, la dimension des œufs et la période d'incubation sont souvent bien documentés, de même que des traits qualifiant le système de reproduction. Cependant, le rôle des mâles dans la construction des nids, l'incubation et l'élevage des nichées sont décrits pour seulement 20 %, 46 % et 31 % des espèces respectivement. Enfin, le succès reproducteur, l'âge de la maturité sexuelle

Figure 1 Nombre d'espèces pour lesquelles nous avons au moins une donnée concernant le trait étudié. La première colonne indique la répartition du nombre d'espèces dans les cinq grandes familles de galliformes.





© Derek Keats

▲ La pintade de Numibie (*numidés*) est largement répartie en Afrique subsaharienne. En plus d'être l'un des gibiers les plus chassés, elle est fréquemment domestiquée pour la consommation et l'ornement.

ou de la première reproduction, et la proportion de pontes multiples ou de remplacement, ne sont connus au mieux que pour 15 % des espèces. On note également dans ces lacunes un très fort déséquilibre entre les familles, la majorité (69 %) des études portant sur des phasianidés. Les données disponibles sur la survie sont quant à elle particulièrement rares. Si, pour certaines espèces comme le lagopède des saules (3,6 % des occurrences de la base) ou le colin de virginie (1,9 % des occurrences de la base), plusieurs populations ont fait l'objet d'un suivi et sont plutôt bien connues, cela ne représente qu'une infime partie des galliformes (figure 2). En effet, nous n'avons trouvé des données sur la survie annuelle que pour 36 espèces, quasi exclusivement des phasianidés et odontophoridés. Concernant la longévité maximale, bien que sa connaissance soit mieux répartie entre les familles, nous n'avons trouvé des informations que pour 29 espèces. Enfin, la méconnaissance de la biologie de

certaines espèces peut aller très loin, avec par exemple un manque d'information sur le système d'appariement (figure 3A). La majorité des occurrences de la base porte en effet sur des espèces monogames. De même, la plupart des études ont porté sur des espèces construisant des nids au sol (figure 3B).

Face à ce constat, il paraît difficile encore aujourd'hui de conduire un travail poussé d'analyse comparative qui permettrait de documenter correctement les questions soulevées en introduction. Malgré les nombreux développements statistiques à notre disposition depuis la première analyse faite par Trouvilliez *et al.* (1988), les espèces pour lesquelles nous avons suffisamment d'informations ne sont guère plus nombreuses, ne nous permettant pas d'étendre l'analyse à l'ensemble du groupe.

Il est par ailleurs ressorti durant notre travail que la littérature grise est une source riche de données concernant les traits, mais globalement très peu

accessible et de qualité hétérogène. En effet, de nombreuses études ne donnent que très peu de détails concernant la récolte des données, et des informations de base sont parfois manquantes (taille d'échantillon, degré d'incertitude associé aux valeurs, localisation exacte...). Une seconde difficulté rencontrée a été de ne pas pouvoir distinguer clairement les données portant sur des oiseaux sauvages de celles portant sur des oiseaux issus de relâchers, alors qu'on peut s'attendre à de fortes disparités en termes de démographie entre ces deux groupes d'individus.

Recommandations

Pour commencer, il semble important de continuer à alimenter cette base de données, afin d'être le plus exhaustif possible et d'éviter des déséquilibres qui pourraient être liés à la provenance des ouvrages de référence majoritairement utilisés jusqu'ici.

Notre étude souligne l'insuffisance et/ou l'hétérogénéité de la qualité des données disponibles pour la réalisation d'une analyse comparative des traits démographiques chez les galliformes. La difficulté à recueillir ce type de données en est probablement la cause. En effet, l'estimation de paramètres démographiques implique généralement un suivi à long terme (par capture-marquage-recapture par exemple), qui nécessite d'importants moyens difficiles à mobiliser. De plus, ce type de suivi peut être compliqué voire impossible pour les espèces rares, craintives, cryptiques ou même dangereuses. Toutes ces raisons font que la majorité des études ont été effectuées en Europe ou en Amérique du Nord, tandis que les espèces africaines et sud-américaines restent très peu connues (Tian *et al.*, 2018).

Néanmoins, il existe aujourd'hui de nouvelles technologies pouvant remédier partiellement à ce problème. En effet, l'essor du suivi d'individus (biologging) avec la montée en capacité des balises GPS (augmentation de la durée de vie des batteries, transmission des données à distance, miniaturisation) est un vrai atout pour étudier certains paramètres démographiques.

Pour ce qui est de la qualité des données, nous insistons sur la nécessité de transmettre le plus d'informations possible dans les publications scientifiques et dans la littérature grise pour assurer la reproductibilité et la comparaison entre études. La taille de l'échantillon, la localité, l'origine des individus (captifs vs sauvages), l'erreur associée aux estimations sont le

Figure 2 Nombre de traits renseignés par espèce dans la base en fonction de sa famille.

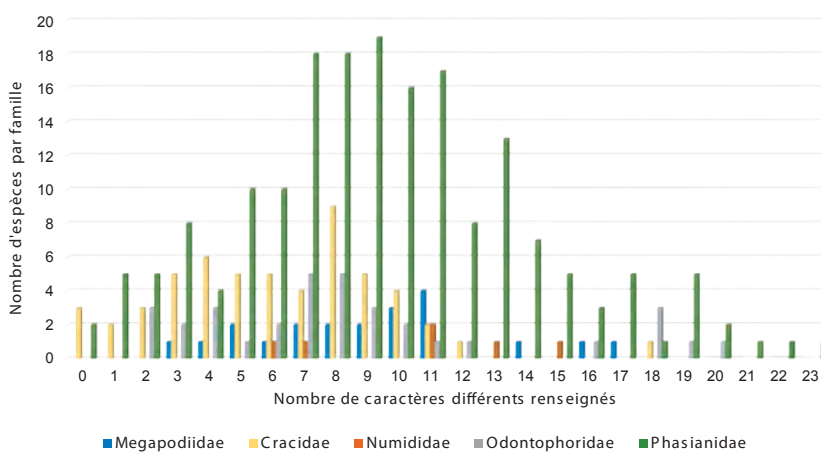
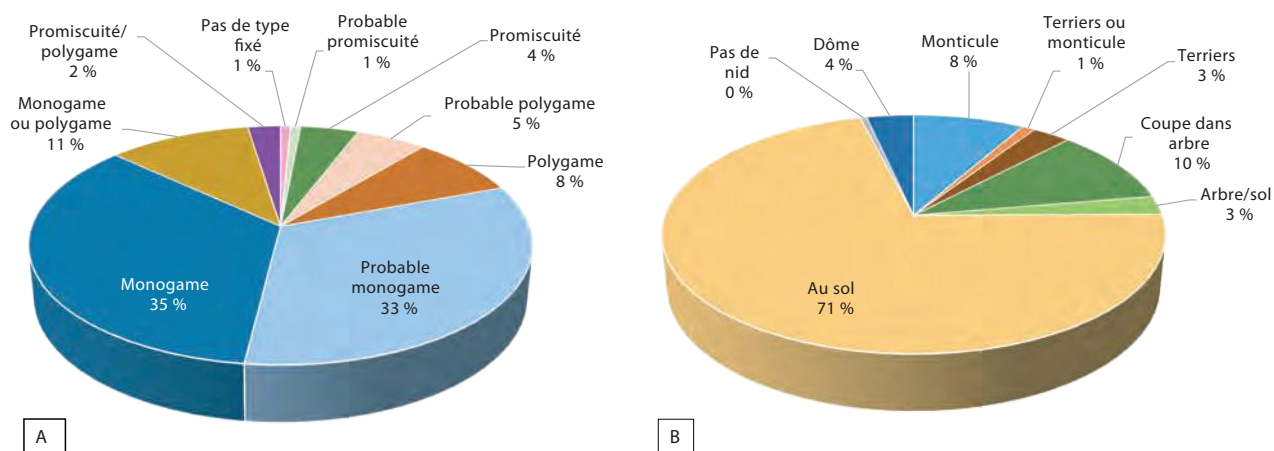


Figure 3 Répartition des occurrences dans la base du type de système reproducteur (A) et du type de nid (B).



minimum requis. Enfin, centraliser l'ensemble des données déjà existantes dans des bases de données collaboratives (par exemple COMADRE - www.comadre-db.org) faciliterait beaucoup l'application d'analyses comparatives, et permettrait même d'avoir accès aux données issues de la littérature grise écrite dans des langues autres que l'anglais (russe, chinois...).

Concernant les espèces exploitées, en l'absence d'informations précises sur la démographie, un processus de gestion adaptative peut être mis en place. Ce processus permet d'améliorer la connaissance de l'espèce et d'évaluer l'impact des prélèvements, pour ajuster au mieux la définition des quotas et assurer la pérennité des populations (Bacon & Guillemain, 2018). ●



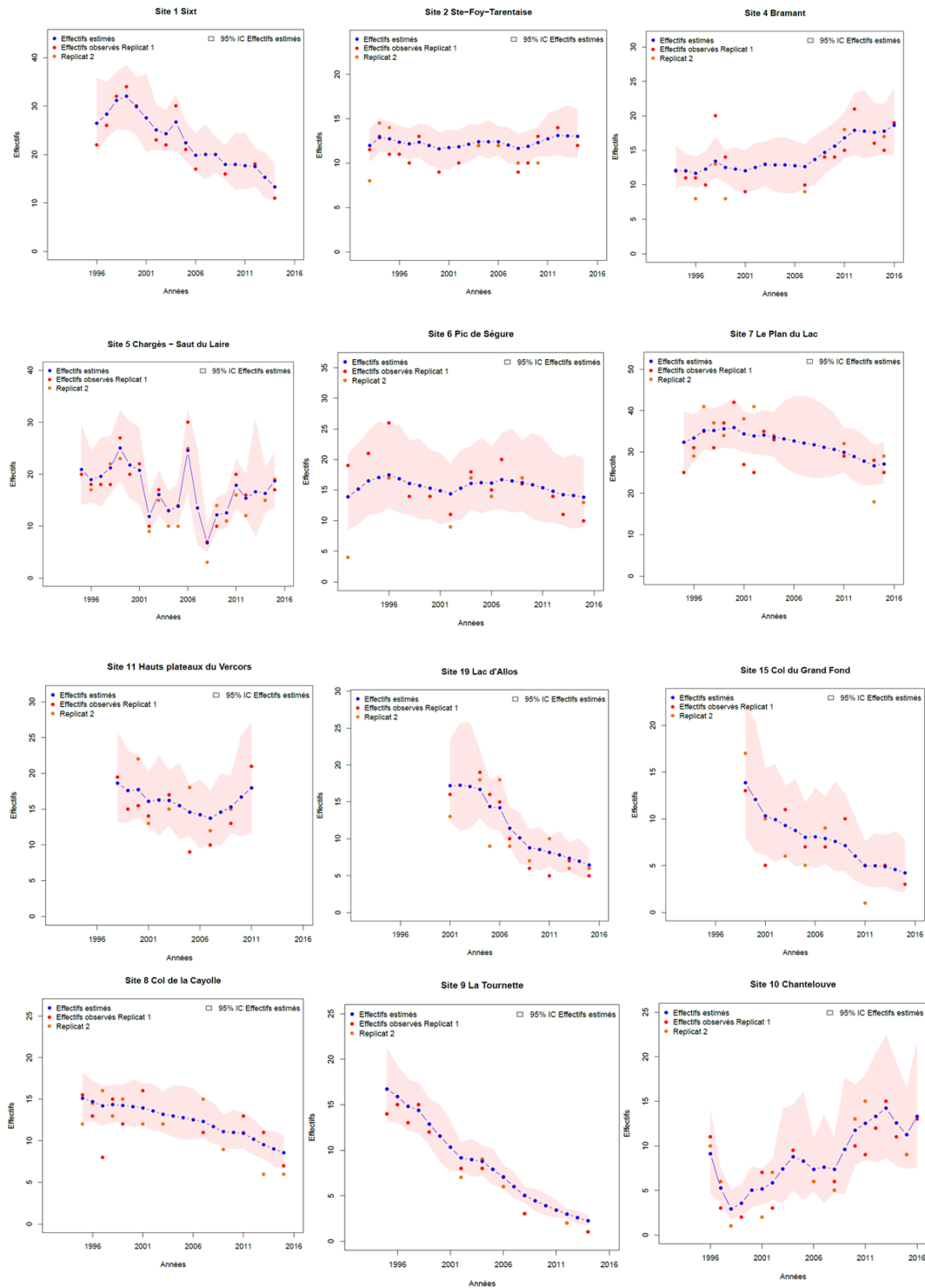
▲ Ce couple de cailles peintes, espèce monogame stricte, illustre qu'un fort dimorphisme sexuel n'est pas l'apanage des espèces polygames. La relation entre système d'appariement et polymorphisme est complexe et doit prendre en compte d'autres traits, tels que les rôles respectifs des deux sexes dans la reproduction.

Bibliographie

- ▶ Bacon, L. & Guillemain, M. 2018. La gestion adaptative des prélèvements cynégétiques. *Faune sauvage* n° 320 : 4-9.
- ▶ Balasubramaniam, P. & Rotenberry, J. T. 2016. Elevation and latitude interact to drive life-history variation in precocial birds: a comparative analysis using galliformes. *Journal of Animal Ecology* 85 (6): 1528-1539.
- ▶ Bennett, P.M. & Owens, I.P. 2002. *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems and extinction*. Oxford Series in Ecology and Evolution. 296 p.
- ▶ Conde, D.A., Staerk, J., Colchero, F. et al. 2019. Data gaps and opportunities for comparative and conservation biology. *PNAS* 116 (19): 9658-9664. <https://doi.org/10.1073/pnas.1816367116>.
- ▶ Hilbers, J.P., Schipper, A.M., Hendriks, A.J., Verones, F., Pereira, H.M. & Huijbregts, M.A.J. 2016. An allometric approach to quantify the extinction vulnerability of birds and mammals. *Ecology* 97 (3): 615-626. <https://doi.org/10.1890/14-2019.1>.
- ▶ Kolm, N., Stein, R.W., Mooers, A.Ø., Verspoor, J.J. & Cunningham, E.J.A. 2007. Can sexual selection drive female life histories? A comparative study on Galliform birds. *Journal of evolutionary biology* 20 (2): 627-638.
- ▶ Lebreton, J.-D. 2005. Dynamical and statistical models for exploited populations. *Australian & New Zealand Journal of Statistics* 47 (1): 49-63.
- ▶ Sæther, B.E. 1987. The influence of body weight on the covariation between reproductive traits in European birds. *Oikos* 48: 79-88.
- ▶ Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford Univ. Press, London. 249 p.
- ▶ Storch, I. 2013. Human disturbance of grouse-why and when? *Wildlife Biology* 19 (4): 390-404.
- ▶ Tian, S., Xu, J., Li, J., Zhang, Z. & Wang, Y. 2018. Research advances of Galliformes since 1990 and future prospects. *Avian Research* 9, 32. <https://doi.org/10.1186/s40657-018-0124-7>.
- ▶ Trouvilliez, J., Gaillard, J.-M., Allaine, D. & Pontier, D. 1988. Stratégies démographiques et gestion des populations chez les oiseaux : particularités des galliformes. *Gibier Faune Sauvage* n° 5 : 27-41.
- ▶ Zammuto, R.M. 1986. Life histories of birds: clutch size, longevity, and body mass among North American game birds. *Canadian Journal of Zoology* 64 (12): 2739-2749.

Annexe 2-1 : Tendances par sites Lagopède alpin

Résultats site par site de l'analyse par modèle « d'espace état » des tendances de populations sur les 12 sites de comptages lagopède alpin suivi par l'OGM dans les Alpes entre 1992 et 2016.



Annexe 2-2 : An integrated state-space model to assess Italian alpine galliforms status from count and bag data

Alessio MARTINOLI ^{1*}, Coline CANONNE ², Aurélien BESNARD ³ and Adriano MARTINOLI ¹

¹ Department of Theoretical and Applied Sciences, University of Insubria, via Dunant 3, 21100 Varese, Italy

² UMR 5175 CEFE, Montpellier, France, ONCFS, Paris, France

³ CNRS, PSL Research University, EPHE, UM, SupAgro, IRD, INRA, UMR 5175 CEFE, Montpellier, France

* corresponding author

alessio.martinoli@uninsubria.it

+39 (0)332 421540

ORCID number 0000-0001-7192-5033

ABSTRACT

Stochastic and systematic noise in wildlife population surveys can lead to high degree of uncertainty in population parameters estimation, which could be detrimental to species' conservation and management. Moreover, information may be available in several datasets derived from different field methods. This is the case of three Alpine gamebirds in Italy, for which we developed an integrated state-space model that sources information from counts and bags jointly to estimate population growth rates at various spatial scales. The model is built with two different observation processes (counts and bags) of the same state variable, i.e. population size, linked by a common parameter, the population growth rate. To examine population trends at various spatial scales and disentangle the potential effect of game management from biological factors, several models were applied to the growth rates. The integration of counts and bags succeeded in improving growth rate parameter precision and in reducing proxy-specific bias by increasing the sample size and extending data series length, helping in weighting the disproportionate effect of outliers which emerged in a previous study. On a 19-year basis, the national trends for the three species were consistent with the current conservation status reported in the Italian Red list of birds. We did not find strong regional patterns for Rock ptarmigan and Rock partridge, as a likely consequence of prevailing effects of local environmental conditions on population growth rate. On the contrary, Black grouse prealpine populations seemed to perform better along a W-E gradient. Potential applications of this model to other wildlife monitoring cases are discussed.

KEYWORDS

Alps, grouse, conservation status, Italy, integrated model, uncertainty, state-space model, population dynamics

INTRODUCTION

The assessment of wildlife population sizes and their trends is one of the most important research fields in conservation biology (Shaffer 1981, Soulé 1991, Dobson 2005). Population surveys allow the monitoring of the conservation status of populations, the potential identification of declining trends and vulnerability which can lead to the implementation of management actions (Yoccoz et al. 2001, Nichols and Williams 2006). This is usually achieved through field monitoring techniques and data modelling; however, their results often include a certain amount of uncertainty derived from several sources of noise. For example, census methods may not fit to the selected population/species ecology, not be fully standardised in time and space or be differently implemented among areas or years (Thomas 1996, Thompson 2002, Roberts and Schnell 2006). Subpopulations dynamics at the sampled units may not be representative of the whole target population (Brown et al. 1995, Guo et al. 2005); or detectability of individuals could be uneven due to the heterogeneity of environmental conditions, weather conditions or accessibility to sampling areas (Watkins et al. 2010, Anderson et al. 2015). Finally, data could be opportunistic or derive from indirect observational schemes (Sáenz-Arroyo et al. 2005, Cromsigt et al. 2009, McPherson and Myers 2009). Regardless of the nature of noise, this stochasticity in population surveys is grouped into a more general “observation error” in population modelling (de Valpine and Hastings 2002, Clark and Bjørnstad 2004).

Several methodological improvements to deal with observation errors have been developed in the assessment of population sizes in order to get reliable trends, both in field techniques (e.g. double observer counts, Nichols et al. 2000, Forcey et al. 2006; repeated surveys, Svensson 1979) and data modelling (e.g. N-mixture modelling for imperfect detection, Kéry et al. 2005). Minimising this uncertainty and getting robust and unbiased trend estimates is a crucial issue in conservation biology in order to trigger appropriate conservation measures if needed, and, in exploited populations, to set up a proper management with sustainable harvesting goals. Misinterpretation of population growth rates with high degree of uncertainty may lead to management policies failures with detrimental consequences to conservation of the target populations (Nichols et al. 1995).

State-space models (SSM) represent a natural approach to deal with observation errors, as they allow the disentanglement of the real, unobserved demographic processes from the process of data collection within the observed change in population size (Kéry and Schaub

2012, Gimenez et al. 2012). SSM are very flexible and have been recently applied to a wide range of studies, such as movement ecology (Anderson-Sprecher and Ledolter 1991, Patterson et al. 2008), occupancy (Royle and Kéry 2007) and, chiefly, population dynamics, often based on CMR (Besbeas et al. 2002, Pradel 2005, Gimenez et al. 2007, King 2012). SSM have been largely applied also to the estimation of population trends (Chaloupka and Balazs 2007, Hefley et al. 2013, Davis et al. 2014, Furrer et al. 2016), which represents a synthetic index providing an informative tool to assess the species conservation status. Besides the need to reduce uncertainty, ecologists often have different elements of the analysed biological system scattered in several different datasets (i.e. survival from capture-recapture data, fecundity from surveys at breeding sites, immigration/emigration from telemetry data). Such diverse data provide valuable information, but the joint inference is often made by analysing the datasets separately and comparing the output of population projections based on demographic parameters with the observed growth rates from count data (Coulson et al. 2001). This adds uncertainty in the analysis as not all demographic parameters are usually available and, thus, properly accounted in the projection. Integrated population modelling is a relatively novel approach that overcomes this issue by performing a joint likelihood from the likelihoods calculated from single datasets (White and Lubow 2002, Jenouvrier et al. 2003, Schaub et al. 2007, Zipkin and Saunders 2018). It has yet been applied to many wildlife research areas, most notably, to threatened species, where information available is often limited and therefore it is advisable to take advantage of all available information (Freeman and Crick 2003, Schaub et al. 2007, V´eran and Lebreton 2008, Rhodes et al. 2011) and to fishery and game species (Meyer and Millar 1999, White and Lubow 2002, Chee and Wintle 2010, Maunder and Punt 2013, Davis et al. 2014).

In game species, the estimation of population trends is usually based on two kind of proxies, i.e. counts of individuals in sample areas repeated over the years and analysis of game bags (Rogers 1963, Cattadori et al. 2003, Ferreira et al. 2010). Game bags records have been widely used as means to get population trends since they are usually collected at large spatial scales and longer temporal span than counts (Cattadori et al. 2003, Aebischer and Baines 2008, Imperio et al. 2010, Elmhagen et al. 2011, Ueno et al. 2014). Hence, some of the longer-lasting population surveys rely on bag information (Mysterud et al. 2002, Aebischer and Baines 2008) as well as national population trends (Mole´on et al. 2013). Moreover, in resource-limited contexts, hunting statistics provide a feasible monitoring system compared to more elaborated individual count schemes (Rist et al. 2010, Luzar et al. 2011). However,

hunting statistics often require some kind of correction for several sources of noise, namely, hunting effort and game management policies (Christensen 2005, Hörnell-Willebrand et al. 2006, Imperio et al. 2010, Ferreira et al. 2010, Willebrand et al. 2011, Pöysä et al. 2013). On the other hand, observation error in individual counts may be negligible at small spatial scale, given that application of census techniques can be more easily standardised locally, but at larger scale variability in environmental conditions (Sagarin et al. 2006), choice and application of techniques (Thomas 1996) and observer skills (Sauer et al. 1994) can remarkably affect population trend estimates. . These different sources of noise in counts and bags may eventually lead to inconsistencies between population trend estimates (Imperio et al. 2010, Martinoli et al. 2017), although being based on the same populations. In such cases, the integration of different observation processes within the same state process should minimise discrepancies taking advantage of all information available at the same time.

Three species of Alpine Galliforms (Black grouse *Lyrurus tetrix* L., hereinafter BG; Alpine Rock ptarmigan *Lagopus muta helvetica* , PTA; Alpine Rock partridge *Alectoris graeca saxatilis* Bechstein, PAR) are hunted in Italy. Despite being listed in Annex I and IV of the Birds Directive 2009/147/CE and the unfavourable conservation status of their populations (Peronace et al. 2012), no national survey of these species has been implemented so far. Thus, information on populations trends are based on hunting districts bird counts and bag data, albeit the application of census methods and the game management can differ markedly between districts and provinces (Martinoli et al. 2017). Estimated population sizes are outdated and derive from extrapolations of local data to national scale (Bricchetti and Fracasso 2004; Franzetti and Toso 2009) and population trends both at short- and long-term are based on expert knowledge (Nardelli et al. 2015). As a consequence, the conservation status of the three species at national level is considered virtually unknown (BirdLife International 2004, 2015a, 2015b, 2015c, Bricchetti and Fracasso 2004, Peronace et al. 2012). A first attempt to estimate population trends at national scale, gathering all the available data, evidenced that trends based on bags and counts are not consistent, and show species-specific bias (Martinoli et al. 2017).

Here we present an efficient approach to join two different datasets, namely counts of individuals and hunting bags, to reduce uncertainty on annual growth rate estimations at various spatial scales, taking advantage of all available information. Using the same datasets of Martinoli et al. (2017), our study aimed at i) evaluating population trends of the three species at national, regional and site level, ii) checking if the estimated trends fit the current

national Red list classification, iii) testing for an effect of game management policies on the datasets and iv) evaluating the performance of an integrated bags/counts model over single-proxy models.

METHODS

Study area

Data were collected from the whole Italian Alps, which host all BG and PTA national populations and roughly 75% of PAR populations (Peronace et al. 2012, Trocchi et al. 2016). Southern Tyrol (Bolzano/Bozen province) was excluded from the study due to data unavailability. The smallest geographical entity at which data were available is the game management unit (GMU, average extent of 468 ± 285 km²), which corresponds to hunting districts in Western Alps or an aggregation of them in the Eastern Alps. In order to disentangle the effect of different game management schemes from biological factors on population trends estimates, we grouped GMUs according to two different categorizations. In the first one we grouped GMUs into ecological coherent areas, according to classification of the Alps into geographic sectors identified by Ozenda (1985), which takes into consideration elevation (inner/outer Alps), geology (siliceous/carbonaceous soils) and geography (west-east gradient) (Figure 1). As for the second categorization, we grouped GMUs according to game management authorities, which may introduce noise through conducting different management policies, count methods and hunting effort. Depending on the GMU, we identified as game management authority the province, a group of provinces or the region, since in Italy hunting and game-bag limitations are entrusted to different administrative levels.

Count and bag data

Populations are surveyed annually by game wardens and/or hunters to estimate breeding success (between August and mid-September according to the species) through dog-assisted counts of all detected individuals (adults and juveniles) (Léonard 1992) with the aim to set a sustainable shooting plan for the upcoming hunting season (October-November). Since hunting management is delegated to local authorities (regions or provinces), counting effort is not standardized at national scale. Counts and game bags datasets were based on 19-year time series from 73 game management units (hereinafter GMUs) covering the whole Italian Alps. Since PAR and PTA hunting is allowed only in few areas, only BG data were available for all units. Given that counts are mandatory in GMUs which allow Galliform hunting, count and bag data were usually available for the same units. Series length are uneven across GMUs

due to different data management/storage policies of game management authorities and occasional hunting suspensions. On average, missing data represented 1/3 of the datasets, BG bags being an exception with only 11% missing values. Further details on data characteristics, on field methods applied for data collection and on hunting management can be found in Martinoli et al. (2017).

Statistical analyses - integrated models

State-space models consist of a set of nested models, namely a model for the ecological process that describes the dynamics of the state (here population size, N , at each site g and time t) and a model for the observation process that links the observations (counts or hunting bags, y) to the state. This approach allowed us to take into account counting errors or imperfect detectability. State-space models offer the opportunity to deal with the expected large observation error by assuming that, on average, under- and overestimations balance out. For post-breeding count data, this would correct for birds that go unnoticed (usually, lone adults) and double counts (flushed birds that move across different parcels). It can also adjust for random variations of sampling effort in time, which depend on weather conditions, number of surveyors/dogs, different skills of pointing dogs etc. For bag data, this would correct for failures in setting appropriate harvest rates or for weather conditions (e.g. early snowfalls in autumn) that displace birds from the usual shooting grounds or prevent access to them.

Based on this premises, we modelled counts and bags as independent states, conditional on independent observation processes, sharing the same stochastic population growth rates. We followed the approach described by Furrer et al. (2016), adapting it to the specific purpose of our study.

Usually, the state process model assumes an exponential population growth, where population size of each site g (represented in our case by GMUs) at time $t+1$ is given by population size at time t , plus the growth rate $r_{g,t}$. For each of our datasets we built the same state model.

$$\log(Nc_{g,t+1}) = \log(Nc_{g,t}) + r_{g,t}$$

and

$$\log(Nh_{g,t+1}) = \log(Nh_{g,t}) + r_{g,t}$$

where N_c and N_h are counted and hunted population sizes. $r_{g,t}$ in our model is the link that allows the integration between bags and counts datasets, i.e. the shared parameter. Observations (counts and bags) were modelled drafting from a log-normal distribution, allowing both over- and underestimations.

$$\log(c_{g,t}) \sim \text{Normal}(\log(Nc_{g,t}), \sigma c_g^2)$$

and

$$\log(h_{g,t}) \sim \text{Normal}(\log(Nh_{g,t}), \sigma h_g^2)$$

where $c_{g,t}$ and $h_{g,t}$ represent respectively, count and bag values. Observation errors are assumed to be site-dependent. Census effort is markedly different across GMUs in terms of number and size of sample areas, but within each GMU the effort remained the same. The fact that sites exhibit different sizes has no impact on the results, given that we log-transformed data and we focused on population trends rather than abundances. Similarly, harvest rate did not change significantly over time, albeit changes in game management did occur, accordingly to an increased control on game management policies after the enforcement of the Natura 2000 network, which lead to more conservative harvest quotas in time (Martinoli et al. 2017).

Posterior probabilities of all model parameters were obtained applying Bayes' theorem to update the priors using the likelihood. Albeit the magnitude of the growth rates were already known from the previous study, we defined vague priors, except for the initial population size $\log(Nc_{g,1})$ and $\log(Nh_{g,1})$, for which we defined priors fitted to the range of datasets' values (see Table 1 in Appendix 1).

Models were implemented in JAGS 4.2.0 (Plummer 2003) called from R using the package R2jags (Su and Yajima 2015). JAGS performs parameter estimation through Markov Chain Monte Carlo simulations (MCMC) by sampling the posterior distribution of the parameters. We ran 3 MCMC chains with 100000 iterations, discarding the first 50000 iterations as 'burn-in' (Gilks et al. 1996). Thinning was set to 9 for memory issues. Chain convergence was assessed both visually and by checking the Gelman-Rubin Rhat statistic (Rhat <1.1) (Brooks and Gelman 1998).

We also performed a goodness-of-fit test (Gelman et al. 1996, Kéry and Schaub 2012). For each dataset (counts and bags) we computed the ratio of the actual data and the mean of the generated values.

Starting from the base integrated model, we implemented several different models to rg,t , in order to examine population trends at various spatial scales

Overall trend. In a first model we calculated a global growth rate μ to estimate a general trend at national scale.

$$r_{g,t} = \mu + \varepsilon_{g,t}$$

In this model we postulate the existence of an underlying common trend of all Italian populations and a component of the trend that is GMU specific, coded as $\varepsilon_{g,t}$, a normally distributed temporal random effect with a site—specific variance. Thus, $\varepsilon_{g,t} \sim Normal(0, \sigma_{glob\ g}^2)$. The aim of this first approach was to provide an overview on the status of the target species in Italy, which is an important information when conservation policies are implemented at national or international scale.

Site-specific trends. In a second model we considered each GMU as an independent population. Relative to the previous model, we calculated a mean growth rate μ_g as site fixed effect, as

$$r_{g,t} = \mu_g + \varepsilon_{g,t}$$

where $\varepsilon_{g,t} \sim Normal(0, \sigma_{site\ g}^2)$

Regional trends. Third, we looked for regional growth rates. As described before, we considered both a classification of GMUs based on game management authorities and a classification based on biogeographic zones. The aim was to explore whether growth rates calculated on these datasets could be acknowledged to biological factors or to different game management policies. We modelled $r_{g,t}$ as following :

$$r_{g,t} = \mu_{reg} + \varepsilon_{g,t}$$

where μ_{reg} is the mean regional growth rate (biogeographic or management). In order to check, we compared DIC (Deviance information criterion) values and precision of μ_{reg} values (95% Credible Intervals) calculated by models using the two regional grouping criteria.

Integrated vs classic approach. Similarly, in order to test the performance of the integrated model, we applied the site-specific model on both count and bag dataset separately and then we compared precision of μ_g calculated by the three models to check whether the integrated model did improve precision and reduced bias of the estimation of Alpine Galliform population trends.

RESULTS

Chains convergence was satisfactory in all models for every estimated parameter. *Rhat* resulted mostly <1.02 , with no values passing the 1.1 threshold. For each considered model, the datasets generated using the model estimated parameters fitted the actual datasets with high precision. The goodness-of-fit test showed that the datasets calculated *a posteriori* from the model estimated parameters $\log(Nz_{g,t,i})$ and $\sigma_{g,i}^2$ were largely similar to the actual datasets, with a mean actual-to-generated data ratio always comprised between 0.90 and 1.00, indicating a slight overestimation of the generated data, especially for bag data.

Sample size affected species' growth rate parameter precision, despite median values of mean growth rates at different scales were similar (**Figure 2**). In fact, 95% CI width were smallest for the global growth rate μ (sample size: BG, 2736; PAR: 1900; PTA, 1100) and, on average, largest for the site growth rates μ_g (mean sample size per site: BG, 26.1; PAR: 25.8; PTA, 25.8). Intermediate values were recorded for the regional growth rates μ_{reg} (mean sample size per region, biogeographic/authority: BG, 182.4/202.6; PAR: 126.1/157.6; PTA, 106.4/49.0).

Overall trend

The overall trend model estimated a negative trend at national scale for all three target species from 1996 to 2014. The median decrease of BG populations was estimated at less than 1% ($\mu = -0.006$), but a fraction (12.5%) of 95% CI interval was positive (min -0.014, max +0.002). For both PAR and PTA the trend resulted negative (respectively, PAR, $\mu = -0.031$, CI 95% min -0.048, max -0.013; PTA, $\mu = -0.047$, CI 95% min -0.062, max -0.031). The median change of population size over the study period was -11% for BG, -43% for PAR and -58% for PTA.

Site-specific trends

Consistently with the overall trends, all species showed negative growth rates on average at site level in the integrated model (BG: 71% of the sites, n=72; PAR: 70%, n=50; PTA: 80%, n=30). Nevertheless, only in few cases growth rates values were significantly different from 0, i.e 95 CI did not include the 0 (BG: no sites; PAR: 1 site; PTA: 3 sites) (see **Figure S1-S3**).

In the integrated model bags were more subject to observation error than counts, as evidenced by the comparison of σc_g^2 and σh_g^2 (**Figure 3**). Similarly, highest observation error was detected in PTA and lowest in BG, with PAR showing intermediate values.

Regional trends

Grouping sites according to game management authorities or biogeographic regions only marginally affected regional growth rate estimations. In fact, both DIC model values and 95% CI intervals were similar (**Table 1**). Hence, the results of regional-effect models did not support the hypothesis that game management affects population size estimates, albeit lower DIC values of the authority-based models may hint anyway at a possible effect of management policies. Looking at the estimated biogeographic regional trends for BG, a W-E gradient emerges for populations of Central-Eastern outer Alps (regions 4a to 4d), with significantly declining populations in western GMUs and progressively higher growth rates going east (**Figure 4a**). Higher growth rates are recorded in the inner Alps (9c, 5c), but it must be noted that a positive trend is also recorded in the southernmost biogeographic region (CN_med), characterized by submediterranean habitat elements. PAR populations are declining mostly in the Central-Eastern Alps (4a, 4b, 4c, 8, 9c), while stable or increasing populations are located in the Central-Western (5c, 9a, 9b, CN_med) and Eastern Alps (4d) (**Figure 4b**). On the contrary, less variability between regions was observed for PTA, whose populations are all declining with a median annual growth rate in the range -3.3%/-7.2%, with the Cottian Alps being the only exception (annual growth +0.4%) (**Figure 4c**).

Integrated vs single-proxy models

Integrating counts and bags within the same model led to a more precise estimation of site mean growth rates μ_g , by comparing 95% CI width with the single-proxy models. The integrated model led to reduction in the CI width of μ_g estimates from 0.402 to 0.269. For the three species BG, PAR and PTA, the integrated model was more accurate, respectively, in 65% (n=52), 40% (n=42) and 75% (n=28) of the sites. Since count and bag data were not available for all authorities, this comparison was implemented only for a subset of sites for which both data sources were accessible. In most cases, the integrated model estimated μ_g with intermediate values between growth rates estimated by bags and count models (BG, 87%, n=52; PAR, 74%, n=42; PTA, 75%, n=28) (**Figure S1-S3**).

Precision of μ_g estimates, both in the integrated and in the single-proxy models, was related to several factors, most notably the sample size (i.e data series lengths), the absolute value of μ_g and the magnitude of counts and bags (**Figure 5**). CI width declined sharply with an increase in data series length, which spanned from 5 to 20 years across species and proxies. For each site, sample size in the integrated model spanned from 11 to 40 years, which helped the integrated model in estimating growth rates more accurately by using a larger dataset. It must be noted, however, that the relation of sample size and precision of the growth rates estimates is not linear when CI of μ_g estimates from single-proxy and integrated models are pooled. In fact, the integration of two short data series of counts and bags led on average to a less accurate estimate compared to a longer series of a single proxy (**Figure 5a**). Deviations of the growth rates from 0, either positive or negative, resulted in wider CI. Conversely, growth rates were more precisely estimated when they only marginally deviated from 0 (**Figure 5b**). Finally, precision was inversely related to the magnitude of counts and bags values, with wider CI associated with smaller values (**Figure 5c**).

In most cases (BG, 86%; PAR, 74%; PTA, 75%), growth rates estimated by the integrated model were intermediate between count-based and bag-based models growth rates.

DISCUSSION

In this study we outlined how to obtain a robust integration of two different proxies of population abundance, reducing the uncertainty related to the management of three gamebirds of conservation interests. This was achieved, chiefly by increasing the sample size, which improved the precision of the estimated trends, and through a mutual compensation of proxy-specific bias. According to the results, the conservation statuses of Italian populations as defined by the national red list are confirmed. Moreover, this integration method can be applied to the monitoring of population trends of other taxa that are making use of different techniques.

Advantages of integrating counts and bags

One of the goals of our work was to make the best of all available data, considering the current enforced game management, especially in terms of reducing uncertainty in population growth rate estimates by improving precision and reducing bias. Uncertainty is a crucial aspect in ecological modelling (Pradel 2005), especially in wildlife management and conservation context (Nichols et al. 1995, Williams et al. 1996, 2002, Johnson et al. 1997, Regan et al. 2005). Large credible intervals of estimated population dynamics parameters are

ill-suited to make reliable inferences. This may be particularly problematic, for example, when adaptive management is applied (Nichols and Williams 2006). According to Williams et al. (2002), four main sources of uncertainty can be identified in wildlife management, among which they mention the application of different monitoring methods to the same target species. This issue is important in the context of the estimation of population trends of Alpine Galliforms in Italy. The analyzed datasets of counts and bags were composed of data series deriving from different counting methods/effort, uneven hunting policies and data storage, which eventually lead to high variability of series length and magnitude. All this considered, the integration of the two proxies within the same model was an undeniable advantage in increasing precision and limiting bias of the growth rates estimates.

Precision of the population growth rate estimates was influenced by two factors: the series length and the magnitude of the values of the modeled proxies. Large credible intervals in single-proxy models were due to short series and/or to small values. In most cases, bag series were longer than count series, as a result of a widespread lack of standardization of census methods and data storage. Conversely, as expected, the magnitude of counts usually far exceeded the magnitude of bags (median value counts/bags: BG, 156.0/18.0; PAR, 87.7/14.5; PTA, 39.2/8.5), leading to more accurate parameter estimation. Hence, the integrated model increased precision of growth rates estimates by compensating proxy-specific shortcomings. The limited magnitude of bag values strongly deteriorate precision. The observation error in the bag observation model was higher than those of in counts, and the magnitude of count values was larger than bags. Similarly, the observation error was highest in PTA and lowest in BG, and both count and bag values being far smaller for PTA than BG. This counterintuitive outcome was likely caused by the small sample sizes of bag values, most notably PTA bags. Indeed, when sample size was in the range of units, a variation of few individuals had a disproportionate effect on growth rates (i.e. a year-to-year increase of just one individual to a bag size of 2 of the previous year corresponds to a growth rate of +0.33). As a consequence, site growth rates estimates precision was lowest in PTA and highest in BG. At all spatial levels (global, regional, site) the integration of counts and bags in this case helped limiting very large 95% CI. The global growth rate parameter μ was estimated precisely, relying on a considerable amount of data to source information from, while 95% CI width increased remarkably in regional and site models as the sample size decreased.

As already outlined in the introduction, both bags and counts are affected by several proxy-specific sources of bias. Bags trends are likely underestimations, since game management

changed from less to more conservative from mid-2000 on, especially after the enforcement of Natura 2000 network that resulted in reduced harvest rates. Furthermore, there is an unknown poaching quota, not recorded in shooting bags, which is unevenly distributed across the regions (Legambiente 2018). Moreover, in regions where hunters are running the counts and game wardens only occasionally supervise, counts could be intentionally biased upwards to get higher hunting quotas. For most sites, growth rates estimated by the integrated model were intermediate between growth rates estimated by count-based and bag-based models. Therefore, the use of state-space models, which intrinsically buffer the sources of noise by accounting for the observation error, combined to the integrated approach, seems effective in reducing bias in growth rate estimates by averaging the information brought by the two proxies.

This study confirms the strength of the integrated models in improving robustness of population growth rates estimates out of limited or poor quality data (see also (Schaub et al. 2007, Abadi et al. 2010a, Davis et al. 2014). In addition, Bayesian modelling allows to handle a considerable proportion of missing data without imputation, as implemented by mainstream techniques such as TRIM (Pannekoek and van Strien 2001), which assumes a priori similar year-to-year population changes among sites. The single imputation approach may lead to an underestimation of the confidence intervals of the trends, as it does not fully capture the variability of the real data (Onkelinx et al. 2017). We would recommend that the various authorities in charge of wildlife management in Italy consider this integrated approach when implementing management strategies, besides the obvious need to improve quality of the primary data, chiefly, by an increase in count methods standardisation.

National and regional trends

For the three species of Alpine Galliforms considered, the results of our study confirm the status assigned by the latest version of the national Red list of birds (Peronace et al. 2012), that is, ‘Least Concern’ (LC) for the BG, and ‘Vulnerable’ (VU) for PAR and PTA. On a 19-year basis, BG Italian population marginally declined (-11%, median estimate) and this reduction do not meet the IUCN criteria for a ‘Near Threatened’ (NT) classification, despite some sharp declines at regional level (i.e. Central Alps prealpine areas) have taken place. For PTA and PAR, if the estimated 19-year growth rates would be applied to 10 years (the reference period for IUCN classification, IUCN 2001), the size of the population decline would meet the criterion A2 (“population size reduction of $\geq 30\%$ over the last 10 years”)

for the former (-38%) while the latter would approach to it (-27%). In case of PAR, it must be noted that about 30-50% of the Italian population was not considered in this study, since it occurs in the Apennines and in Sicily (BirdLife International 2015d), where the local subspecies (sspp. *A. g. graeca* and *A. g. whitakeri*) have faced a severe reduction in the last decades (Palumbo and Lo Valvo 1999, Ripa et al. 2011, Sorace et al. 2011, 2013a, 2013b, Trocchi et al. 2016).

The comparison between species' national growth rates estimated by Martinoli et al. (2017) using a frequentistic approach implemented through a standard tool such as TRIM (Pannekoek and van Strien 2001) and the ones estimated by the integrated model are partly overlapping, albeit some species-specific differences emerged (Figure 6). In the previous study, BG count and bag population trends were remarkably different, likely resulting from changes in game management policies in time. However, the integrated model estimated an intermediate trend value, which largely overlapped with the counts anyway. This result is consistent with a prominent effect of the magnitude of counts values over bag values, given that, at national scale, the issue of shorter series length of count data at site level was largely attenuated. PTA count and bag trends were consistent in the log-linear frequentist approach, and the decline predicted by the integrated Bayesian model was only marginally less severe. A substantial difference between the outputs of the two approaches emerged for PAR, for which the integrated model estimated a sharper decline compared to Martinoli et al. (2017). TRIM may have failed in correctly identifying long-term PAR population trend due to the presence of ample population fluctuations. The decomposition of the year-to-year growth rates into a global mean and a site/time error with a site fixed effect in the state-space integrated model may have contributed in reducing the bias introduced by few sites with large absolute count values (i.e. a site in Central Alps which shares on average a 10-20% quota of the whole number of counted birds, characterized by a positive trend).

Examining in depth the trends in different biogeographic areas, populations of inner and Eastern Alps seems to perform better than populations living in the pre-Alpine belt and Western Alps, as a likely effect of marginality and fragmentation of populations. Indeed, the main core of BG distribution on the Alps lies in the inner Alps, where there is a continuum of suitable habitats. In the pre-Alps, populations are instead more fragmented and usually live at lower densities (Brichetti and Fracasso 2004). Although birds populations are less affected by fragmentation than other vertebrates (Crochet 2000), BG is a highly resident and philopatric species (Caizergues and Ellison 2002) with southern populations being more fragmented than

northern (Caizergues et al. 2003, Höglund et al. 2007, Sittenthaler et al. 2018). This may affect populations' viability (Höglund et al. 2007). We speculate that the observed W-E gradient may be explained likewise, given that eastern populations are less fragmented due to the absence of high mountain ridges which could hamper dispersion (Caizergues et al. 2003, Pierson et al. 2007, Sittenthaler et al. 2018) and they also occur close to the large Austrian population. Less clear regional patterns were observed in PAR and PTA, although Western populations performed better in both species. For these species, the effect of local conditions may be stronger than larger scale environmental dynamics, as already observed for other Alpine populations (Géhin and Montadert 2016, Furrer et al. 2016), hence geographical patterns of trends can hardly be identified.

The effect of different game management on the dataset remains an open question. We could not find strong evidence that management policies diversity affects the trends, although a previous study showed the existence of different game management policies (i.e. hunting pressure), that were apparently causing significantly different population trends between game management authorities (Martinoli et al. 2017). In this second study, we tried to disentangle management from environmental effects, but the inevitable overlap between the two classifications make this disentanglement illusory. The lack of management guidelines in some authorities may also have resulted in high within-authority differences among sites (chiefly, in Lombardy region), preventing the identification of common patterns. On the other hand, the prevailing effect of local conditions over larger scale environmental factors, as abovementioned, could have prevented the identification of regional patterns.

Applications of the integrated model

As long as there is no specific monitoring scheme to assess the abundance of Alpine Galliforms populations at national level, the process of estimating population dynamics will necessarily rely on heterogeneous data that are routinely collected on the field. This issue is commonplace in wildlife management at large scale, because spatial variation of applied survey methods is often considerable (Pollock et al. 2002). As already mentioned, a major advantage of the integrated approach is the possibility to limit uncertainty in parameter estimation by increasing sample size, joining different data sources within the same framework. This model can be applied when different methodologies are involved to get abundance estimates of the same populations at the same temporal frame. For example, gregarious species with commuting behaviour, such as bats, seabirds (cormorants, auks etc.),

herons or corvids, are usually surveyed at roosting/breeding sites and foraging areas (see Bibby et al. 2000; Agnelli et al. 2006). In these cases, integrating data could result in more robust trends estimates, given that small or newly established colonies may go undetected and variability in the use of foraging areas for certain species is extremely high depending on food availability and weather conditions (Legagneux et al. 2009). The scope of its application could be widened to direct and indirect count methods, where abundance indices (snow tracks, faeces, feeding signs etc.), obtained from cheap large scale surveillance surveys, can be coupled with intensive direct targeted monitoring. The flexibility of state-space models further allows an easy dataset integration without putting many assumptions on their relationship. Indeed, each biasing factor that affects data can be independently accounted for in the observation processes, such as detectability (Royle et al. 2005), weather conditions (see for example droppings residence time in faecal pellets counts, Wallmo et al. 1962), sampling effort (Willebrand et al. 2011) or fieldworker skills (Sauer et al. 1994). ...

ACKNOWLEDGMENTS

We thank all regional and provincial authorities that provided data for this study, as well as hunting districts committees and all people who contribute at various ways to bird counts. We also thank Luc Wauters for checking the English of the manuscript.

LITERATURE CITED

- Abadi, F., O. Gimenez, R. Arlettaz, and M. Schaub. 2010a. An assessment of integrated population models: bias, accuracy, and violation of the assumption of independence. *Ecology* 91:7–14.
- Abadi, F., O. Gimenez, B. Ullrich, R. Arlettaz, and M. Schaub. 2010b. Estimation of immigration rate using integrated population models. *Journal of Applied Ecology* 47:393–400.
- Aebischer, N. J., and D. Baines. 2008. Monitoring gamebird abundance and productivity in the UK: The GWCT long-term datasets. *Revista Catalana d’Ornitologia* 24:30.
- Agnelli, P., A. Martinoli, E. Patriarca, D. Russo, D. Scaravelli, and P. Genovesi. 2006. Guidelines for bat monitoring: methods for the study and conservation of bats in Italy. Min. Ambiente - Ist. Naz. Fauna Selvatica, Rome and Ozzano dell’Emilia (Bologna), Italy.
- Anderson, A. S., T. A. Marques, L. P. Shoo, and S. E. Williams. 2015. Detectability in audio-visual surveys of tropical rainforest birds: the influence of species, weather and habitat characteristics. *PloS one* 10:e0128464.
- Anderson-Sprecher, R., and J. Ledolter. 1991. State-Space Analysis of Wildlife Telemetry Data. *Journal of the American Statistical Association* 86:596–602.
- Besbeas, P., S. N. Freeman, B. J. T. Morgan, and E. A. Catchpole. 2002. Integrating Mark–Recapture–Recovery and Census Data to Estimate Animal Abundance and Demographic Parameters. *Biometrics* 58:540–547.
- Besbeas, P., J.-D. Lebreton, and B. J. T. Morgan. 2003. The efficient integration of abundance and demographic data. *Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)* 52:95–102.
- Bibby, C., N. Burgess, D. Hill, and S. Mustoe. 2000. *Bird Census Techniques - 2nd Edition*. Academic Press.
- BirdLife International. 2004. *Birds in the European Union - a status assessment*. BirdLife International, Wageningen, The Netherlands.
- BirdLife International. 2015a. *European Red List of Birds*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- BirdLife International. 2015b. *Alectoris graeca (Rock Partridge)*. Supplementary material. Page *European Red List of Birds*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.

- BirdLife International. 2015c. *Lagopus muta* (Rock Ptarmigan). Supplementary material. Page European Red List of Birds. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- Brichetti, P., and G. Fracasso. 2004. *Ornitologia italiana*. 2. Tetraonidi - Scolopacidi. Oasi Alberto Perdisa.
- Brooks, S. P., and A. Gelman. 1998. General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 7:434–455.
- Brown, J. H., D. W. Mehlman, and G. C. Stevens. 1995. Spatial Variation in Abundance. *Ecology* 76:2028–2043.
- Caizergues, A., and L. N. Ellison. 2002. Natal dispersal and its consequences in Black Grouse *Tetrao tetrix*. *Ibis* 144:478–487.
- Caizergues, A., O. Rätti, P. Helle, L. Rotelli, L. Ellison, and J.-Y. Rasplus. 2003. Population genetic structure of male black grouse (*Tetrao tetrix* L.) in fragmented vs. continuous landscapes. *Molecular Ecology* 12:2297–2305.
- Cattadori, I. M., D. T. Haydon, S. J. Thirgood, and P. J. Hudson. 2003. Are indirect measures of abundance a useful index of population density? The case of red grouse harvesting. *Oikos* 100:439–446.
- Chaloupka, M., and G. Balazs. 2007. Using Bayesian state-space modelling to assess the recovery and harvest potential of the Hawaiian green sea turtle stock. *Ecological Modelling* 205:93–109.
- Chee, Y. E., and B. A. Wintle. 2010. Linking modelling, monitoring and management: an integrated approach to controlling overabundant wildlife. *Journal of Applied Ecology* 47:1169–1178.
- Christensen, T. K. 2005. Factors affecting the bag size of the common eider *Somateria mollissima* in Denmark, 1980–2000. *Wildlife Biology* 11:89–99.
- Clark, J. S., and O. N. Bjørnstad. 2004. Population Time Series: Process Variability, Observation Errors, Missing Values, Lags, and Hidden States. *Ecology* 85:3140–3150.
- Coulson, T., E. A. Catchpole, S. D. Albon, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, M. J. Crawley, and B. T. Grenfell. 2001. Age, Sex, Density, Winter Weather, and Population Crashes in Soay Sheep. *Science* 292:1528–1531.
- Crochet, P.-A. 2000. Genetic structure of avian populations—allozymes revisited. *Molecular Ecology* 9:1463–1469.

- Cromsigt, J. P. G. M., S. J. van Rensburg, R. S. Etienne, and H. Oloff. 2009. Monitoring large herbivore diversity at different scales: comparing direct and indirect methods. *Biodiversity and Conservation* 18:1219–1231.
- Davis, A. J., M. B. Hooten, M. L. Phillips, and P. F. Doherty. 2014. An integrated modeling approach to estimating Gunnison sage-grouse population dynamics: combining index and demographic data. *Ecology and Evolution* 4:4247–4257.
- Dobson, A. 2005. Monitoring global rates of biodiversity change: challenges that arise in meeting the Convention on Biological Diversity (CBD) 2010 goals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 360:229–241.
- Elmhagen, B., P. Hellström, A. Angerbjörn, and J. Kindberg. 2011. Changes in Vole and Lemming Fluctuations in Northern Sweden 1960–2008 Revealed by Fox Dynamics. *Annales Zoologici Fennici* 48:167–179.
- Ferreira, C., J. Paupério, and P. C. Alves. 2010. The usefulness of field data and hunting statistics in the assessment of wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) conservation status in Portugal. *Wildlife Research* 37:223–229.
- Forcey, G. M., J. T. Anderson, F. K. Ammer, and R. C. Whitmore. 2006. Comparison of Two Double-Observer Point-Count Approaches for Estimating Breeding Bird Abundance. *Journal of Wildlife Management* 70:1674–1681.
- Franzetti, B., and S. Toso. 2009. Sintesi dello stato di conservazione delle specie oggetto di prelievo venatorio ai sensi della legge 11 febbraio 1992 n. 157 e successive modificazioni. ISPRA.
- Freeman, S. N., and H. Q. P. Crick. 2003. The decline of the Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* in the UK: an integrated population model. *Ibis* 145:400–412.
- Furrer, R., M. Schaub, A. Bossert, R. Isler, H. Jenny, T. Jonas, C. Marti, and L. Jenni. 2016. Variable decline of Alpine Rock Ptarmigan (*Lagopus muta helvetica*) in Switzerland between regions and sites. *Journal of Ornithology*:1–10.
- Géhin, B., and M. Montadert. 2016. Bilans démographique 2016 des Galliformes de montagne - Massif Alpin. Observatoire des Galliformes de Montagne.
- Gelman, A., X.-L. Meng, and H. Stern. 1996. Posterior Predictive Assessment of Model Fitness Via Realized Discrepancies. *Statistica Sinica* 6:733–807.
- Gilks, W. R., S. Richardson, and D. J. Spiegelhalter, editors. 1996. Monte Carlo Markov Chain in practice. Chapman & Hall, London.

- Gimenez, O., J.-D. Lebreton, J.-M. Gaillard, R. Choquet, and R. Pradel. 2012. Estimating demographic parameters using hidden process dynamic models. *Theoretical Population Biology* 82:307–316.
- Gimenez, O., V. Rossi, R. Choquet, C. Dehais, B. Doris, H. Varella, J.-P. Vila, and R. Pradel. 2007. State-space modelling of data on marked individuals. *Ecological Modelling* 206:431–438.
- Guo, Q., M. Taper, M. Schoenberger, and J. Brandle. 2005. Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin. *Oikos* 108:47–57.
- Hefley, T. J., A. J. Tyre, and E. E. Blankenship. 2013. Statistical indicators and state–space population models predict extinction in a population of bobwhite quail. *Theoretical Ecology* 6:319–331.
- Höglund, J., J. K. Larsson, H. A. H. Jansman, and G. Segelbacher. 2007. Genetic variability in European black grouse (*Tetrao tetrix*). *Conservation Genetics* 8:239–243.
- Hörnell-Willebrand, M., V. Marcström, R. Brittas, and T. Willebrand. 2006. Temporal and spatial correlation in chick production of willow grouse *Lagopus lagopus* in Sweden and Norway. *Wildlife Biology* 12:347–355.
- Imperio, S., M. Ferrante, A. Grignetti, G. Santini, and S. Focardi. 2010. Investigating population dynamics in ungulates: Do hunting statistics make up a good index of population abundance? *Wildlife Biology* 16:205–214.
- IUCN. 2001. IUCN Red List Categories and Criteria - Version 3.1 Second edition. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN.
- Jenouvrier, S., C. Barbraud, and H. Weimerskirch. 2003. Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology* 72:576–587.
- Johnson, F. A., C. T. Moore, W. L. Kendall, J. A. Dubovsky, D. F. Caithamer, J. R. Kelley, and B. K. Williams. 1997. Uncertainty and the Management of Mallard Harvests. *The Journal of Wildlife Management* 61:202.
- Kéry, M., J. A. Royle, and H. Schmid. 2005. Modeling Avian Abundance from Replicated Counts Using Binomial Mixture Models. *Ecological Applications* 15:1450–1461.
- Kéry, M., and M. Schaub. 2012. Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective. Academic Press.
- King, R. 2012. A review of Bayesian state-space modelling of capture–recapture–recovery data. *Interface Focus*:rsfs20110078.

- Legagneux, P., C. Blaize, F. Latraube, J. Gautier, and V. Bretagnolle. 2009. Variation in home-range size and movements of wintering dabbling ducks. *Journal of Ornithology* 150:183–193.
- Legambiente. 2018. Ecomafia 2018. Le storie e i numeri della criminalità ambientale in Italia. Edizioni Ambiente.
- Léonard, P. 1992. Méthode de dénombrement de Galliformes de montagne en été avec chiens d'arrêt et présentation des résultats. ONCFS - Notes techniques/Bulletin mensuel n.172, fiche n.76.
- Loison, A., J. Appolinaire, J.-M. Jullien, and D. Dubray. 2006. How reliable are total counts to detect trends in population size of chamois *Rupicapra rupicapra* and *R. pyrenaica*? *Wildlife Biology* 12:77–88.
- Luzar, J. B., K. M. Silvius, H. Overman, S. T. Giery, J. M. Read, and J. M. V. Fragoso. 2011. Large-scale Environmental Monitoring by Indigenous Peoples. *BioScience* 61:771–781.
- Martinoli, A., D. G. Preatoni, F. Bisi, A. Gagliardi, and A. Martinoli. 2017. Where is the pulse to have the finger on? A retrospective analysis of two decades of Alpine Galliforms (Aves: Galliformes) census and game bag data in Italy. *European Journal of Wildlife Research* 63.
- Maunder, M. N., and A. E. Punt. 2013. A review of integrated analysis in fisheries stock assessment. *Fisheries Research* 142:61–74.
- McPherson, J. M., and R. A. Myers. 2009. How to infer population trends in sparse data: examples with opportunistic sighting records for great white sharks. *Diversity and Distributions* 15:880–890.
- Meyer, R., and R. B. Millar. 1999. BUGS in Bayesian stock assessments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:1078–1087.
- Moleón, M., P. Almaraz, and J. A. Sánchez-Zapata. 2013. Inferring ecological mechanisms from hunting bag data in wildlife management: a reply to Blanco-Aguiar et al. (2012). *European Journal of Wildlife Research* 59:599–608.
- Mysterud, A., R. Langvatn, N. G. Yoccoz, and N. C. Stenseth. 2002. Large-scale habitat variability, delayed density effects and red deer populations in Norway. *Journal of Animal Ecology* 71:569–580.
- Nardelli, R., A. Andreotti, E. Bianchi, M. Brambilla, B. Brecciaroli, C. Celada, E. Duprè, M. Gustin, V. Longoni, S. Pirrello, F. Spina, S. Volponi, and L. Serra. 2015. Rapporto sull'applicazione della Direttiva 147/2009/CE in Italia: dimensione, distribuzione e trend delle popolazioni di uccelli (2008-2012). ISPRA.

- Nichols, J. D., J. E. Hines, J. R. Sauer, F. W. Fallon, J. E. Fallon, and P. J. Heglund. 2000. A double-observer approach for estimating detection probability and abundance from point counts. *The Auk* 117:393–408.
- Nichols, J. D., F. A. Johnson, and B. K. Williams. 1995. Managing North American waterfowl in the face of uncertainty. *Annual review of ecology and systematics* 26:177–199.
- Nichols, J. D., and B. K. Williams. 2006. Monitoring for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 21:668–673.
- Onkelinx, T., K. Devos, and P. Quataert. 2017. Working with population totals in the presence of missing data comparing imputation methods in terms of bias and precision. *Journal of Ornithology* 158:603–615.
- Ozenda, P. 1985. *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Elsevier Masson.
- Palumbo, G., and M. Lo Valvo. 1999. Management Statement - Sicilian Rock Partridge *Alectoris graeca whitakeri*. BirdLife International/European Commission, T-PVS/Inf 18.
- Pannekoek, J., and A. J. van Strien. 2001. TRIM 3 Manual (TRENDS and INDICES for Monitoring data). Research paper no. 0102. Statistic Netherlands, Voorburg.
- Patterson, T. A., L. Thomas, C. Wilcox, O. Ovaskainen, and J. Matthiopoulos. 2008. State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology & Evolution* 23:87–94.
- Peronace, V., J. G. Cecere, M. Gustin, and C. Rondinini. 2012. Lista Rossa 2011 degli uccelli nidificanti in Italia. *Avocetta* 36:11–58.
- Pierson, J., A. Bernard-Laurent, Y. Magnani, S. Marin, S. Said, and A. Caizergues. 2007. Euclidean distances versus effective pathways: a GIS approach for testing the effects of dispersal constraints on spatial genetic structure of Black grouse (*Tetrao tetrix* Aves, Tetraoninae) populations. manuscript.
- Plummer, M. 2003. JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. Pages 1–10 in K. Hornik, F. Leisch, and A. Zeileis, editors. Vienna, Austria.
- Pollock, K. H., J. D. Nichols, T. R. Simons, G. L. Farnsworth, L. L. Bailey, and J. R. Sauer. 2002. Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis. *Environmetrics* 13:105–119.
- Pöysä, H., J. Rintala, A. Lehikoinen, and R. A. Väisänen. 2013. The importance of hunting pressure, habitat preference and life history for population trends of breeding waterbirds in Finland. *European Journal of Wildlife Research* 59:245–256.

- Pradel, R. 2005. Multievent: An Extension of Multistate Capture–Recapture Models to Uncertain States. *Biometrics* 61:442–447.
- Regan, H. M., Y. Ben-Haim, B. Langford, W. G. Wilson, P. Lundberg, S. J. Andelman, and M. A. Burgman. 2005. Robust decision-making under severe uncertainty for conservation management. *Ecological applications* 15:1471–1477.
- Rhodes, J. R., C. F. Ng, D. L. de Villiers, H. J. Preece, C. A. McAlpine, and H. P. Possingham. 2011. Using integrated population modelling to quantify the implications of multiple threatening processes for a rapidly declining population. *Biological Conservation* 144:1081–1088.
- Rippa, D., V. Maselli, O. Soppelsa, and D. Fulgione. 2011. The impact of agro-pastoral abandonment on the Rock Partridge *Alectoris graeca* in the Apennines. *Ibis* 153:721–734.
- Rist, J., E. J. Milner-Gulland, G. Cowlshaw, and M. Rowcliffe. 2010. Hunter Reporting of Catch per Unit Effort as a Monitoring Tool in a Bushmeat-Harvesting System. *Conservation Biology* 24:489–499.
- Roberts, J. P., and G. D. Schnell. 2006. Comparison of survey methods for wintering grassland birds. *Journal of Field Ornithology* 77:46–60.
- Rogers, G. E. 1963. Blue Grouse Census and Harvest in the United States and Canada. *The Journal of Wildlife Management* 27:579.
- Royle, J. A., and M. Kéry. 2007. A Bayesian State-Space Formulation of Dynamic Occupancy Models. *Ecology* 88:1813–1823.
- Royle, J. A., J. D. Nichols, and M. Kéry. 2005. Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos* 110:353–359.
- Sáenz–Arroyo, A., C. M. Roberts, J. Torre, and M. Cariño–Olvera. 2005. Using fishers’ anecdotes, naturalists’ observations and grey literature to reassess marine species at risk: the case of the Gulf grouper in the Gulf of California, Mexico. *Fish and Fisheries* 6:121–133.
- Sagarin, R. D., S. D. Gaines, and B. Gaylord. 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology & Evolution* 21:524–530.
- Sauer, J. R., B. G. Peterjohn, and W. A. Link. 1994. Observer Differences in the North American Breeding Bird Survey. *The Auk* 111:50–62.
- Schaub, M., and F. Abadi. 2011. Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *Journal of Ornithology* 152:227–237.

- Schaub, M., O. Gimenez, A. Sierro, and R. Arlettaz. 2007. Use of Integrated Modeling to Enhance Estimates of Population Dynamics Obtained from Limited Data. *Conservation Biology* 21:945–955.
- Shaffer, M. L. 1981. Minimum Population Sizes for Species Conservation. *BioScience* 31:131–134.
- Sittenthaler, M., F. Kunz, A. Szymusik, V. Grünsachner-Berger, S. Krumböck, C. Stauffer, and U. Nopp-Mayr. 2018. Fine-scale genetic structure in an Eastern Alpine black grouse (*Tetrao tetrix*) metapopulation. *Journal of Avian Biology*.
- Sorace, A., C. Artese, A. Antonucci, M. Bernoni, M. Bonani, A. Brusaferrero, M. Carafa, L. Carotenuto, P. Cortone, G. De Filippo, E. De Santis, P. Forconi, M. Fabrizio, E. Fulco, S. Guglielmi, R. Latini, E. Liberatoscioli, M. Magrini, M. Mangiacotti, F. Mariani, M. Pellegrini, E. Peria, V. Pinchiurri, S. Properzi, F. Riga, M. Scalisi, M. Spera, and V. Trocchi. 2013a. Status and distribution of rock partridge *Alectoris graeca* in Apennine areas. *Avocetta* 37:111–118.
- Sorace, A., S. Guglielmi, S. Properzi, F. Riga, V. Trocchi, and M. Scalisi. 2013b. Rock partridge *Alectoris graeca* in Lazio region (Central Italy): Status and Action Plan. *Avocetta* 37:141–144.
- Sorace, A., S. Properzi, S. Guglielmi, F. Riga, V. Trocchi, and M. Scalisi. 2011. La Coturnice nel Lazio: status e piano d'azione.
- Soulé, M. E. 1991. Conservation: Tactics for a Constant Crisis. *Science* 253:744–750.
- Su, Y. S., and M. Yajima. 2015. R2jags: A Package for Running jags from R. R package version 0.03-08.
- Svensson, S. E. 1979. Census Efficiency and Number of Visits to a Study Plot when Estimating Bird Densities by the Territory Mapping Method. *The Journal of Applied Ecology* 16:61.
- Tavecchia, G., P. Besbeas, T. Coulson, B. J. T. Morgan, and T. H. Clutton-Brock. 2009. Estimating Population Size and Hidden Demographic Parameters with State-Space Modeling. *The American Naturalist* 173:722–733.
- Thomas, L. 1996. Monitoring Long-Term Population Change: Why are there so Many Analysis Methods? *Ecology* 77:49–58.
- Thompson, W. L. 2002. Towards reliable bird surveys: accounting for individuals present but not detected. *The Auk* 119:18–25.
- Trocchi, V., F. Riga, and A. Sorace. 2016. Piano d'azione nazionale per la Coturnice (*Alectoris graeca*).

- Ueno, M., E. J. Solberg, H. Iijima, C. M. Rolandsen, and L. E. Gangsei. 2014. Performance of hunting statistics as spatiotemporal density indices of moose (*Alces alces*) in Norway. *Ecosphere* 5:1–20.
- de Valpine, P., and A. Hastings. 2002. Fitting population models incorporating process noise and observation error. *Ecological Monographs* 72:57–76.
- Véran, S., and J.-D. Lebreton. 2008. The potential of integrated modelling in conservation biology: A case study of the black-footed albatross (*Phoebastria nigripes*). *Canadian Journal of Statistics* 36:85–98.
- Wallmo, O. C., A. W. Jackson, T. L. Hailey, and R. L. Carlisle. 1962. Influence of Rain on the Count of Deer Pellet Groups. *The Journal of Wildlife Management* 26:50–55.
- Watkins, A. F., J. L. McWhirter, and C. M. King. 2010. Variable detectability in long-term population surveys of small mammals. *European Journal of Wildlife Research* 56:261–274.
- White, G. C., and B. C. Lubow. 2002. Fitting Population Models to Multiple Sources of Observed Data. *The Journal of Wildlife Management* 66:300–309.
- Willebrand, T., M. Hörnell-Willebrand, and L. Asmyhr. 2011. Willow grouse bag size is more sensitive to variation in hunter effort than to variation in willow grouse density. *Oikos* 120:1667–1673.
- Williams, B. K., F. A. Johnson, and K. Wilkins. 1996. Uncertainty and the Adaptive Management of Waterfowl Harvests. *The Journal of Wildlife Management* 60:223.
- Williams, B. K., J. D. Nichols, and M. J. Conroy. 2002. Analysis and management of animal populations. Academic Press.
- Yoccoz, N. G., J. D. Nichols, and T. Boulinier. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 16:446–453.
- Zipkin, E. F., and S. P. Saunders. 2018. Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. *Biological Conservation* 217:240–250.

FIGURES

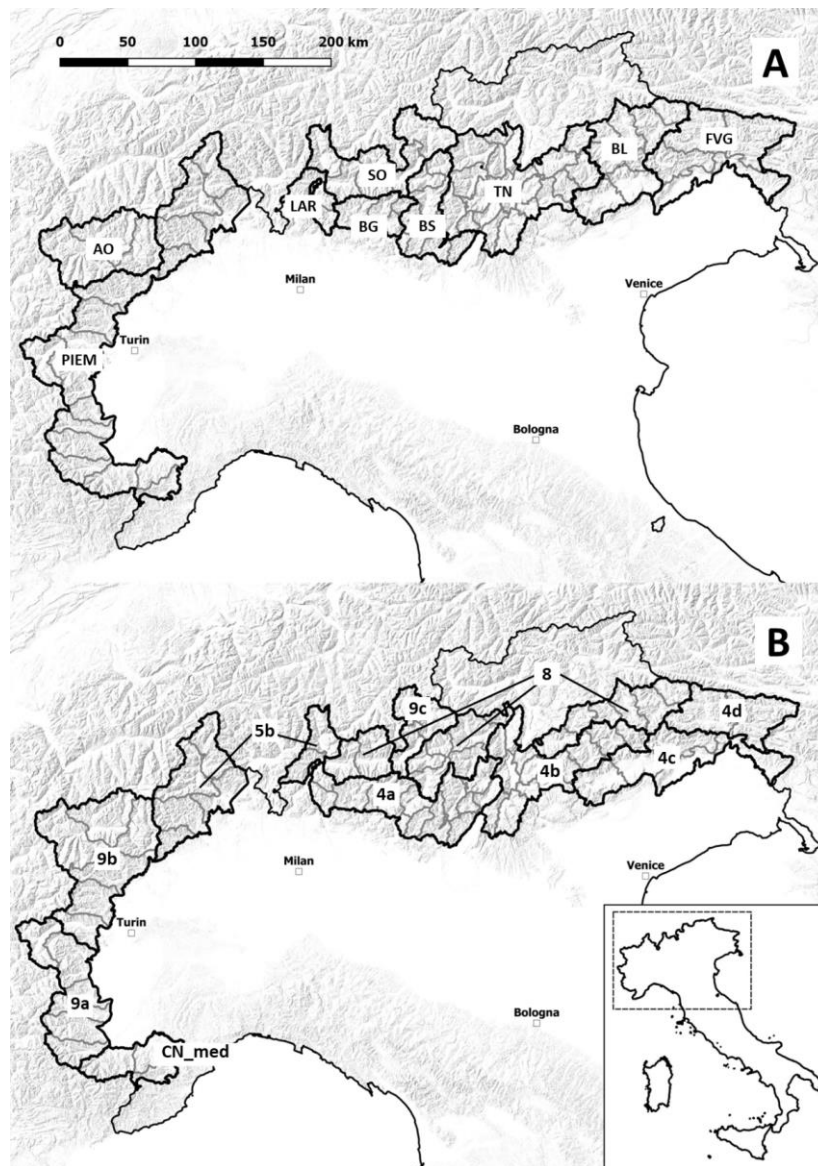


Figure 1 – Game management units (GMUs, grey lines) and regional classifications of the study area (thick black lines). Panel A: game management authorities Panel B: biogeographic regions, as defined by Ozenda (1985). These are coded following the original classification, except CN_med, which was defined ex novo due to the peculiar location of the area close the Mediterranean sea. 4: central and eastern Prealps (Gardesan-Illyric section). 5; western Prealps (Insubric-Piedmont section); 8: intermediate section; 9: inner Alps section. Letters specify further subdivisions based on geographic position. In case of GMUs

overlapping more than one biogeographic region, they were assigned to the region where the larger part of populations lives and hunting takes place most Inset: location of the study area with respect to Italy.

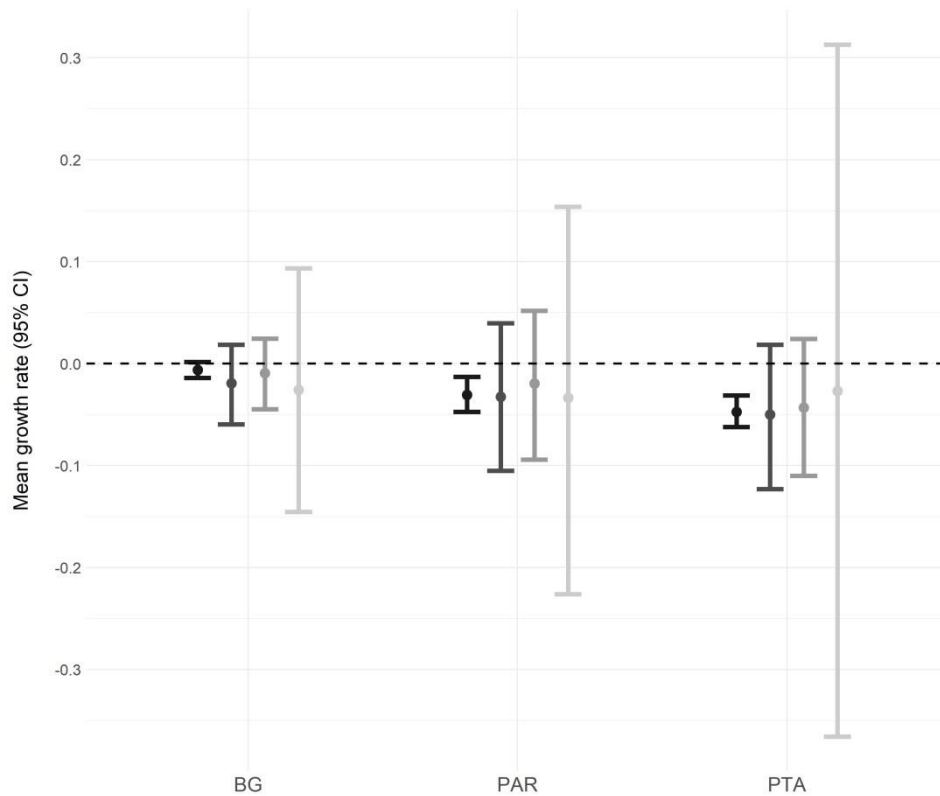


Figure 2 – Precision of mean growth rate parameter μ (median and 95% CI) estimated by the different models for the three target species (BG, Black grouse; PAR, Rock partridge; PTA, Rock ptarmigan), relative to the period 1996-2014. Models are represented with different shades of gray. Black = global μ ; intermediate dark gray = mean regional μ_{reg} (authority); intermediate light grey = mean regional μ_{reg} (biogeographic); light gray = mean site μ_g)

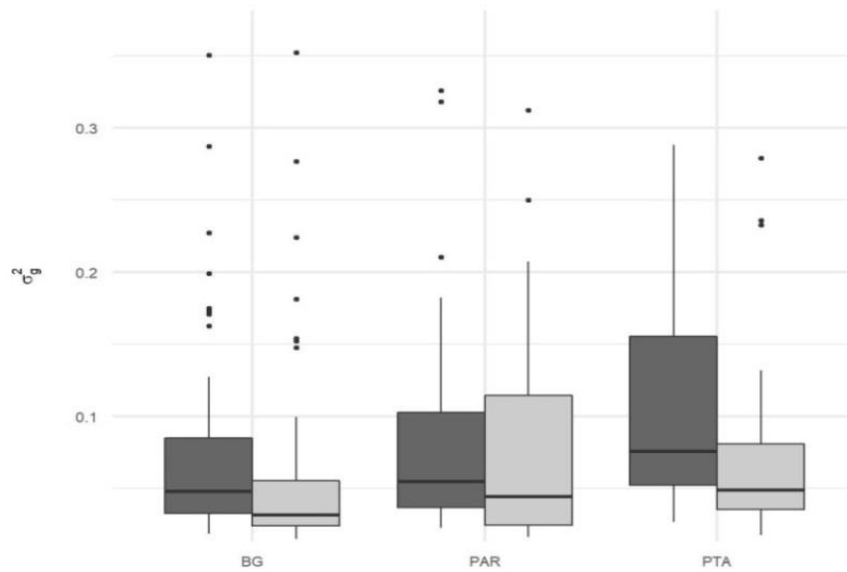


Figure 3– Mean of the site-specific variances of the observation models for the three target species (BG, Black grouse; PAR, Rock partridge; PTA, Rock ptarmigan). 25-75% interquartile range (IQR) is delimited by the box, whiskers extend to 1.5 IQR. Dark gray refers to bags observation models, light gray to counts observation models.

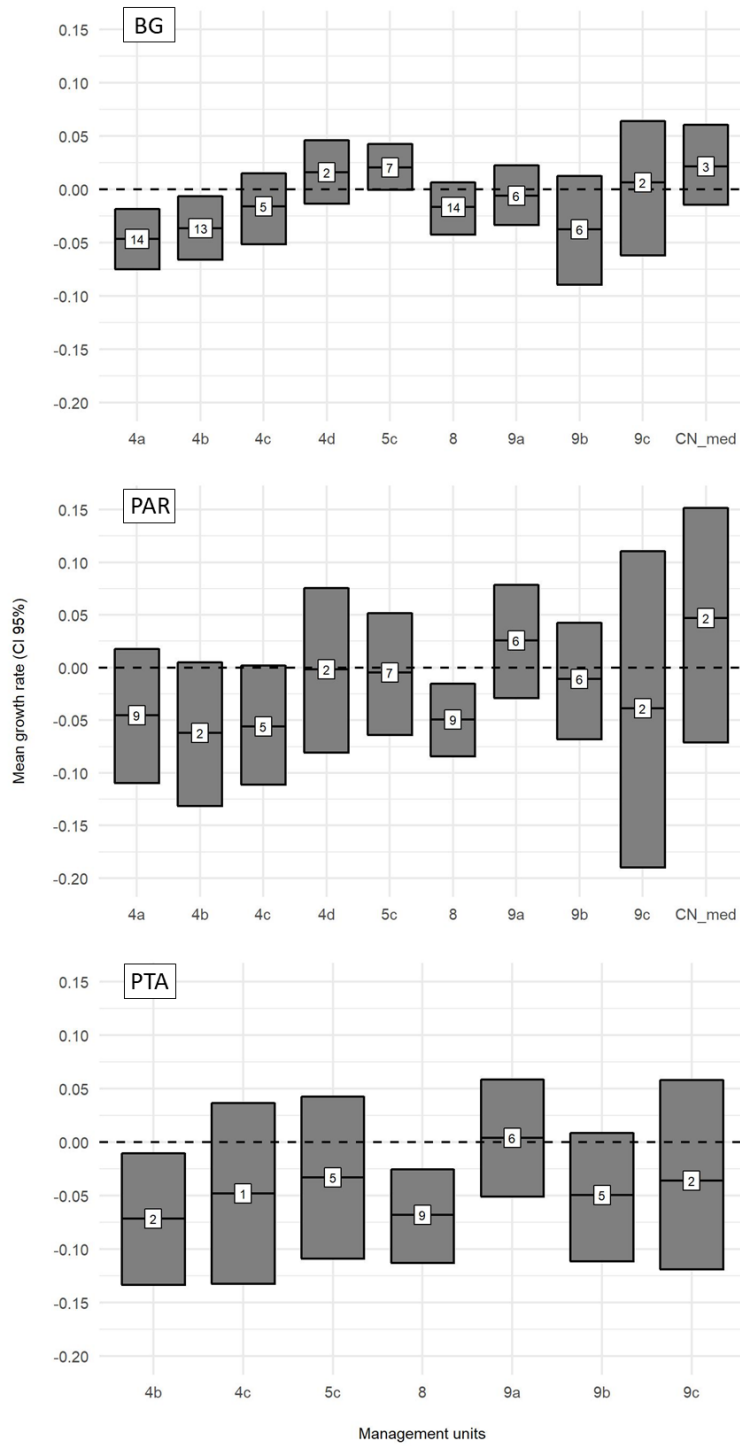
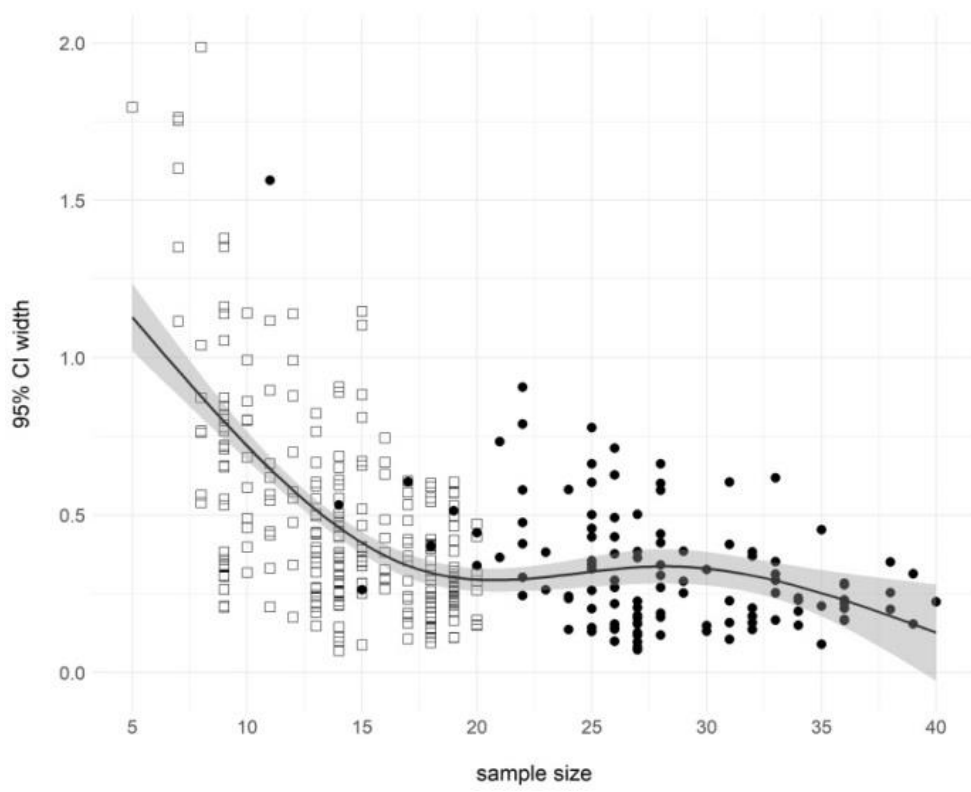
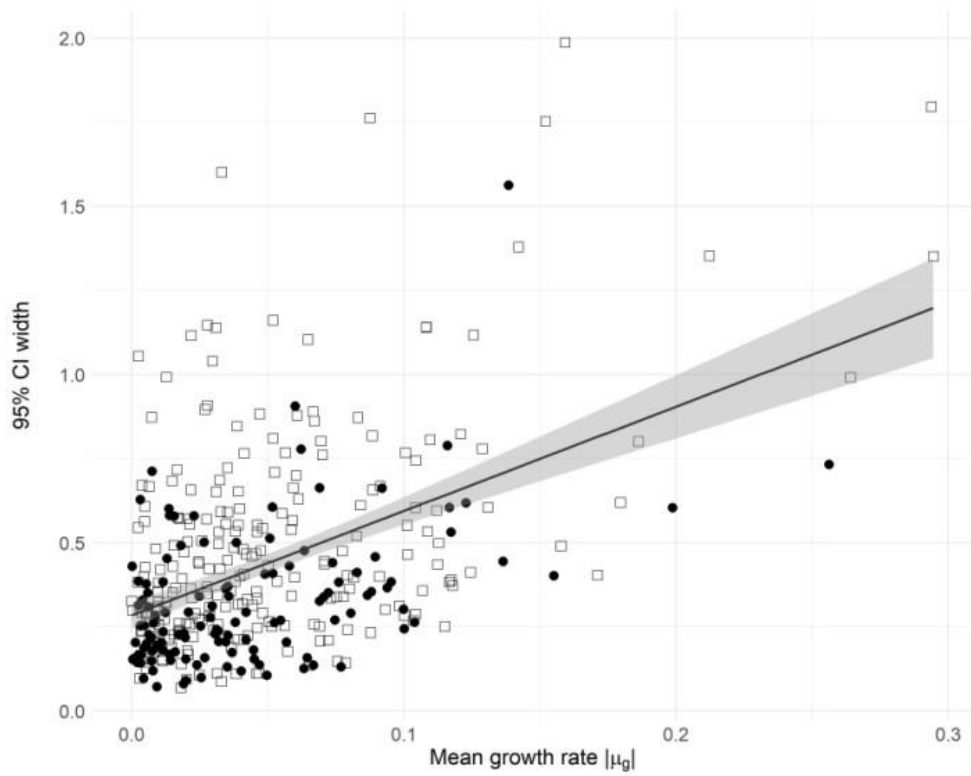


Figure 4a-c – Regional (biogeographic) growth rates (mean and 95% CI). Upper: Black grouse; middle: Rock partridge; bottom: Rock ptarmigan. The number of sites within each biogeographic region is displayed in the center of each box. For the locations of the biogeographic regions refer to the map in Figure 1.

a



b



c

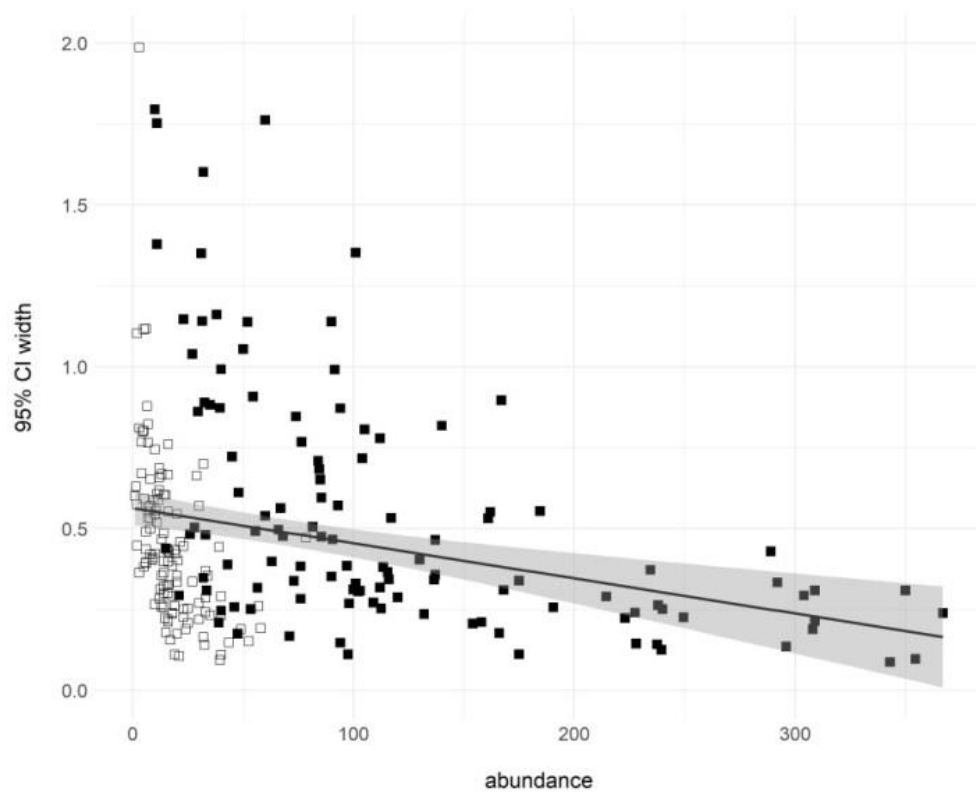


Figure 5a-c – Relation between precision of site growth rates μ_g (expressed as 95% credible intervals width) and factors. 5a: site data series length (sample size). Empty squares represent either count or bag series at site level, black dots represent integrated series (hence, the sum of count and bag sample size for each site). The smoothing line was calculated by a Generalized Additive Model (GAM) set to $k=4$. 5b: mean site growth rates μ_g , expressed as absolute values. Empty squares represent either count or bag series at site level, black dots represent integrated series. 5c: median magnitude of count (white squares) and bag (black squares) values.

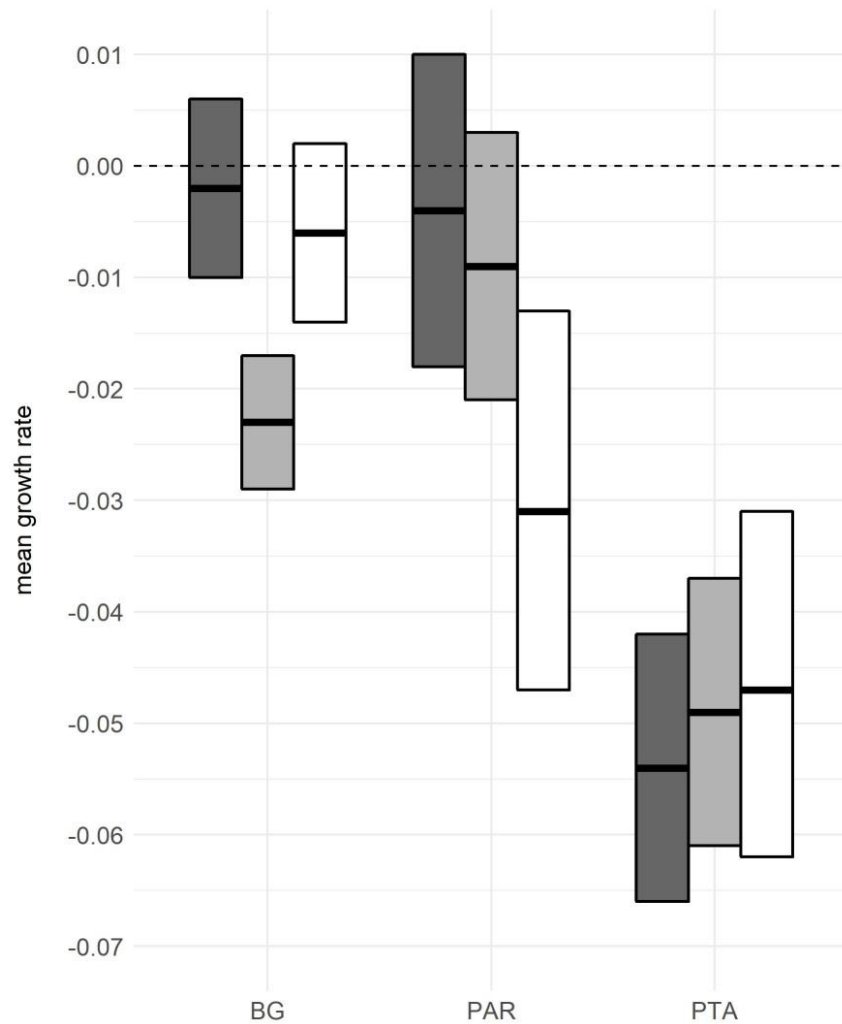


Figure 6 – Comparison between national growth rates estimated in Martinoli et al. (2017) using TRIM (Pannekoek and van Strien 2001) from count (dark gray) and bag data (light gray) and the mean growth rate estimated by the integrated model of the present study (white) for the three target species (BG=Black grouse; PAR=Rock partridge; PTA=Rock ptarmigan). Crossbars show the mean growth rate μ and the lower and upper 95% credible intervals for the integrated model, while for the results of Martinoli et al. (2017) crossbars show the trend values estimated by the log-linear models and the lower and upper 95% confidence intervals.

APPENDIX S1

Table S1 –Specification of the prior distributions for the parameters in the models

MODEL	PRIOR
All models	$\log(Nhg_{,t1}) \sim \text{Uniform}(-5,6)$
	$\log(Ncg_{,t1}) \sim \text{Uniform}(-5,10)$
	$\varepsilon g_{,t} \sim \text{Normal}(1, \sigma^2_{\text{proc}})$
	$\sigma_{\text{proc}} \sim \text{Uniform}(0,10)$
	$\sigma h^2g = \mu \sigma h^2g + \varepsilon \sigma hg$
	$\mu \sigma h^2g \sim \text{Uniform}(0,1)$
	$\varepsilon \sigma hg \sim \text{Normal}(1, 1000)$
	$\sigma c^2g = \mu \sigma c^2g + \varepsilon \sigma cg$
	$\mu \sigma c^2g \sim \text{Uniform}(0,1)$
	$\varepsilon \sigma cg \sim \text{Normal}(1, 1000)$
Global	$\mu \sim \text{Normal}(1, 1000)$
Site	$\mu g \sim \text{Normal}(1, 1000)$
Regional	$\mu g = \mu_{\text{reg}} + \varepsilon \mu_{\text{reg}g}$
	$\mu_{\text{reg}} \sim \text{Normal}(1, 1000)$
	$\varepsilon \mu_{\text{reg}g} \sim \text{Normal}(1, 1000)$

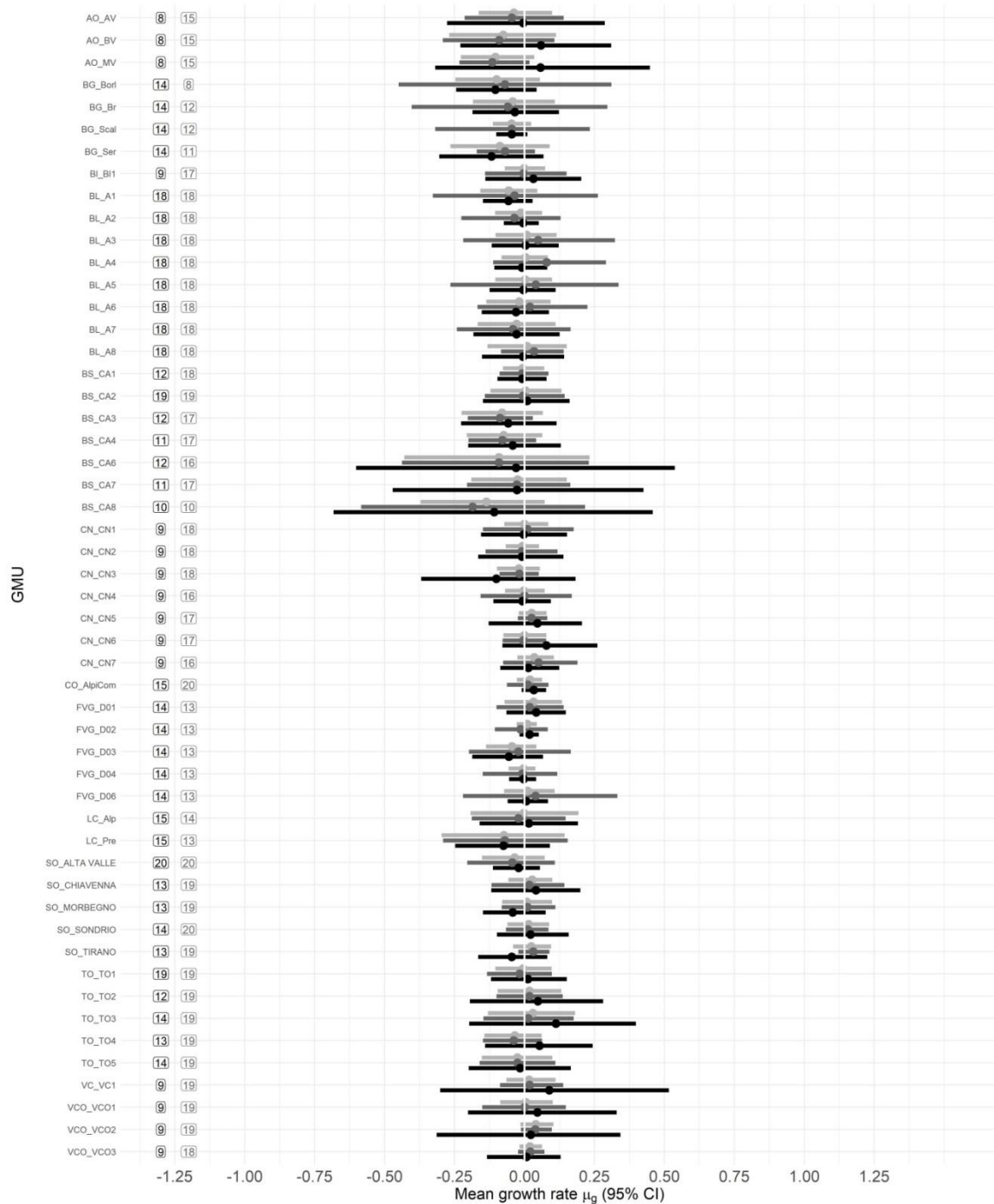


Figure S1 – Mean Black grouse growth rates in game management authorities (GMU) and 95% CI. Light gray: integrated model; intermediate gray: bag-based model; black: count-based model. Series length was uneven among sites and proxies and it is displayed next to site denomination (left, count series; right, bag series). Therefore, mean growth rates refer to different years within a time span comprised between 1996-2014.

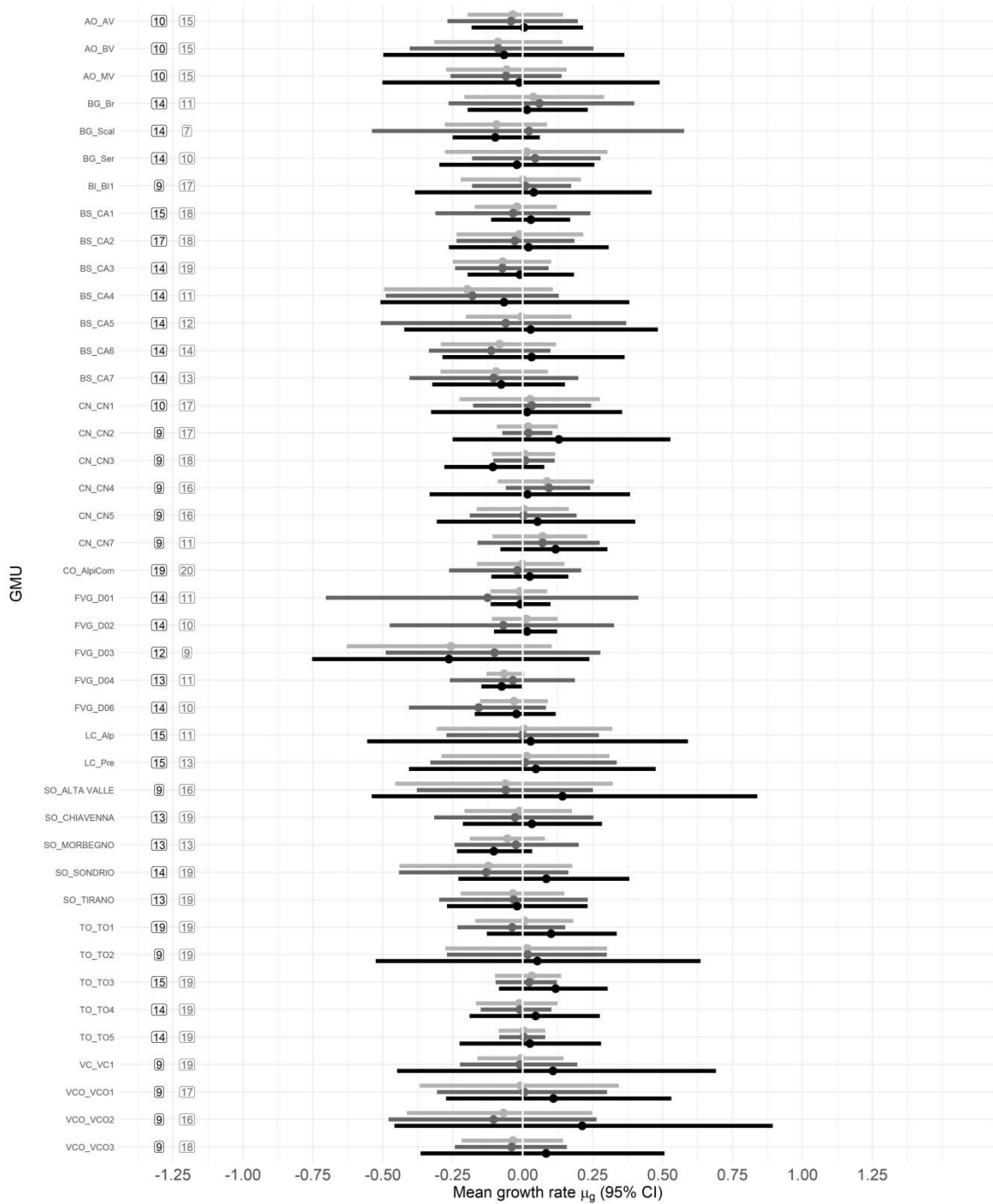


Figure S2 - Mean Rock partridge growth rates in game management authorities (GMU) and 95% CI estimated from 1996 to 2014 for each site. Light gray: integrated model; intermediate gray: bag-based model; black: count-based model. Series length was uneven among sites and proxies and it is displayed next to site denomination (left, count series; right, bag series). Therefore, mean growth rates refer to different years within a time span comprised between 1996-2014.

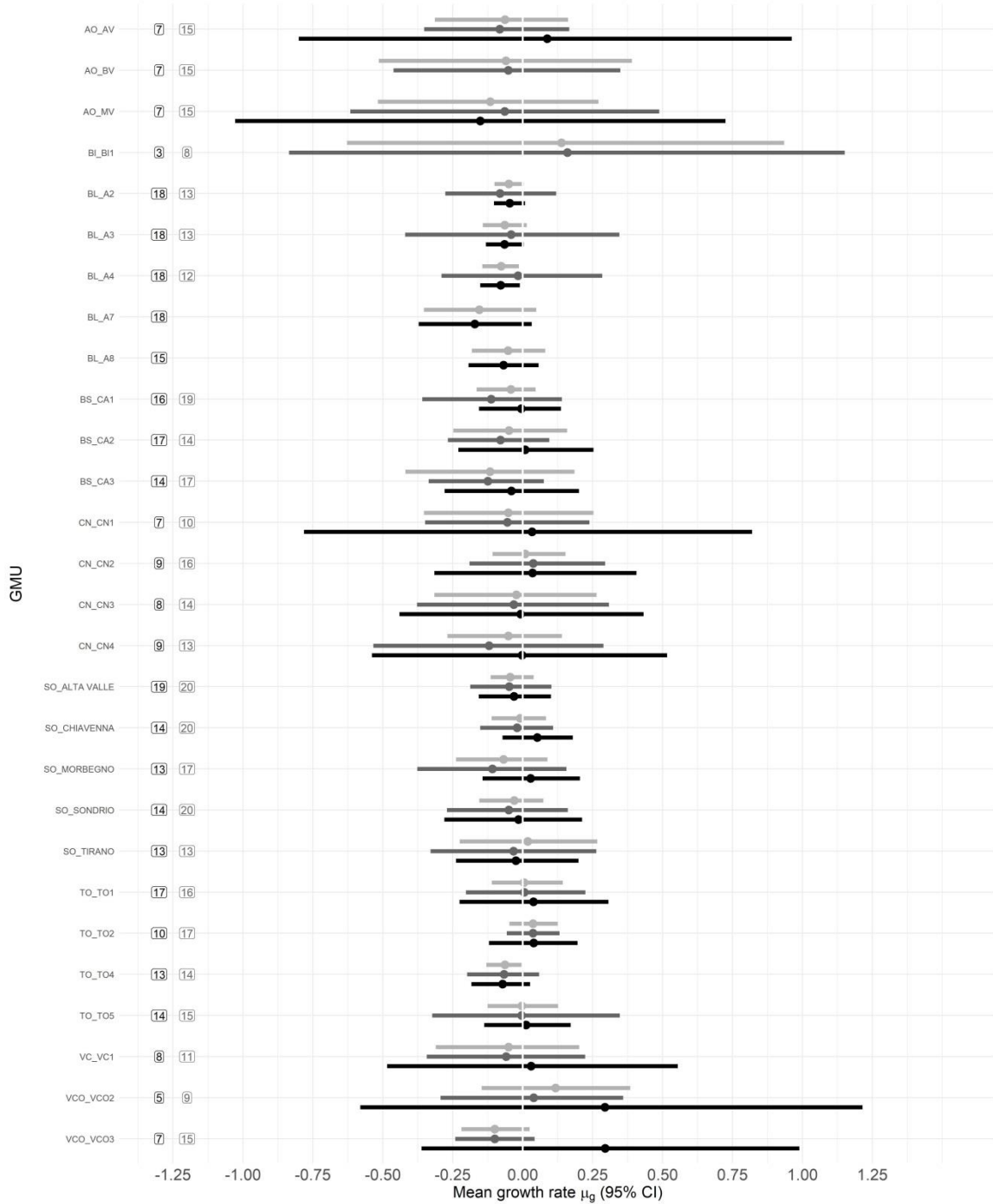


Figure S3 Mean Rock ptarmigan growth rates in game management authorities (GMU) and 95% CI estimated from 1996 to 2014 for each site. Light gray: integrated model; intermediate gray: bag-based model; black: count-based model. Series length was uneven among sites and proxies and it is displayed next to site denomination (left, count series; right, bag series). Therefore, mean growth rates refer to different years within a time span comprised between 1996-2014.

Table S2 – Posterior estimated mean growth rates, 95% CI, estimated population change and DIC for the three target species (BG, Black grouse; PAR, Rock partridge; PTA, Rock ptarmigan) as estimated by the different models from 1996 to 2014. For site and regional models, displayed values refers to the mean values of single sites or region

Annexe 2-2

species	model	posterior μ mean		lower 95% CI		upper 95% CI		95% CI interval		P($\mu < 0$)		% change across 1996-2014		DIC
			mean		mean		mean		mean		mean	mean	95% CI	
BG	global	-0.006		-0.014		0.002		0.016		0.90		-10.59	-22.55, 2.73	2044.8
	site		-0.026		-0.145		0.094		0.239		0.61			2216.8
	regional – biogeog.		-0.009		-0.045		0.024		0.069		0.65			6346.6
	regional - authority		-0.019		-0.060		0.019		0.078		0.76			6132.2
PAR	global	-0.031		-0.047		-0.013		0.035		100.00		-42.95	-58.28, -20.84	2263.1
	site		-0.034		-0.226		0.154		0.380		0.60			2239.4
	regional – biogeog.		-0.020		-0.094		0.052		0.146		0.64			6262.6
	regional - authority		-0.032		-0.105		0.040		0.145		0.73			6255.9
PTA	global	-0.047		-0.062		-0.031		0.031		100.00		-58.28	-68.46, -43.48	1339.6
	site		-0.027		-0.366		0.313		0.679		0.54			1336.6
	regional – biogeog.		-0.043		-0.110		0.024		0.134		0.82			3152.4
	regional - authority		-0.050		-0.123		0.019		0.142		0.87			3030.0

Annexe 3 : Etude diachronique de l'habitat du tétras-lyre à partir de photos aériennes.

Introduction

Dans notre chapitre 2 portant sur les facteurs influençant la dynamique de population du tétras lyre alpins sur 48 sites de référence répartis à travers les alpes nous avons pu montrer un effet fort des conditions climatiques et de la phénologie de la végétation. En revanche, bien que l'on suspecte qu'il y avait un effet fort de la chasse et de l'installation des domaines skiabiles des années après-guerre jusqu'aux années 80, ces facteurs anthropiques ne semblent aujourd'hui plus jouer qu'un rôle modéré. Une des limites principales de notre étude est que nous n'avons malheureusement pas pu inclure dans nos modèles l'évolution des habitats durant la période étudiée, faute de données disponibles. En effet, divers rapports soulignent l'importance de l'organisation spatiale du paysage et montrent que l'hétérogénéité structurelle de la végétation est l'une des composantes potentielles majeures (Zeitler 2003, Patthey et al. 2012, Schweiger et al. 2012). On retrouve le tétras lyre dans les milieux de transition à la lisière de la forêt, où s'imbriquent en mosaïque pelouse, landes, fourrés et boisement clairs (Angelstam 2004). Cet habitat hétérogène répond aux exigences écologiques du tétras-lyre tout au long de son cycle (parades nuptiales, nidification, élevage des jeunes et hivernage).

Au travers des Alpes, ont été identifiées plusieurs causes majeures de modification de la qualité des habitats utilisés par le tétras-lyre. Dans le nord, la déprise pastorale a notamment entraîné une forte fermeture des milieux (Braunisch et al. 2016, Martinoli 2017). L'aulne vert y a par exemple colonisé plus de 30 000 hectares de pâturages abandonnés au cours des 50 dernières années et est ainsi responsable d'une homogénéisation globale du paysage (Decout 2007). L'urbanisation et l'implantation d'infrastructures touristiques contribuent progressivement à la fragmentation voire à la destruction des milieux (Kurki et al. 2000), on estime actuellement à environ 30% de l'aire de présence du tétras-lyre affectée par ces aménagements (Montadert 2013). Dans le sud, c'est plutôt l'intensification du pâturage qui pose problème pour le maintien d'une strate herbacée développée (Losinger et al. 2011), indispensable pour la nidification du tétras car elle fournit protection et ressources alimentaires pour l'élevage des nichées (Bernard-Laurent 1994). Ces transformations ont toutes engendré des modifications profondes de la mosaïque d'habitats utilisable par le tétras-

lyre, néanmoins, le lien avec la dynamique locale des populations n'a pour autant jamais encore été établi de manière explicite.

A ce jour, il n'existe pas de cartographies diachroniques précises caractérisant les habitats en milieu montagnard, encore moins à l'échelle des Alpes. Dans l'objectif de pouvoir décrire l'évolution des habitats du tétras lyre sur les sites de comptage au chant de référence, nous avons démarché deux collaborateurs de la maison de la télédétection à Montpellier afin d'initier un projet commun sur ce sujet. Un premier gros travail a été effectué par Océane Lair dans le cadre de son Master 2 : Mention « Géographie, aménagement, environnement et développement » et Spécialité « Télédétection et Géomatique Appliquées à l'Environnement » à l'Université de Paris 7 – Diderot, qui a bénéficié d'un encadrement multidisciplinaire par Sandra Luque, Samuel Alleaume (UMR TETIS Irstea), Coline Canonne (CEFE-EPHE, ONCFS), Aurélien Besnard (UMR 5175 CEFE-EPHE), et Marc Montadert (ONCFS-PFS). L'objectif de ce travail de stage était de caractériser de manière objective l'évolution temporelle de la configuration du paysage afin de fournir des éléments concrets pour une mise en relation avec les tendances de tétras lyre. Pour cela, nous avons choisi d'examiner la pertinence de l'utilisation d'une méthode diachronique par le biais de photographies aériennes pour sa bonne résolution spatiale et temporelle. Ci-dessous, nous présenterons une synthèse de ces travaux, pour plus de détails concernant ce travail, notamment techniques, un rapport de stage très détaillé est disponible sur demande.

Matériel

Sélection de sites de comptages au chant de tétras lyre pour mettre en place la méthode

Parmi les 11 séries longues disponibles (Voir chapitre 2), nous avons sélectionné quatre sites sur lesquels centrer les travaux afin de mettre en place la méthodologie générale d'étude : le site 2 (Les Frêtes), le site 4 (Les Arcs Villaroger), le site 5 (Les Sources du Cheiran) et le site 11 (Le Prorel). Le choix de ces quatre sites a été guidé par une volonté de cohérence en termes de scénario des tendances et en termes de qualité de la série pour l'analyse statistique. Les sites (2) et (4) ainsi sélectionnés présentent tous deux une tendance générale au déclin des effectifs avec quelques pics de croissance au niveau des années 1985 et au début des années 2000. Les sites (5) et (11) présentent quant à eux une tendance récente à l'augmentation des effectifs qui étaient pourtant encore en diminution avant le début des années 2000.

Sélection de l'imagerie aérienne

Dans ce travail nous avons fait le choix de travailler sur des photographies aériennes de l'IGN, qui offrent la possibilité de travailler sur des clichés anciens et récents à résolution spatiale relativement fine pour des coûts raisonnables (Plu and Ducher 1988, Thenkabail 2015). Deux types d'images étaient disponibles selon la date d'étude souhaitée. Premièrement des photographies aériennes numériques récentes, rectifiées géométriquement, égalisées radiométriquement et géoréférencées. Elles se présentent sous forme de dalles couvrant une zone de 1 km de côté sous une résolution de 50 cm. Ensuite, des photographies aériennes argentiques numérisées qui n'ont pas subi de correction géométrique ou radiométrique. Ces images ne sont pas géoréférencées et donc ne sont pas directement exploitables dans un environnement SIG.

Méthodes

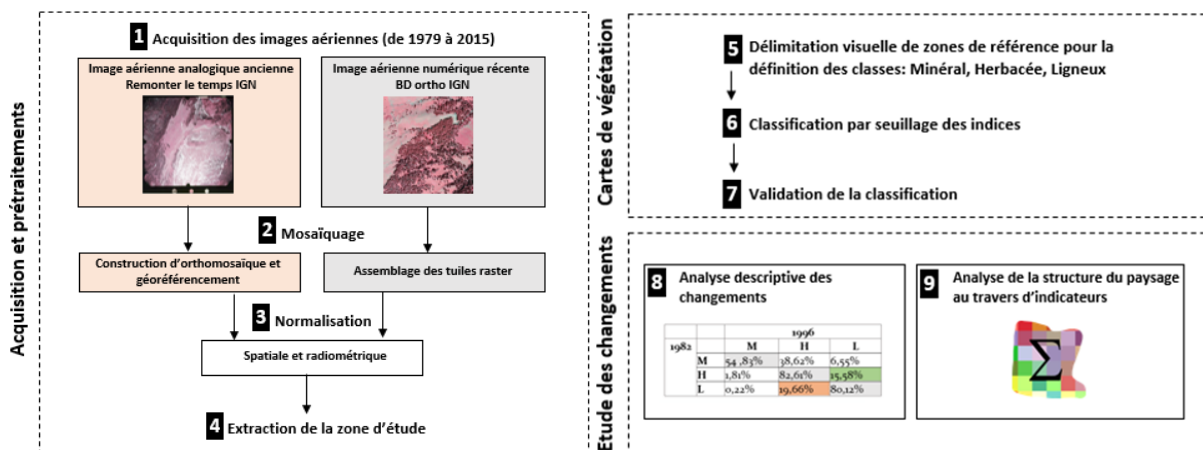


Figure 8: Schéma récapitulatif des différentes phases méthodologiques

Une phase de prétraitement a permis d'harmoniser les images, qui présentent de fortes différences en termes de qualité, de résolution et de calage spatial, et ainsi permettre leur exploitation (Figure 1).

La seconde étape a consisté à assigner une classe thématique à chacun des pixels de l'image et doit permettre ainsi dans sa finalité d'analyser la configuration spatiale de chacun des sites. La typologie de classification appliquée est basée sur des critères de physiologie élémentaire, qui considèrent la structure même du paysage plutôt que sur les espèces végétales qui le composent. Trois strates de végétation caractérisées par une hauteur et un recouvrement végétal différents ont de ce fait été sélectionnées :

- *La strate minérale M* correspondant à toute formation non végétalisée (zones rocheuses, chemins/routes et bâtis) ;
- *La strate herbacée H* correspondant aux formations enherbées et buissonneuses ne dépassant pas une hauteur de 0,5 m à maturité (pelouse, pâturage et prairie) ;
- *La strate ligneuse L* correspondant aux formations arbustives et arborées sous une hauteur maximale de 5 m (landes, fourrés, et forêts).

La distinction entre les trois classes physiologiques s'est basée sur une stratégie dite « indice » consistant à résumer l'information des trois canaux de l'image en une seule et même variable. Le choix des paramètres de classification s'est appuyé sur l'étude de l'histogramme des images ainsi que sur un contrôle visuel des différents critères radiométrique et/ou textural. Aux résultats est associée une matrice dite « de confusion » qui permet d'extraire une « précision globale » renseignant sur la proportion des pixels correctement classés.

La troisième étape de ce travail était l'analyse des changements dans la végétation. Pour cela, nous avons étudié les proportions de paysage occupées par chacune des classes et avons cherché à mettre en évidence les différents types de transition. A cet effet, ont été calculé le taux moyen d'expansion spatiale, réalisée la matrice de transition puis spatialisés les différents changements structuraux au moyen de cartes dynamiques de la végétation.

- **Superficie et taux annuel d'expansion spatiale** : métrique couramment utilisé dans le cadre d'une étude des changements : $T_e = (S_2 - S_1) / (T_2 - T_1)$ où S_1 et S_2 représentent respectivement la proportion en pourcentage de la superficie d'une classe de l'année T_1 la plus ancienne et de l'année T_2 la plus récente (Mama and Oloukoi 2003). Ainsi, une valeur positive de ce taux reflète une expansion de la classe alors qu'une valeur négative en reflète une régression.
- **Caractérisation des transitions** : Une matrice de transition est un tableau à double entrée comportant respectivement en lignes et en colonnes les différentes classes de l'année la plus ancienne et de l'année la plus récente. Les cellules de ce tableau fournissent en pourcentage les changements d'état des éléments. Elles révèlent ainsi une information sur la proportion d'affectation d'une classe i à une classe j sur la période concernée.
- **Distribution spatiale des changements** en supplément de la matrice de transition réalisée au moyen d'une extraction des pixels concernés par chaque type de conversion. On obtient par cette étape une représentation géographique des

transformations, qui permet d'analyser la répartition et la pertinence de chacune dans le cadre de cette étude.

Puis dans un second temps, cette analyse a été complétée par une approche préliminaire intégrant une série de métrique paysagère issue de l'écologie du paysage (nombre de taches, densité de contours, surface moyenne des taches) afin de quantifier la forme et la distribution des structures spatiales aux échelles spécifiques d'une classe ou du paysage (McGarigal et al. 2012).

Résultats

Les différents traitements de seuillages réalisés nous ont permis de classer les quatre zones d'études selon trois strates de végétation de façon performante, avec néanmoins un ratio de pixels correctement classés meilleur pour les strates minérales et herbacées que pour les ligneux (voir Figures 2 à 5).

L'étude des proportions de paysage occupées par chaque strate montre des variations assez faibles mais tout de même présentes sur l'ensemble des quatre sites. On observe ainsi une augmentation globale de la strate ligneuse légèrement plus importante pour les sites 4 et 5 (respectivement +0,34% et +0,23% par an). Une diminution globale de la végétation herbacée est aussi notable sur l'ensemble des sites. Enfin, les valeurs relevées pour les surfaces minérales apparaissent de manière relativement stable, excepté pour le site 4 au sein duquel elles sont en régression (-0,20% par an).

L'examen des matrices de transition révèle pour chaque période d'étude que 61 à 87% du total des formations ligneuses ont conservé leur état alors que 15 à 28% se sont transformées en formations herbacées et en moyenne seuls 1% sont devenues minérales. Du côté des herbacées, 66 à 87% sont restées intactes tandis que 12 à 29% se sont converties en formations ligneuses et 1 à 5% sont devenues minérales. La strate minérale présente des évolutions qui sont plus variables en fonction des sites avec une stabilité allant de 31 à 81% de sa surface, une conversion en herbacée sur 16 à 65% de sa surface et une conversion en minéral sur 0 à 7% de sa surface.

Analyse structurelle du paysage au moyen de métriques paysagères

Les métriques de paysage ont été calculées à l'échelle des classes physionomiques à partir des cartes de végétation pour le moment uniquement pour le site n°11 « Le Prorel » (Table 1)

Années	Nombre de tâches			Densité des contours			Surface moyenne des tâches		
	M	H	L	M	H	L	M	H	L
1981	40622	39788	27667	0.009	0.032	0.023	132	1370	876
1994	71731	49259	26028	0.012	0.037	0.024	79	1008	1106
2013	60236	58280	25503	0.013	0.033	0.020	128	821	1121

Table 1: Métriques de fragmentation/fermeture du paysage obtenu pour les années 1981, 1994 et 2013 sur le site 11 (Le Prorel). *M* correspond à la strate minérale, *H* la strate herbacée et *L* la strate ligneuse.

On constate un accroissement global de la surface moyenne des tâches pour la strate ligneuse (+245) avec une diminution notable de leur nombre (-2164) et de la densité de leurs contours (-0.03). Parallèlement, on observe une diminution de la surface moyenne des tâches pour la strate herbacée (-549) avec une augmentation en nombre de tâches (+18492) et en densité de contour (+0,01). Enfin, la strate minérale présente une augmentation en nombre de tâches (+19614) et en densité des contours (+0,004) avec une surface moyenne qui est relativement similaire au cours des années.

Discussion

Le travail effectué pendant ce stage a permis d'établir une méthodologie solide et complète permettant d'obtenir des ortho-mosaïques anciennes et récentes de qualité suffisante pour être exploitables pour des comparaisons diachroniques. Par ailleurs, l'expérience acquise lors de ce projet nous a également permis d'effectuer une estimation globale du temps nécessaire à la production d'ortho-mosaïques pour chaque site de référence, ce qui pourra être très utile par la suite si nous parvenons à continuer ce projet et appliquer cette méthodologie aux 11 sites de référence pour lesquels des séries longues de comptages tétras lyre sont disponibles (voire l'appliquer aux 48 sites pour lesquels nous avons les données depuis 1996 ?).

De façon générale, les résultats concernant la superficie des différentes strates et ceux de la matrice de transition confirment la présence de nettes zones de développement ligneux. Ils démontrent aussi la présence d'un grand nombre d'ouvertures au sein du paysage et mettent en évidence certains processus d'urbanisation. Le travail spécifique de calcul des métriques de

fragmentation permet d'affiner ces différents constats au travers du site et met de nouveau en évidence un processus global de densification de la strate ligneuse. Tous les sites sont caractérisés par une dynamique ligneuse importante et par une homogénéisation globale du milieu. L'évolution globale de tous ces sites tend à les transformer en des milieux qui semblent de moins en moins adaptés aux exigences d'hétérogénéité du tétras-lyre (couvert herbacée pour les nichées, lisière de forêt pour la protection, milieu ouverts pour la reproduction, etc.). Il semblerait aussi que les sites 5 et 11 soient initialement plus morcelés et laissent de fait une plus grande possibilité au développement d'habitats de lisières favorables au développement du tétras-lyre. Malheureusement, la qualité des données photographiques et la technique utilisée (typologie à trois niveaux : minérale, herbacée, ligneuse) ne permettent pas d'avoir d'information sur le couvert sous ligneux lui-même ni de distinguer les différentes essences. Ces deux éléments pourraient pourtant apporter des informations complémentaires sur les ressources alimentaires disponibles dans le paysage et ainsi mieux évaluer la réponse de l'habitat aux différents besoins du tétras-lyre.

Il est encore difficile d'établir une corrélation directe avec l'évolution des populations d'oiseaux, notamment car les données de comptages sont non spatialisées au sein des sites (une valeur unique pour l'ensemble du site). De fait, il convient à terme de renouveler le protocole de comptage du tétras-lyre en imposant le relevé des coordonnées GPS de localisation de chaque oiseau. De manière complémentaire, il pourrait être intéressant d'intégrer à la méthodologie des interactions concrètes avec les observateurs de terrain afin de confronter les données photographiques à la réalité des milieux.

Bibliographie

Angelstam, P. 2004. Habitat thresholds and effects of forest landscape change on the distribution and abundance of black grouse and capercaillie. - *Ecological Bulletins*: 173–187.

Bernard-Laurent, A. 1994. Statut, évolution et facteurs limitants les populations de tétras-lyre (*Tetrao tetrix*) en France: synthèse bibliographique. - *Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife* 11: 205–239.

Braunisch, V. et al. 2016. Where to Combat Shrub Encroachment in Alpine Timberline Ecosystems: Combining Remotely-Sensed Vegetation Information with Species Habitat Modelling (E Serrano Ferron, Ed.). - *PLOS ONE* 11: e0164318.

Decout, S. 2007. Effets des patrons d'organisation spatiale du paysage sur l'habitat d'une espèce animale à gestion conservatoire : le cas de l'habitat de reproduction du tétras-lyre (*Tetrao tetrix* L.) dans un contexte d'expansion des aulnaies vertes (*Alnus alnobetula* (Ehrh.) C. Koch).

Kurki, S. et al. 2000. Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. - *Ecology* 81: 1985–1997.

- Losinger, I. et al. 2011. Pastoralisme et tétras-lyre. - *Faune Sauvage* 291: 20–27.
- Mama, V. J. and Oloukoi, J. 2003. Évaluation de la précision des traitements analogiques des images satellitaires dans l'étude de la dynamique de l'occupation du sol. - *Télédétection* 3: 429–441.
- Martinoli, D. A. 2017. Assessing alpine galliforms (aves; galliformes) vulnerability: modelling population trend and threats.
- McGarigal, K. et al. 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Disponible en ligne sur <https://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>. in press.
- Montadert, M. 2013. Tétras lyre et dérangement touristique: Synthèse bibliographique. - Rapport bibliographique, Fédération Départementale des Chasseurs de l'Isère, Verrières de Joux in press.
- Patthey, P. et al. 2012. Vegetation structural and compositional heterogeneity as a key feature in Alpine Black Grouse microhabitat selection : conservation management implications. - *European Journal of Wildlife Research* 58: 59–70.
- Plu, D. and Ducher, G. 1988. Availability of aerial photography and space images; the photothèque at the IGN (F), France. - *Photogrammetria* 43: 83–100.
- Schweiger, A. K. et al. 2012. Small-scale habitat use of black grouse *Tetrao tetrix* L. and rock ptarmigan *Lagopus muta helvetica* Thienemann in the Austrian Alps. - *European Journal of Wildlife Research* 58: 35–45.
- Thenkabail, P. S. 2015. Remotely Sensed Data Characterization, Classification, and Accuracies. - CRC Press.
- Zeitler, A. 2003. Maintaining Black Grouse wintering habitats by alpine pasture management plans. - *Sylvia* 39: 97–102.

RÉSUMÉ

Les montagnes sont des réservoirs de biodiversité dont les forts gradients altitudinaux sur de faibles distances sont associés à une forte hétérogénéité spatiale des conditions environnementales locales. Si la biodiversité y a été jusqu'ici plutôt bien préservée du fait de la faible accessibilité, les prédictions concernant les changements climatiques en cours suggèrent des effets encore plus rapides et marqués en montagne qu'en plaine. Mon objectif général est de comprendre comment les changements globaux impactent la dynamique des populations de galliformes de montagne. Mes travaux ont montré (1) une forte hétérogénéité des stratégies démographiques entre populations de Lagopède alpin (*Lagopus muta*) (2) que les populations de tétras lyre (*Tetrao tetrix*) présentent des tendances spatialement très hétérogènes, influencées par les conditions locales (3) que pour ces espèces difficiles à compter et qui présentent de fortes variabilité spatiales et interannuelles il est nécessaire de miser sur des suivis à long terme pour atteindre une puissance statistique permettant de conclure à un déclin.

MOTS CLÉS

Dynamique de population, galliformes, changements globaux, tétras lyre, lagopède alpin, tendance

ABSTRACT

Mountains are reservoirs of biodiversity whose strong altitudinal gradients over short distances are associated with strong spatial heterogeneity of local environmental conditions. While biodiversity has so far been rather well preserved in mountains due to poor accessibility, predictions of ongoing climate change suggest even more rapid and marked effects in mountains than in plains. My main objective is to understand how global change are impacting the population dynamics of mountain galliformes. My work has shown (1) a strong heterogeneity of demographic strategies between populations of rock ptarmigan (*Lagopus muta*) (2) that black grouse populations (*Tetrao tetrix*) show spatially very heterogeneous trends, influenced by local conditions (3) that for such species that are difficult to count and show strong spatial and interannual variability it is necessary to rely on long-term monitoring to reach a satisfactory statistical power to detect a decline.

KEYWORDS

Population dynamics, galliformes, global changes, black grouse, rock ptarmigan, trends