HAL
open science

Les dispositifs artificiels au service de la restauration et de la compensation écologique : de l'évaluation du risque de piège écologique aux recommandations de bonnes pratiques

Timothée Schwartz

▶ **To cite this version:**

Timothée Schwartz. Les dispositifs artificiels au service de la restauration et de la compensation écologique : de l'évaluation du risque de piège écologique aux recommandations de bonnes pratiques. Milieux et Changements globaux. Université Paris sciences et lettres, 2020. Français. NNT : 2020UPSLP036 . tel-03177394

HAL Id: tel-03177394

https://theses.hal.science/tel-03177394v1

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.

PSL UNIVERSITÉ PARIS

THÈSE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITÉ PSL

Préparée à l'École Pratique des Hautes Études

Les dispositifs artificiels au service de la restauration et de la compensation écologique : de l'évaluation du risque de piège écologique aux recommandations de bonnes pratiques

Soutenue par

Timothée SCHWARTZ

Le 01 octobre 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 :

Pierre-Yves, HENRY Professeur, MNHN, UMR 7179	*Rapporteur*
Thierry, DUTOIT Directeur de recherche, IMBE	*Rapporteur*
Isabelle, LE VIOL Maître de conférences, MNHN, UMR 7204	*Examinateur*
Vincent, DEVICTOR Directeur de recherche, CNRS, UMR 5554	*Président*
Arnaud, BECHET Chargé de recherche, Tour du Valat	*Co-encadrant*
Aurélien, BESNARD Maître de conférences, EPHE, UMR 5175	*Directeur de thèse*

École Pratique des Hautes Études | PSL

Il prit l'homme et l'établit dans le jardin pour le cultiver et le garder.

La Bible, Genèse chapitre 2 verset 15

Remerciements

Tout d'abord je tiens à te remercier Aurélien d'avoir accepté de m'accompagner dans cette thèse il y a bientôt quatre ans et de m'avoir fait confiance. Tu as été un encadrant incroyable, toujours réactif, pertinent et surtout très formateur. Tu as toujours été à l'écoute et compréhensif, patient et pédagogue, même quand tes explications et tes « tu vois ? » étaient suivis d'un long silence de ma part ou d'un regard vide... J'ai appris tellement de choses à tes côtés ! Merci pour ta gentillesse, tes idées fusantes, ton énergie, ta motivation et pour ta capacité à toujours valoriser ce projet et le travail effectué.

Merci à Paul pour m'avoir poussé dans mes retranchements pour monter ce projet et le rendre possible, pour avoir cru dans mes capacités et aussi pour avoir pris le risque d'engager l'association A Rocha France dans cette aventure. Merci pour ton soutien et tes encouragements.

Merci à toi Arnaud, de m'avoir encadré, conseillé et appris tant de choses sur les mouettes, les goélands et les sternes à la Tour du Valat ! Merci de m'avoir fait confiance, merci d'être si gentil et encourageant.

Merci à Joël et Chris, Jean-Pierre, Malcolm et aussi à Raphaël, pour votre soutien sans faille tout au long de cette aventure et bien avant ! Merci d'avoir permis à la science et à la conservation de rester au cœur d'A Rocha France et ainsi permettre une continuité à ce projet.

Merci Jean-Baptiste d'avoir accepté de participer à mon comité de thèse et de m'avoir si bien conseillé et encouragé au cours de ces trois années.

Merci à Jean, Patrick et Jean-Jacques pour avoir accepté de porter cette thèse avec la Tour du Valat et pour m'avoir accueilli pendant trois années dans ce cadre et cette équipe exceptionnels. Merci de m'avoir offert ce privilège !

Merci à l'ANRT pour avoir accepté de financer ce projet via la CIFRE.

Merci à ECODDS et particulièrement à Pierre Charlemagne pour avoir accepté de soutenir financièrement ce projet pendant ces trois années.

Merci à Voies Navigables de France pour son soutien financier pour cette thèse et au-delà. Merci à toi Emilie pour ton intérêt pour ce projet et les échanges sur le terrain et à Toulouse ! Merci aussi à Astrid pour son ton enthousiasme et tes efforts pour communiquer autour de ce projet !

Merci au Conservatoire d'Espace Naturels Languedoc-Roussillon et spécialement à Nathalie et à Pierre pour votre confiance et pour ce partenariat sur les Costières.

Merci au Conservatoire d'Espaces Naturels PACA et tout particulièrement à toi Laurent, mais aussi à Marc, Bénédicte, Axel, et à Charlotte, pour m'avoir appris tellement et pour la confiance, pour ce partenariat qui j'espère pourra se poursuivre, pour l'accès aux sites de la Crau et pour les discussions toujours fructueuses.

Merci aux propriétaires et aux agriculteurs depuis le Roussillon jusqu'aux Alpilles, qui m'ont permis de mener toutes les études valorisées dans ce mémoire, et notamment à la CDC Biodiversité.

Merci à toi Pamela, pour ta confiance et ta générosité, pour ton intérêt pour mon travail, pour ta présence et ton aide fidèle chaque année aux Tourades depuis si longtemps.

Merci à vous deux Diana et Alex, et à vos enfants Luke, Jessica et Olivia, sans oublier Don, pour votre soutien, votre amitié et pour votre accueil inoubliable à Johannesburg et à Kruger.

Merci à Jean-Daniel, Pierre-Alain et Steve pour votre soutien dans ce projet depuis vos lacs et vos montagnes helvètes.

Merci à Patrick et Linette d'avoir été pour moi comme une deuxième famille à A Rocha pendant tant d'années. Sans vous je n'aurais jamais pu démarrer cette thèse ! Vous êtes à jamais dans mon cœur.

Merci à Anthony et Priscille d'avoir été de merveilleux collègues aux Tourades. Prenez soin de vous et de vos proches !

Merci à Jennifer et David pour avoir été un miracle et une bénédiction pendant un an. Que dire de plus ?!

Merci à tous les collègues et administrateurs d'A Rocha France, Jean-François, Gilles, Frédéric, Geneviève, Coline, David, Aline, Dominique, Nathalie, Romain, Alec, Laura, Etienne, Marine, Rachel, Sarah, Chris P., Valéry et tous les autres pour m'avoir déchargé de tant de choses pendant cette période et pour votre soutien.

Merci à tous les collègues de la Tour du Valat pour m'avoir accueilli comme l'un des vôtres, malgré ma présence en pointillés pendant ces trois années : Gwen pour ta passion pour les abeilles et les bidons d'huile, Jocelyn pour ta douceur et ton aide ponctuelle mais précieuse, Marion pour ta gentillesse et pour ton bureau à l'occasion, Marc et Thomas pour les oiseaux, Philippe pour toujours cacher un leste à grands stigmas dans ta manche, Roberta *für die prächtige Bibliothek und deine wertfole Hilfe*, Anthony pour avoir toujours un sujet de discussion intéressant, Jean-Claude pour ton aide et ta bonté, Nicole pour ton sourire, ta disponibilité et ta joie, Flo pour ta solidarité dans les dossiers annexes, sans oublier Lisa, Brigitte, Gaëtan, Delphine, Yves, Antoine A, Antoine G, Manon et tous les autres !

Merci à vous tous mes volontaires sans qui je n'aurais pas pu faire le quart du travail de cette thèse : Kyle pour les meilleures fallafels du monde et pour les questionnements scientifiques, Jack pour la chasse au lézard et la motivation sans failles, Tamara pour ton aide dans tous les domaines et ton sourire, Luke pour ton british spirit, Alice pour les papillons et les libellules, Aloïs pour la confiance malgré mes sautes d'humeur, Matisse pour avoir refait le monde du rugby avec moi, Alex pour m'avoir initié aux orthoptères, Chloé et Lisa pour avoir été un encouragement permanent et pour les recettes vegan ! Ce fut un honneur de vous avoir à mes côtés.

Merci à vous tous mes stagiaires qui m'ont accompagné dans ce projet pendant toutes ces années : Arnaud pour ta motivation et le travail bien fait, Romain, Armelle, Clément, Antoine L, Mathilde, Julie, Elias, Eliott, Séraphin, Thomas, Ambre, Antoine C, Prescillia, Vincent, cette thèse n'aurait pas été possible sans vous !

Merci aux collègues du CEFE pour tout ce que vous m'avez appris et pour les discussions et les bons moments passés ensemble : Claude, Claudine, Philippe, Olivier G, Olivier D, Jean-Yves, Typhaine, Florence, Marc, Françoise, Roger, Rémi, Thibault, Guillelme, Thierry, Emilie, Pierre-Edouard, Guillaume, Laetitia, Santa, Marie, Jan, Leyli et tous les autres !

Merci Paul Isenmann pour ces petits mots et ces encouragements, pour cette rencontre improbable quelques jours avant le confinement !

Merci Thani pour m'avoir supporté comme voisin de table pendant des mois et jusqu'au rendu de ta thèse et au-delà, merci pour les conseils et pour l'exemple !

Merci Jules d'avoir été un grand frère même en étant plus jeune que moi, pour m'avoir montré que c'était possible malgré tout de finir une thèse, et pour avoir repeint mon introduction quelques jours avant le rendu !!

Merci Coline et Pauline pour qui vous êtes, pour votre amitié, vous mes collègues de galère et de stress jusqu'au bout du bout. Merci de m'avoir ouvert aux mondes merveilleux des dauphins et des poules de montagne, pour avoir été là pour m'écouter me plaindre et râler, pour m'avoir aidé à finir les croissants et les financiers, pour la motivation, les conseils, pour votre accueil, vos idées et votre soutien. Vous êtes fantastiques !

Merci à ma famille, à mes frères, à Caroline et à Hélène pour votre soutien pour les derniers jours de rédaction, à toi Mamie pour tes encouragements et ton intérêt pour mon travail, à toi Papa pour m'avoir tant transmis, à toi Maman pour ton amour et ton soutien de toujours.

Merci à vous mes amours : Angelina mon rayon de soleil, mon sourire et ma joie, Thibaud mon petit héros, mon encyclopédie de trois pommes, mon explorateur, merci Kateline d'être entrée dans ma vie il y a un an, et d'être cette merveilleuse petite fille, cette boule d'amour et de bonheur. Je vous aime et vous aimerai toujours.

Merci à toi l'Amour de ma vie, ma moitié, ma femme, mon épouse, mon amie, ma confidente, ma motivation, ma raison. Merci d'avoir été là quoiqu'il arrive, quand j'étais absent ou absorbé par cette thèse, merci d'avoir tenu bon, merci d'être une merveilleuse maman, merci de m'avoir porté et supporté pendant plus de trois ans dans cette folie. Annalena, je t'aime.

A Celui qui peut tout, qui supporte tout, qui pardonne tout, qui donne la Paix dans la tempête, qui est toujours là, qui n'abandonne jamais, à Lui soit ma reconnaissance éternelle, à Lui soit toute la Gloire.

Table des matières

Introduction générale 1
1) Impact des activités humaines sur la biodiversité 2
1.1) L'Anthropocène 2
1.2) Les conséquences des changements environnementaux pour la biodiversité 4
2) Réponses humaines à la destruction de la biodiversité : des conventions à la restauration écologique 7
2.1) Histoire de la protection de la biodiversité 7
2.2) Diversité et limites des mesures de protection de la nature 7
3) Les pièges écologiques 19
3.1) Définition 19
3.2) La sélection d'habitat non-adaptative à l'origine des pièges écologiques 19
3.3) Mécanismes de perception de la qualité d'un habitat et pièges écologiques 22
3.4) Pièges écologiques et restauration écologique 23
4) Dispositifs artificiels : évaluer leur utilité et leur impact sur les populations 25
4.1) Les dispositifs artificiels utilisés dans la conservation 25
4.2) Conception et pertinence écologique des dispositifs artificiels pour la conservation 27
4.3) Evaluation de l'efficacité des dispositifs artificiels pour la conservation 35
5) Concepts et objectifs de la thèse 38
Chapitre 1 43
1. Le Rollier d'Europe 43
2. Les Laridés coloniaux du Sud de la France 47
Chapitre 2 53
Discussion 83
Chapitre 3 87
Discussion 101
Chapitre 4 105
Discussion 140
Chapitre 5 143
Discussion 173

Discussion générale 177

1. Le test de l'hypothèse de piège écologique : un cadre simple d'évaluation pour la restauration écologique 179

1.1 Opportunités et contraintes du test de l'hypothèse de piège écologique comme méthode d'évaluation des dispositifs artificiels et des projets de restauration par les gestionnaires 179

1.2 Comprendre les mécanismes écologiques conduisant à créer les pièges écologiques pour mieux les éviter 185

2. Concevoir des dispositifs artificiels lorsqu'on est gestionnaire 188

2.1- S'appuyer sur les ressources bibliographiques existantes lorsque c'est possible 189

2.2- L'état des lieux pour vérifier la pertinence d'un aménagement avant d'intervenir 191

2.3- Utiliser les pré-études pour mieux concevoir les aménagements 197

3. Vers une conception adaptative des dispositifs artificiels (et des projets de restauration) ... 199

Conclusion générale 212

Bibliographie 213

Table des illustrations 243

Table des annexes 248

Introduction générale

Rollier d'Europe nourrissant ses jeunes au nichoir. ©A Rocha France

1) Impact des activités humaines sur la biodiversité

1.1) L'Anthropocène

Les activités humaines ont un impact visible sur les écosystèmes de la planète depuis le début de l'Holocène. Les principales conséquences mesurables du développement des sociétés humaines sur les écosystèmes depuis 10000 ans sont l'extinction de la majorité des grands mammifères, la déforestation et l'érosion des sols (Figure 1) (Ruddiman et al. 2015). Plus récemment, l'exploitation massive de ressources fossiles (aire industrielle) a fourni à l'humain les moyens de démultiplier ses impacts sur l'environnement, et notamment de modifier de façon substantielle la composition chimique de l'atmosphère terrestre et des océans (Figure 2) (Lewis & Maslin 2015).

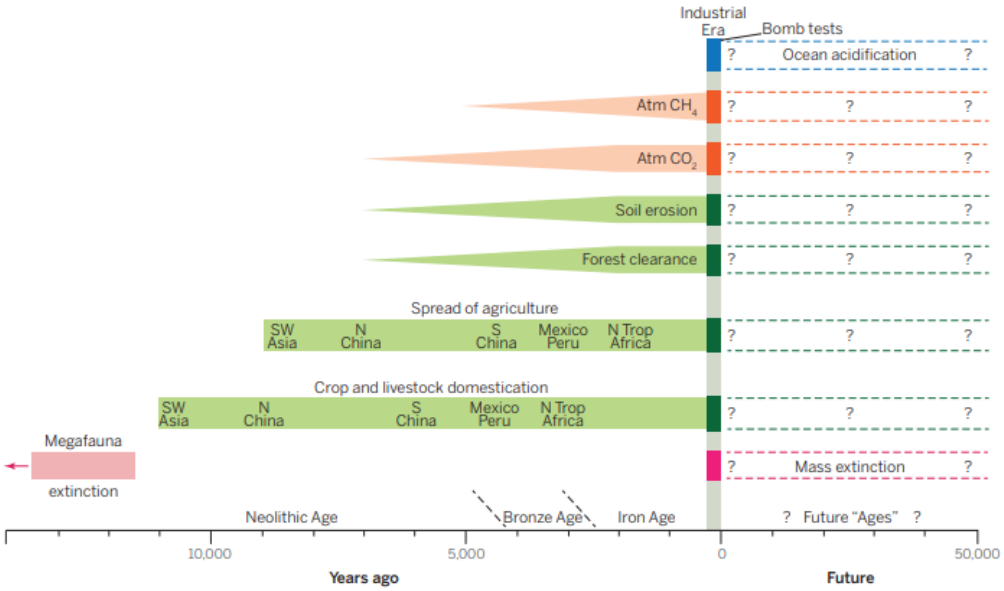


Figure 1 : *Changements environnementaux à long terme d'origine anthropique. Repris de Ruddiman et al. (2015). Traduction des principaux éléments de gauche à droite : Megaufauna extinction : Extinction de la mégafaune ; Crop and livestock domestication : Domestication des plantes et du bétail ; Spread of agriculture : développement de l'agriculture ; Forest clearance : déforestation ; Soil erosion : Erosion du sol ; Atm : Atmosphère ; Industrial Era : Aire industrielle ; Bomb tests : tests de la bombe nucléaire ; Ocean acidification : Acidification des océans ; Mass extinction : Extinction de masse ; Years ago : années passées ; Future : futur.*

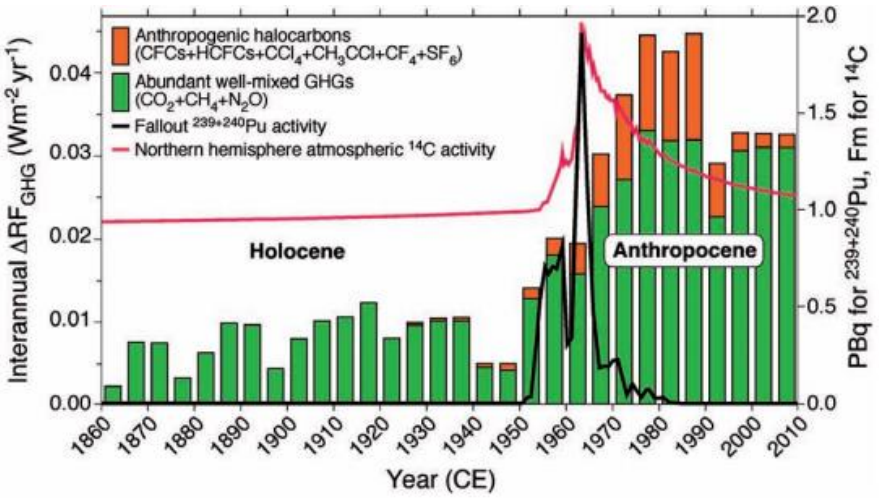


Figure 2 : *Evolution des gaz à effet de serre, des halocarbones d'origine anthropiques, du plutonium et du carbone 14 atmosphériques entre 1860 et 2010. Repris de Zalasiewicz et al. (2017).* RF_{GHG} *– Forçage radiatif, PBq – petabecquerel, Fm – Fraction moderne. Le pic de plutonium et de carbone 14 dans l'atmosphère au début des années 1960 pourrait marquer le début de l'anthropocène.*

Le développement des activités humaines se traduit par l'accélération de la destruction des habitats naturels. Actuellement, entre 3 et 4 millions d'hectares de forêts sont détruites chaque année dans le monde, dont plus d'un million d'hectares de forêt tropicale (Keenan et al. 2015). Les forêts sont massivement remplacées par des terres agricoles, elles-mêmes soumises à une intensification croissante des pratiques culturales et réduites par l'extension de l'urbanisation. Cette destruction s'accompagne de la fragmentation des habitats naturels, liée notamment au développement des infrastructures anthropiques, créant des îlots d'habitats naturels séparés les uns des autres par des habitats plus anthropisés, comme les routes ou les chemins de fer (Fahrig 2003).

La destruction des écosystèmes ne touche pas seulement les habitats terrestres, mais affecte aussi les écosystèmes marins qui s'acidifient (Kroeker et al. 2013) et où la surexploitation des ressources halieutiques conduit à une modification des communautés (cf. e.g. Lynam et al. 2006). La pollution de l'air et de l'eau, engendrée par l'exploitation croissante et le rejet dans l'environnement des ressources fossiles et des métaux lourds, contribue également à modifier durablement les écosystèmes, par exemple à travers l'eutrophisation (Smith & Schindler 2009). De plus, l'augmentation rapide et durable de la pollution de l'air, en particulier par les gaz à effet de serre, est la cause de l'accélération des changements climatiques actuels. Ceux-ci se caractérisent par une hausse de la température à

l'échelle mondiale (Loarie et al. 2009), mais aussi par une augmentation de la stochasticité des évènements climatiques (IPCC 2014). L'ampleur, la rapidité, la diversité et la durabilité de ces changements provoqués par l'homme (aussi appelés HIREC : Human induced rapid environmental changes (Sih et al. 2011)) sur l'ensemble des composantes de l'écosystème terrestre sont tels qu'on parle désormais du début d'une nouvelle ère géologique : l'Anthropocène (Crutzen 2002).

1.2) Les conséquences des changements environnementaux pour la biodiversité

Les conséquences des changements environnementaux liés à l'anthropocène sur la biodiversité sont extrêmement fortes. Ils sont à l'origine de la disparition de milliers d'espèces à une vitesse inégalée sur les temps géologiques, à tel point que l'on parle aujourd'hui d'une sixième crise d'extinction (Teyssèdre 2004; Thomas et al. 2004; Barnosky et al. 2011; Ceballos et al. 2015). Les conséquences de ces changements ne se limitent pas à la disparition d'espèces (Balmford et al. 2003), ils engendrent également la réduction drastique du nombre d'individus et de populations de chaque espèce (Dirzo et al. 2014), et ce à très large échelle, par exemple chez les insectes (Hallmann et al. 2017), les mammifères (Ceballos et al. 2017) ou chez les oiseaux (Bowler et al. 2019; Rosenberg et al. 2019).

Cette variation de l'abondance des populations d'espèces est notamment illustrée par le Global Living Planet Index, qui montre une chute de plus de 50% (entre 50 et 67%) de l'abondance de plus de 16000 populations de plus de 4000 espèces de vertébrés entre 1970 et 2014 (Figure 3) (WWF 2018).

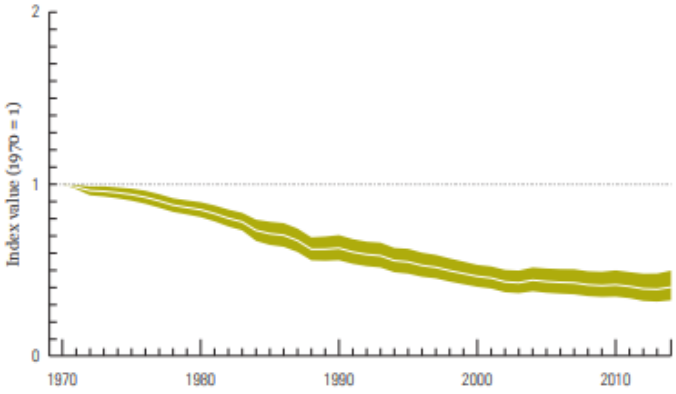


Figure 3 : *Evolution de l'indice Planète vivante de 1970 à 2014. L'abondance moyenne de 16704 populations représentant 4005 espèces suivies dans le monde a diminué de 60%. La ligne blanche montre la valeur de l'indice et les zones vertes montrent l'intervalle de confiance à 95% autour de cette valeur. Repris de (WWF 2018).*

La destruction directe ou indirecte des habitats naturels est la cause principale de cette érosion de la biodiversité, non seulement en nombre d'espèces, mais aussi en abondance (Tilman et al. 1994; Lin & Liu 2006; Jetz et al. 2007). Les écosystèmes recelant la plus grande diversité d'espèces sont d'ailleurs ceux qui subissent les destructions les plus rapides. C'est le cas notamment des récifs coralliens (Stone 1995) mais surtout des forêts tropicales, qui accueillent près des deux-tiers de la biodiversité mondiale (Pimm & Raven 2000). Leur destruction rapide engendre de façon mécanique (mais non linéaire) un rythme d'extinction des espèces très élevé (Figure 4).

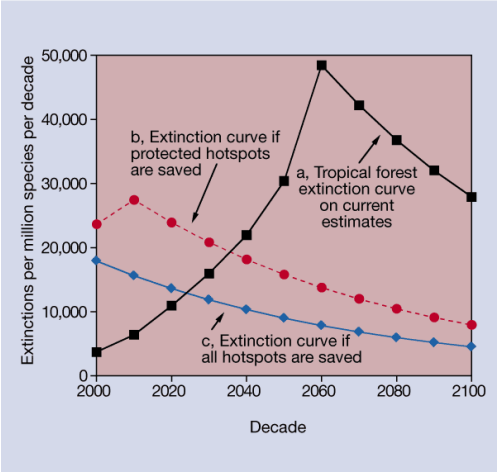


Figure 4 : *Trois projections de l'évolution possible du nombre d'extinctions d'espèces en conséquence de la déforestation. La courbe (a) en noir se base sur les estimations d'extinctions en 2000, sans considérer les points chauds de biodiversité, et avec un rythme de déforestation constant. La courbe (b) en rouge simule l'évolution du nombre d'extinctions si les points chauds actuellement protégés sont épargnés par la déforestation. La courbe (c) en bleu simule cette évolution si tous les points chauds de biodiversité sont protégés de la déforestation. Repris de Pimm et Raven (2000).*

La fragmentation des habitats, qui accompagne généralement leur destruction, réduit la taille des populations et les flux de gènes entre elles, augmentant les risques d'extinction des populations et donc des espèces à moyen et long terme (Haddad et al. 2015). De plus, les activités humaines entraînent la « *simplification* » des écosystèmes (sensu McKinney & Lockwood 1999; Peipoch et al. 2015) en favorisant les espèces généralistes au détriment des espèces spécialistes, et en conduisant à l'homogénéisation des communautés (Le Viol et al. 2012). Ce phénomène contribue largement à la diminution des effectifs au sein des populations ainsi qu'à l'extinction des populations voire de certaines espèces à terme. Les changements climatiques sont quant à eux une menace plus indirecte

sur la biodiversité, car leur impact n'est, à l'échelle d'une population locale, pas aussi rapide que celui d'une destruction ou d'une modification soudaine de l'écosystème (Dawson et al. 2011; Tingley et al. 2013; Duputié et al. 2015). Cependant, lorsqu'ils sont combinés aux détériorations des écosystèmes naturels, les impacts des changements climatiques sur les populations sont souvent amplifiés (Travis 2003; Jetz et al. 2007; Dawson et al. 2011). En effet, les changements climatiques modifient l'aire géographique de l'enveloppe climatique favorable aux espèces, forçant les populations à s'adapter ou se déplacer pour survivre (Walther et al. 2002). Même si les espèces ont pu survivre aux évolutions climatiques passées en se déplaçant (Davis 2001), la vitesse des changements climatiques actuels est telle que les espèces ne peuvent pas toujours suivre le rythme, notamment pour les moins mobiles (Schippers et al. 2011; Bertrand et al. 2016), d'autant que leur mobilité est souvent entravée par la fragmentation des paysages (Travis 2003). De plus, même lorsqu'elle a lieu, la réponse phénotypique des individus aux changements climatiques peut aussi être maladaptive (Van Dyck et al. 2015) notamment lorsqu'elle est combinée à une modification des habitats (Aubry et al. 2013), ce qui peut affecter la valeur sélective des individus, et mener à des extinctions locales.

Une conséquence supplémentaire des changements globaux induits par l'homme est l'augmentation de la vitesse et de l'intensité des phénomènes d'invasions, issue de l'augmentation de la vitesse de déplacement des espèces liée à l'intensification des échanges dus à la mondialisation et aux changements rapides des habitats et du climat (Ward & Masters 2007; Bradley et al. 2010). Ces invasions accentuent le risque d'extinction d'espèces natives et perturbent le fonctionnement des écosystèmes (Gurevitch & Padilla 2004; Clavero & Garciaberthou 2005). Enfin, la diminution des populations et les risques d'extinction des espèces sont également accrus par la surexploitation des populations animales, que ce soit dans les écosystèmes terrestres ou marins, dans un contexte d'augmentation rapide de la population mondiale (Ripple et al. 2019; Gamelon et al. 2019).

Le constat de la disparition massive de la biodiversité ne reste néanmoins pas sans tentatives de remédiation humaine.

2) Réponses humaines à la destruction de la biodiversité : des conventions à la restauration écologique

2.1) Histoire de la protection de la biodiversité

Même si plusieurs sociétés antiques ou « primitives » mirent en œuvre des mesures de protection de sites ou d'espèces pour des raisons esthétiques, culturelles ou religieuses, les premières décisions politiques majeures en faveur de la protection de la biodiversité ont émergé aux Etats-Unis à la fin du XIXème siècle, avec la création des premiers parcs nationaux (Cornu & Fromageau 2001). Au cours du XXème siècle, les dispositifs de protection des espaces naturels et des espèces se sont multipliés. Les premières conventions internationales pour la protection de la nature sont apparues au début du XXème siècle (Cornu & Fromageau 2001), mais ce sont dans les années 1970 que les conventions internationales majeures pour la protection de la biodiversité ont été signées: convention de Ramsar en 1970, de Washington en 1973 ou de Bonn en 1979 par exemple. En 1992, le Sommet de la terre à Rio de Janeiro au Brésil permet la signature de la Convention sur la Diversité Biologique, traité par lequel ses 196 pays signataires reconnaissent que la conservation de la biodiversité est une préoccupation commune pour l'ensemble de l'humanité, et s'engagent à mettre en œuvre des actions concrètes pour la protéger. En Europe, la première directive de protection des espèces, la directive « oiseaux », a été promulguée en 1979. Avec la directive « habitats » (1992), elle est à l'origine du réseau de sites Natura 2000. En France, la première grande loi de protection de la nature a, elle, vu le jour en 1976 (loi n°76-629). Elle concerne la protection des espèces (listes d'espèces protégées) mais introduit aussi de nouveaux outils de protection des espaces (réserves naturelles, forêts de protection, arrêtés préfectoraux de protection de biotope) et l'évaluation environnementale à travers l'obligation d'études d'impacts environnementales lors de projets d'aménagement du territoire. Cette loi est complétée, suite au grenelle de l'environnement (2007), par les lois Grenelle I (no 2009-967) et II (no 2010-788) qui instituent, entre autres, l'Autorité Environnementale et les évaluations d'incidence pour les sites Natura 2000.

2.2) Diversité et limites des mesures de protection de la nature

Les outils permettant de protéger la biodiversité sont aujourd'hui nombreux (Figure 5). Le premier d'entre eux est la protection légale des espaces et des espèces. La mise en œuvre des lois, décrets,

arrêtés et réglementations permet une protection efficace des espaces ainsi désignés, par exemple en interdisant les constructions ou certaines activités humaines, parfois même toutes ces activités. Cependant, les espaces concernés par de telles mesures sont souvent ceux qui subissent déjà le moins de pressions humaines. Ils ont ainsi tendance à être « loin et hauts » (Joppa & Pfaff 2009), c'est-à-dire situés dans les zones les plus inaccessibles à l'homme, ou celles présentant le moins de conflits d'usage. Il s'agit donc par exemple d'écosystèmes montagneux, insulaires, ou forestiers, mais beaucoup plus rarement de plaines alluviales. De plus, les zones ainsi protégées ont des limites géographiques fixes, dont la pertinence pour protéger des espèces ou des écosystèmes menacés peut être rapidement remise en cause du fait des déplacements d'aires de distributions induites par les changements globaux actuels et futurs (Araujo et al. 2004).

La protection légale des espèces est également un outil efficace pour protéger les populations lorsqu'elle est mise en œuvre sur le terrain (Suckling et al. 2012). Cette protection est parfois accompagnée de mesures de gestion ou de restauration des habitats ciblées sur les espèces, visant par exemple à permettre une meilleure reproduction des individus ou une meilleure connectivité entre populations. Cependant, le choix des espèces à protéger ne répond pas toujours à des critères scientifiques objectifs liés à la rareté ou au risque d'extinction, et fait souvent l'objet d'arbitrages qui sont guidés plus par les dimensions politiques, culturelles et d'usages que par le niveau de menace pesant sur les espèces et leurs populations (Seddon et al. 2005). C'est en particulier le cas des espèces dites chassables ou nuisibles, pour lesquelles un classement en tant qu'espèce protégée ou un moratoire sur les prélèvements sont souvent difficiles pour des problèmes d'acceptabilité sociale même dans le cas d'espèces considérées comme vulnérables (Ainsworth et al. 2016). Il devient alors très difficile de faire évoluer les listes d'espèces protégées en même temps que l'évolution du niveau de menace et des risques d'extinction (Bonnet et al. 2002; Clark 2002; Cardoso 2012). La dimension fixiste de cette « mise sous cloche » des espaces et des espèces est donc un obstacle potentiel à une priorisation efficace des stratégies de conservation. De plus, bien que souvent efficaces localement et permettant de ralentir considérablement l'érosion de la biodiversité, ces mesures ne sont souvent pas suffisantes pour maintenir les effectifs des populations à plus large échelle.

En particulier, cette protection stricte des espèces n'a pas ou peu d'effet sur la protection des habitats utilisés par ces espèces, qui peuvent souvent consister en des écosystèmes agricoles, dégradés ou anthropisés. Dans ces contextes, des outils existent néanmoins pour favoriser la protection de la biodiversité, tout d'abord à travers des mesures incitatives et réglementaires, à destination des propriétaires, agriculteurs et aménageurs. Les mesures réglementaires visent à réduire les impacts directs de l'activité humaine sur la biodiversité, en fixant par exemple des périodes de taille de haies ou de broyage de la végétation, en imposant la plantation d'arbres ou la création d'espaces « verts » dans les plans d'urbanisme, ou en interdisant l'abattage de certaines haies et de certains boisements dans les zones agricoles (cf. e.g. les *Hedgerow Regulations Laws* au Royaume-Uni, https://www.gov.uk/guidance/countryside-hedgerows-regulation-and-management). Des mesures plus incitatives existent également, notamment en Europe dans le réseau de sites Natura2000. La commission européenne finance ainsi, par le biais de Mesures Agro-Environnementales et Climatiques (MAEC) et de Contrats, des mesures telles que le maintien de bandes enherbées autour des parcelles, la conservation d'îlots d'arbres sénescents, ou le maintien d'écosystèmes agricoles porteurs de biodiversité tels que les milieux ouverts pâturés de façon extensive (Parlement Européen & Conseil de l'Union Européenne 2013). Enfin, là où les habitats naturels ont été détruits ou dégradés, des actions de restauration écologique peuvent être mises en œuvre en faveur d'espèces animales ciblées (Rannap et al. 2009; Jones & Kress 2012) ou pour reconstituer des communautés animales et végétales (Muller et al. 1998; Burger et al. 2003; Gyurácz et al. 2011; Vidaller et al. 2019).

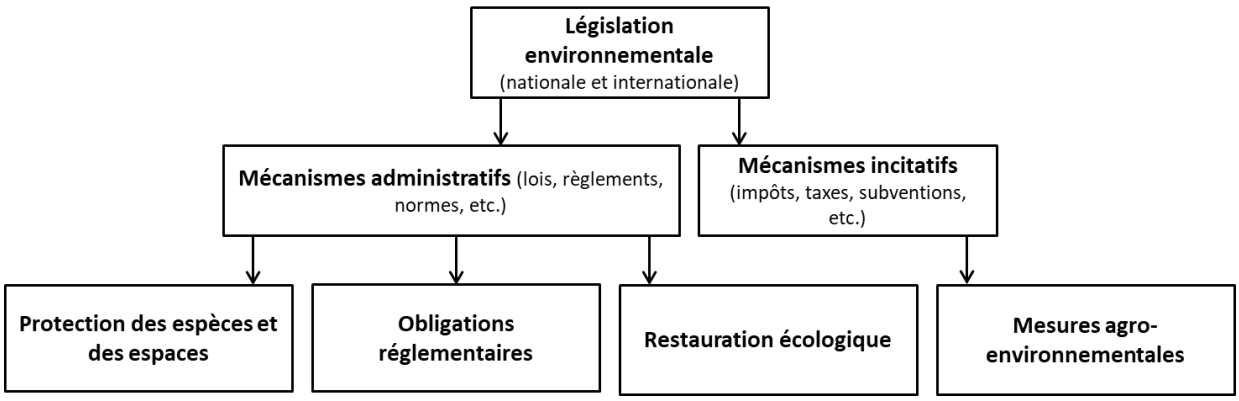


Figure 5 : *Principaux outils législatifs existants contribuant à la protection de la biodiversité. Repris et modifié à partir de Gustafsson (1998)*

2.2.1) Histoire de la restauration écologique

La restauration des milieux naturels est probablement pratiquée par l'humain depuis le développement de l'agriculture (Jordan & Lubick 2011). Il s'agit par exemple de plantations de forêts, de brûlage de broussailles pour ouvrir un milieu, de mise en jachère pour restaurer la fertilité d'un champ, ou de remise en eau de marais au profit de communautés villageoises. Cependant, jusqu'au début du XXème siècle, il est probable que l'essentiel de ces actions de restauration aient eu des objectifs essentiellement anthropocentriques, religieux ou culturels, liés à la production ou aux gains apportés par des services écosystémiques (matière première telle que le bois, la sagne, le gibier, le fourrage pour le bétail, etc.) (Jordan & Lubick 2011). La restauration écologique « écocentrée », c'est-à-dire visant la conservation du patrimoine naturel, est quant à elle une notion moderne, qui ne se développe qu'à partir du début du XXème siècle, surtout en Amérique du Nord et en Australie, et a connu une accélération réelle et fulgurante à partir des années 1970 (Jordan & Lubick 2011; Wiens & Hobbs 2015) conduisant au développement de la science de l'écologie de la restauration (Encadré 1). Rapidement, et parallèlement à l'augmentation des impacts de l'humain sur la nature, la restauration écologique devient un enjeu sociétal majeur. En 2010, la Convention sur la Diversité Biologique d'Aichi fixe l'objectif de restaurer 15% des écosystèmes d'ici à 2020, et le sommet sur le climat de New York fixe un objectif de restaurer 350 millions d'hectares de forêt d'ici 2030 (Suding et al. 2015).

ENCADRE 1

Naissance de l'écologie de la restauration

L'écologie de la restauration est une discipline scientifique nouvelle, qui a véritablement débuté au début des années 1990 (Figure 6) (Young et al. 2005), faisant suite à un premier ouvrage de Jordan et al. (1987) et aux premières expérimentations d'Aldo Leopold aux Etats-Unis dans les années 1930 (Wiens & Hobbs 2015). Elle a pour objectif de fournir les connaissances nécessaires pour la pratique de la restauration écologique des écosystèmes. Le nombre d'articles scientifiques publié chaque année contenant le mot « restauration » est ainsi passé de 83 en 1995, à 683 en 2010 (Suding 2011).

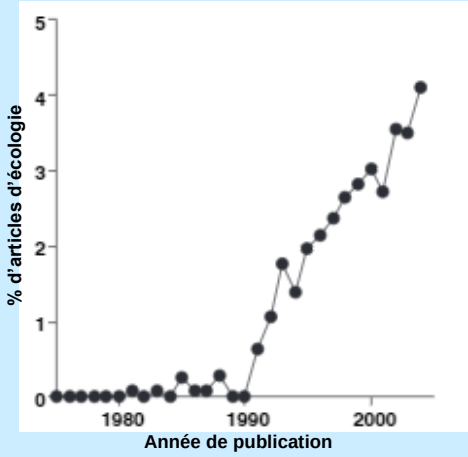


Figure 6 : *Pourcentage de publications au sein de Web of Science utilisant le mot « restoration », des années 1970 aux années 2000. Repris de Young et al. (2005).*

Cette nouvelle discipline s'intéresse d'abord à la restauration des écosystèmes, et en particulier des communautés de plantes, à la restauration du sol, avec un faible focus sur les espèces animales, au contraire de la biologie de la conservation (Young 2000; Wiens & Hobbs 2015).

2.2.2) Définition de la restauration écologique

La restauration écologique est un processus d'aide au rétablissement d'un écosystème dégradé, endommagé ou détruit (SER 2004). Elle vise généralement avant tout la restauration des fonctionnalités de l'écosystème, c'est-à-dire de la capacité du milieu à accueillir un cortège d'espèces, à leur fournir les conditions environnementales nécessaires à leur survie, et à produire des externalités telles que des services écosystémiques (McDonald et al. 2016). Les méthodes employées sont très variées et vont du « laisser faire » en accompagnant la reconstitution naturelle des différents compartiments du système, à l'intervention lourde de génie écologique. Le choix du type de restauration dépend du degré de dégradation des habitats, et notamment des compartiments biotiques ou abiotiques de l'écosystème (figure 7) (Hobbs & Harris 2001; Parcs Canada et al. 2008). Ainsi, une dégradation du sol (par exemple suite à son artificialisation) ou une modification du relief (par

exemple le comblement du lit d'une rivière) demandent généralement une intervention lourde, alors que la restauration d'une forêt sur une prairie ne nécessite parfois que l'accompagnement des stades de succession naturelle, en éliminant les obstacles ou menaces à cette dynamique, comme le pâturage. Dans un contexte de restauration il est donc nécessaire d'avoir un écosystème de référence, dont la recréation constitue l'objectif vers lequel doit tendre le projet de restauration. Cet écosystème de référence peut être existant ailleurs, ou disparu (auquel cas des connaissances historiques et bibliographiques sont indispensables).

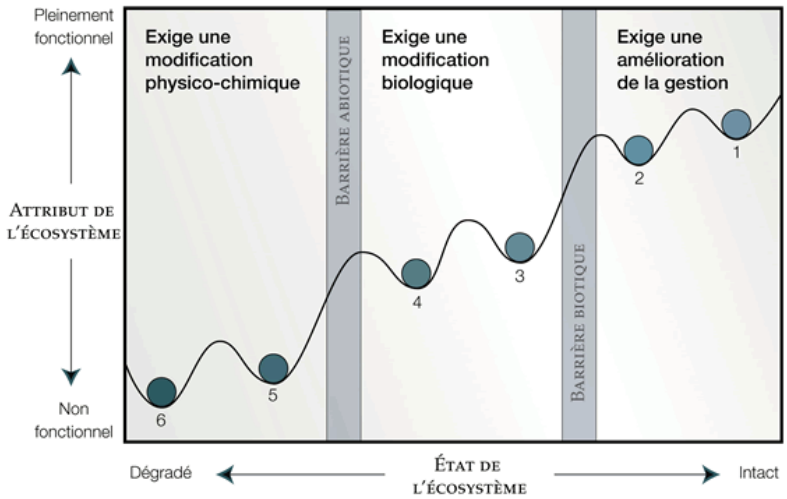


Figure 7 : *Modèle conceptuel de la dégradation et de la restauration d'un écosystème. Issu de Parcs Canada et al. (2008).*

La restauration écologique est donc complémentaire à la conservation de la nature : elle vise à reconquérir ce qui a été perdu, au-delà de la protection de l'existant (Young 2000). Cependant, la définition de ce qu'englobe ou pas la restauration écologique est encore largement débattue au sein de la communauté scientifique (Higgs et al. 2018; Aronson et al. 2018).

Dans le contexte de la conservation des espèces, la restauration écologique peut aussi être un outil orienté en faveur d'une espèce cible (McAlpine et al. 2016; Hale et al. 2019). Dans ce contexte, son objectif n'est pas centré sur un écosystème dans son ensemble, mais sur l'état de conservation d'une espèce ou d'une population. Il s'agira dans ce cas de restaurer des habitats utiles pour l'espèce cible, par exemple pour sa reproduction ou son alimentation, ou bien la connectivité entre ces habitats dans le cas d'espèces animales à large capacité de dispersion, dans le but de favoriser sa persistance (Miller

& Hobbs 2007; Hale et al. 2019) (*N.B. : Sauf mention contraire, cette définition de la restauration écologique centrée sur la conservation des espèces sera celle utilisée par la suite*). Cependant, d'autres types de motivations pour la mise en œuvre de projets de restauration écologique peuvent compléter cet objectif de conservation : permettre / faciliter la résilience des écosystèmes; fournir des services écosystémiques ; ou encore compenser la destruction d'habitats naturels (Suding 2011).

2.2.3) La séquence ERC comme accélérateur des actions de restauration

Au cours des vingt dernières années, les projets de restauration écologiques se sont multipliés particulièrement à la faveur de la mise en place de politiques d'évaluation environnementale (Maron et al. 2012). Dans le contexte de l'augmentation croissante des pressions humaines sur la biodiversité, ces politiques publiques visent à protéger et restaurer la biodiversité. L'évaluation environnementale désigne - au sens large - l'évaluation des conséquences sur l'environnement d'un projet, d'une stratégie ou d'un développement d'infrastructure. Environ 250 pays et organisations la prévoient, au moins en théorie, dans leur législation environnementale.

En France, cette évaluation est introduite dans la loi de 1976 à travers l'obligation de mise en œuvre « d'études d'impact environnementales » visant à « supprimer, réduire et si possible compenser les dommages à l'environnement » causés par les projets d'infrastructures. On parle de la séquence « Eviter Réduire Compenser » (ERC).

La séquence ERC demande donc tout d'abord de définir le niveau d'impact de l'aménagement sur la biodiversité. Il s'agit ensuite d'adapter le projet d'aménagement pour éviter un maximum de ces impacts sur la biodiversité (ce qui peut conduire par exemple au déplacement du projet). L'étape la plus importante est ensuite souvent celle qui consiste à réduire au maximum les impacts non évités : définition de périodes de travaux pour ne pas impacter les espèces hivernantes ou reproductrices, utilisation de matériaux non polluants, réduction de l'emprise spatiale du projet, absence d'artificialisation du sol, etc. Les impacts résiduels sur les différents compartiments de la biodiversité doivent alors être compensés (Figure 8), souvent par des actions de restauration écologique, qui permettront de reconquérir, souvent sur un autre site, la biodiversité perdue du fait de l'aménagement. Ultime étape de la séquence ERC, la compensation écologique (*Biodiversity offsetting* en anglais)

désigne « les actions mesurables d'une politique de conservation conçue pour contrebalancer les impacts résiduels significatifs d'un projet d'aménagement sur la biodiversité, qui demeurent après des mesures d'évitement et de réduction de ces impacts » (Business and Biodiversity Offsets Programme (BBOP) 2012). Ces actions sont aussi appelées « mesures compensatoires ».

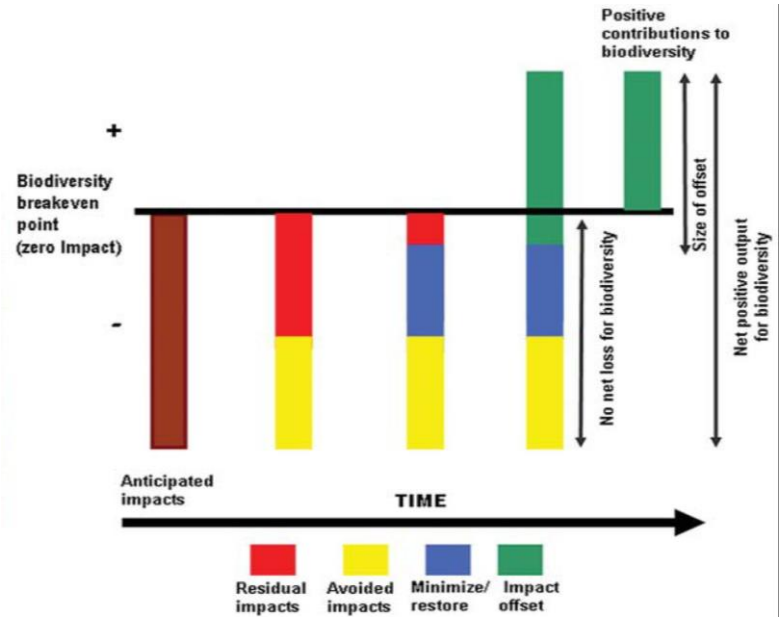


Figure 8 : *Le rôle de la compensation pour atteindre l'absence de perte nette de biodiversité. Les impacts anticipés du projet sur la biodiversité sont représentés en marron (Anticipated impacts). La première étape (de gauche à droite) est de réduire ces impacts en les évitant. Ces impacts évités sont figurés en jaune (Avoided impacts). Les impacts résiduels (Residual impacts), en rouge, sont alors réduits par des mesures de réduction des impacts, en bleu (Minimize). La compensation des impacts (Impact offset), en vert, vise alors à restaurer au moins autant de biodiversité que les impacts résiduels réels en détruiront, et ce afin de ne pas perdre de biodiversité globalement à l'issue du projet (pas de perte nette : No net loss). Issu de Kiesecker et al. (2009)*

2.2.4) La compensation écologique

L'objectif de la compensation écologique est l'absence de perte de biodiversité à l'issue du projet, et si possible la production d'un gain net de biodiversité *in situ*, en respectant la composition en espèces, la structure des habitats, les fonctions des écosystèmes, ainsi que les usages et les valeurs culturelles associés aux populations humaines locales favorables à la biodiversité (Business and Biodiversity Offsets Programme (BBOP) 2009) (Figure 8). Cette absence de perte nette de biodiversité est au cœur du concept de compensation écologique. Pour ce faire, des « unités de biodiversité » (ou de

conservation) mesurables sont définies pour l'ensemble de la biodiversité potentiellement impactée par le projet. Ces unités sont définies par exemple en termes de taille de population ou de surface d'habitat. Elles sont ensuite utilisées pour mesurer à la fois les impacts négatifs du projet, et les impacts positifs de la séquence ERC. Les mesures compensatoires sont alors sensées créer les unités de biodiversité nécessaires pour contrebalancer les effets négatifs restants de l'aménagement. En général, les mesures compensatoires visent les objectifs suivants (McKenney & Kiesecker 2010; Bull et al. 2013; McDonald et al. 2016):

- Equivalence : les actions menées doivent permettre de restaurer un niveau de biodiversité équivalent ou supérieur à celui impacté par le projet
- Additivité : ces actions doivent produire des gains de biodiversité supplémentaires à ceux induits, directement ou non, par les mesures déjà existantes ou par la résilience naturelle des écosystèmes
- Mise en œuvre locale : elles doivent être localisées à proximité immédiate du site impacté
- Concomitance : la compensation doit avoir lieu en parallèle ou en amont de la mise en œuvre du projet de développement
- Pérennité : la compensation et la gestion des actions mises en place doivent être garanties sur la durée

De plus, ces actions doivent également être :

- Réalistes : elles doivent être faisables techniquement, humainement et administrativement, estimables financièrement et temporellement
- Efficaces : les mesures compensatoires visent des objectifs mesurables pour lesquels des modalités et des indicateurs de suivi sont définis

Les mesures compensatoires sont aussi variées que les impacts des projets d'aménagement sur la biodiversité. Ces mesures consistent souvent en des actions de génie écologique, comme des plantations de boisements ou de haies (par exemple pour augmenter la connectivité entre deux populations animales), l'ouverture de milieux fermés, l'aménagement de cours d'eau, ou l'élimination

d'une espèce envahissante. Il peut aussi s'agir de mesures de gestion ou de changement de pratiques, comme un changement d'usage de milieux agricoles (par exemple de la céréaliculture vers des prairies permanentes (Vida et al. 2010)), ou la mise en place de mesures de gestion favorables à une espèce ou un cortège d'espèces (fauche tardive, brûlage dirigé), mais aussi le renforcement de populations par le lâcher d'individus élevés en captivité, ou la construction et l'installation d'abris ou de gîtes, ou toute autre structure artificielle visant à favoriser la survie, l'alimentation ou la reproduction d'une espèce (Business and Biodiversity Offsets Programme (BBOP) 2009; Business and Biodiversity Offsets Programme (BBOP) 2012). La compensation écologique peut donc souvent s'appuyer sur la restauration écologique, qui en est sans doute la composante la plus ambitieuse, mais l'objectif de la compensation n'est pas toujours de restaurer un écosystème stricto sensu (Telesetsky 2013; Suding et al. 2015). Les mesures compensatoires doivent permettre, au moins en théorie, un maintien ou une amélioration de la biodiversité aux alentours du projet d'aménagement. Cet objectif théorique associé à la mise en place de politiques publiques de compensation ont conduit à une augmentation rapide du nombre des mesures compensatoires ces vingt dernières années (Madsen et al. 2010). Cependant, l'apport et l'efficacité réelle des mesures compensatoires pour la biodiversité sont fortement controversés (Maron et al. 2012; Curran et al. 2014; Maron et al. 2016; Lindenmayer et al. 2017; Gibbons et al. 2018; Devictor 2018).

Les questionnements portent premièrement sur la durée nécessaire et la possibilité même d'accroître la biodiversité sur les sites de compensation. En effet, les opérations de restauration écologique en particulier, n'ont pas toujours le succès escompté (Ballantine & Schneider 2009; Moreno-Mateos et al. 2012; Curran et al. 2014). La restauration prend souvent plus de temps que prévu, alors que les destructions liées à l'aménagement sont immédiates. Curran et al. (2014) estiment par exemple à plus d'un siècle le temps nécessaire pour restaurer une richesse spécifique équivalente à celle de l'écosystème de référence, et plus du double pour que les espèces soient effectivement les mêmes. Il apparait que la restauration d'écosystèmes soit une question si complexe (Peipoch et al. 2015; Moreno-Mateos et al. 2015; Higgs et al. 2018; Dutoit et al. 2018), que garantir des résultats dans ce contexte soit quasi impossible (Gardner et al. 2013; Curran et al. 2014), et ce malgré le développement

de standards et de bonnes pratiques au niveau international (McDonald et al. 2016). De plus, il est généralement très difficile de définir les unités de mesure de biodiversité à compenser (Devictor 2018). Ensuite, l'une des critiques les plus courantes de la compensation est qu'on échange une perte certaine de biodiversité contre un gain incertain (Gibbons et al. 2018). Pour plusieurs auteurs, et malgré quelques exemples de succès (May et al. 2017), il semble difficile, voire impossible, de garantir l'absence de perte nette de biodiversité au moyen de la compensation, en tout cas à court terme (Maron et al. 2012).

L'étude de cas et de projets récents montre également, en pratique, l'émergence d'un certain « paradoxe de la compensation » : les sites retenus pour mettre en œuvre les mesures compensatoires sont en général des sites déjà riches, ou relativement riches, en biodiversité, sur lesquels il est particulièrement difficile et incertain d'obtenir un vrai « gain » de biodiversité (Gibbons et al. 2018; Calvet et al. 2019; Weissgerber et al. 2019). Ce constat pose la question du respect de la notion d'équivalence entre destruction et restauration : contrairement à ce qui est mis en œuvre actuellement à travers la sélection de sites riches, celle-ci devrait conduire à prioriser la sélection de sites dégradés, si possible à un niveau de dégradation équivalent à celui produit par l'aménagement prévu, pour les restaurer à un niveau de biodiversité équivalent à celui des sites qui vont être impactés par le projet (Figure 9).

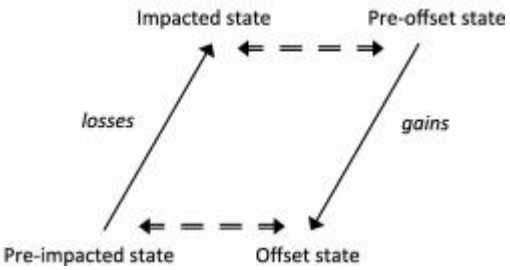


Figure 9 : *Equivalences nécessaires entre impact sur l'environnement et compensation à deux niveaux pour atteindre l'absence de perte nette de biodiversité dans les projets de compensation écologique. Le site choisi pour la compensation doit idéalement être équivalent au site impacté par les aménagements à l'issu de l'aménagement, en termes d'unité de biodiversité. L'objectif de la compensation est d'avoir, à l'issue de la compensation, des unités de biodiversités équivalentes à celles du site aménagé avant le début des travaux. Issu de Weisgerber et al. (Weissgerber et al. 2019).*

2.2.5) Questionnements éthiques autour de la compensation écologique

Outre le fait que l'absence ou le peu de résultats des projets de restauration ne permettent pas d'assurer le principe même de la compensation écologique (absence de perte nette de biodiversité) (Walker et al. 2009; Moreno-Mateos et al. 2015; Weissgerber et al. 2019), d'autres questionnements sont apparus autour de l'éthique de la compensation.

Tout d'abord, au niveau politique et sociétal, de nombreux auteurs voient en la compensation une monétisation de la nature (mesure et prix des unités de compensation), et questionnent le concept de la « mise sur le marché » de la biodiversité (cf. par exemple Apostolopoulou & Adams 2017). Ils argumentent que, devant le choix de dire « non » ou « oui mais sous condition » donné par la séquence ERC et les autres politiques de compensation, les décideurs politiques auront toujours tendance à choisir la deuxième solution, et donc à privilégier l'aménagement (et donc la destruction) à l'absence d'aménagement (et donc la conservation). Sans régulation forte et dans le contexte de faibles garanties de succès des mesures compensatoires, une telle approche pourrait s'avérer néfaste à la biodiversité (Walker et al. 2009; Ives & Bekessy 2015; Maron et al. 2016).

Ensuite, les mesures compensatoires, et en particulier à travers la restauration écologique , posent plus généralement la question de l'intervention directe de l'humain pour contrebalancer son impact négatif sur la biodiversité (Schnitzler et al. 2008; Moreno-Mateos et al. 2015). En effet, l'impact de la main de l'humain dans la gestion de la nature soulève une multitude de questions éthiques et écologiques : En l'absence de connaissance scientifique solide sur le fonctionnement des écosystèmes, faut-il prendre le risque d'intervenir, avec quel degré, via quels outils, pour quel objectif ? Par exemple, le processus naturel de la succession ne va-t-il pas permettre à un écosystème plus adapté à son milieu de se recréer, en comparaison avec une restauration lourde assortie d'une gestion intensive des habitats (Jones et al. 2018) ? L'un des risques est alors de créer un habitat restauré attractif mais sub-optimal qui entraîne une baisse de la valeur sélective des individus qui l'utilisent, conduisant ainsi à créer des pièges écologiques (Hale & Swearer 2017).

3) Les pièges écologiques

3.1) Définition

Introduite par Dwernychuk et Boag en 1972, la notion de piège écologique s'est imposée au cours des vingt dernières années comme un nouveau champ de recherche au sein de la biologie de la conservation (Schlaepfer et al. 2002; Battin 2004; Robertson & Hutto 2006). Les pièges écologiques sont les situations dans lesquelles des changements environnementaux rapides conduisent des organismes à sélectionner des habitats de mauvaise qualité. Il s'agit d'un cas particulier de piège évolutif, qui regroupent les situations dans lesquelles un comportement non-adaptatif conduit un individu à faire des choix *a priori* désavantageux pour sa valeur sélective (par exemple un mauvais choix de partenaire sexuel, de site de reproduction, de route migratoire ou de stratégie de défense contre les prédateurs ou espèces compétitrices) (Schlaepfer et al. 2002; Sih 2013; Robertson et al. 2013; Hale & Swearer 2017). Les changements rapides de l'environnement induits par l'homme sont une source potentiellement importante d'apparition de pièges écologiques, car la vitesse des changements peut conduire les individus à sélectionner des habitats qui reproduisent en partie les signaux reconnus comme favorables par l'espèce, mais impacter négativement la valeur sélective des individus qui les utilisent (Gilroy & Sutherland 2007; Sih 2013). D'après Robertson et Hutto (2006), l'existence d'un piège écologique est vérifiée lorsqu'une préférence par des individus d'une espèce pour un habitat modifié (e.g. restauré, perturbé, dégradé) ou nouveau (du point de vue de l'espèce concernée) par rapport à un habitat non modifié, conduit à une diminution de leur valeur sélective (en termes de survie ou de succès reproducteur par exemple) par rapport à ceux qui sélectionnent l'habitat non modifié. Les pièges écologiques et évolutifs concernent de nombreuses espèces rares et menacées d'extinction (Robertson & Blumstein 2019) et peuvent conduire à la diminution rapide des effectifs d'une espèce voire à l'extinction de populations (Kokko & Sutherland 2001; Fletcher et al. 2012).

3.2) La sélection d'habitat non-adaptative à l'origine des pièges écologiques

Pour un organisme vivant, le choix d'utiliser un certain type d'habitat est la conséquence de la sélection naturelle qui a favorisé au cours du temps les individus qui parviennent à sélectionner les meilleurs habitats, c'est-à-dire ceux maximisant leur valeur sélective, parmi tous les habitats

disponibles (Fretwell & Lucas 1970). Cependant, les signaux utilisés pour reconnaître ces habitats sont souvent indirects. Par exemple, chez les oiseaux, le choix d'un habitat de reproduction doit être fait avant la ponte et l'élevage des jeunes. Il faut donc que les individus utilisent des signaux permettant d'identifier les habitats qui, dans les semaines suivantes, pourront à la fois assurer la survie des œufs (absence de prédateurs), des jeunes (nourriture suffisante à proximité) et leur propre survie, alors que ces informations ne sont pas disponibles au moment de leur installation (Hutto 1985). Dans ce contexte, les individus qui utilisent des indices peu pertinents de la qualité de l'habitat ont une moins bonne valeur sélective, contribuent moins au futur de la population et leurs gènes sont donc moins transmis. Cette forme de sélection conduit naturellement à favoriser des mécanismes de sélection d'habitat optimaux à l'échelle individuelle.

La dégradation ou des changements rapides au sein de l'écosystème peuvent diminuer la qualité d'un habitat pour une espèce donnée, sans pour autant altérer les signaux utilisés par cette espèce, c'est par exemple le cas avec l'introduction d'un nouveau prédateur inconnu pour elle dans l'écosystème. De la même façon, un nouvel habitat lié à un aménagement ou à une perturbation peut produire des signaux identiques à ceux d'un habitat favorable à une espèce, alors que sa qualité peut être réduite par exemple par la présence accrue de prédateurs ou par une plus faible disponibilité en nourriture. Par exemple, Hollander et al. (2011) montrent que la pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* préfère les jeunes plantations de résineux à son habitat traditionnel, les milieux agricoles extensifs, alors que ses nids y sont plus prédatés et son succès de reproduction inférieur. Que ce soit par la dégradation d'un habitat existant, par la création d'un nouvel habitat ou par les deux phénomènes à la fois (Figure 10), il est donc possible que le couplage entre attractivité et qualité d'un habitat soit altéré (Robertson & Hutto 2006) (Figure 10). Dans ce cas, la réponse comportementale de l'individu au signal perçu n'est plus adaptée (Schlaepfer et al. 2002). Si un lien étroit et fiable existait par le passé entre le signal donné par l'environnement à l'instant t et ses caractéristiques à l'instant t+1, les individus n'auront pas toujours la plasticité phénotype nécessaire pour s'adapter suffisamment rapidement à ce nouveau contexte (Donovan & Thompson III 2001; Kokko & Sutherland 2001). Ainsi, les pièges écologiques naissent quand un organisme utilise, de par son histoire évolutive passée, des critères qui ne sont plus

pertinents pour évaluer la qualité d'un habitat. Le risque est qu'un grand nombre d'individus soient ainsi piégés dans des habitats sub-optimaux, ce qui peut rapidement mener à une baisse du taux de croissance de la population, et donc augmenter la probabilité d'extinction d'une population.

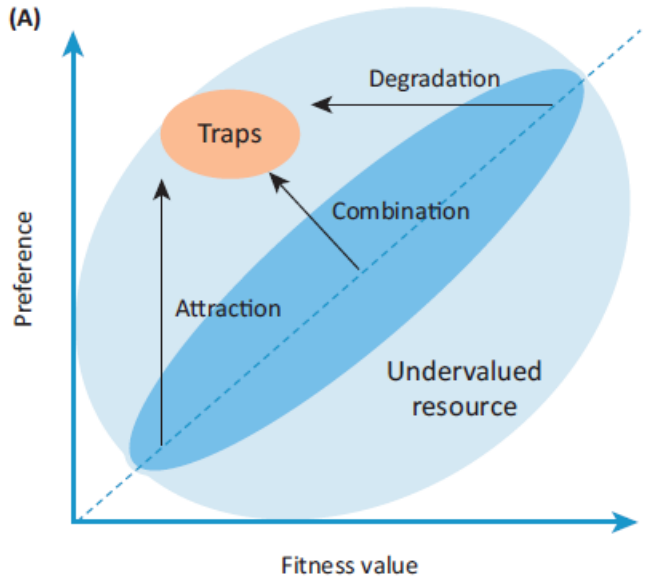


Figure 10 : *Représentation graphique du lien entre valeur sélective des individus et préférence pour une option comportementale. Repris de Robertson et al. (2013). L'ovale bleu foncé représente des comportements adaptatifs attendus, autours d'une ligne en pointillés qui représente une réponse « optimale ». Le rond bleu clair représente de nouvelles combinaisons possibles entre préférence et valeur sélective associées aux situations nouvelles liées par exemple à la modification de l'habitat. Les pièges écologiques se produisent lorsque les animaux montrent une forte préférence pour des situations associées à une faible valeur sélective. A l'inverse, les situations favorables à la valeur sélective qui ne sont pas sélectionnées par les individus sont des ressources sous-évaluées. Les pièges sont définis relativement à une autre option de l'environnement, en général l'habitat naturel présent. « Attraction » désigne des pièges résultant d'une préférence accrue pour des options de faible valeur sélective. « Degradation » désigne des pièges créés par une baisse de la valeur sélective associée à l'option sans modification de la préférence. « Combinaton » désigne des pièges qui impliquent à la fois attraction et dégradation simultanément.*

Chez les animaux, l'apparition de pièges écologiques est donc liée à des comportements non-adaptatifs exprimés par les individus (Robertson & Hutto 2006; Sih 2013) face à la modification des habitats. Ce risque est d'autant plus fort que cette modification est rapide (Robertson & Hutto 2006). Dans le contexte des changements rapides de l'environnement induits par l'homme, ce risque est particulièrement accru (Robertson et al. 2013). Ces changements constituent en effet des forces

évolutives nouvelles qui conduisent les organismes à devoir s'adapter plus rapidement que par le passé (Palumbi 2001; Sih et al. 2011). Du fait des changements climatiques, de la destruction et de la fragmentation des habitats, même les espèces les plus plastiques ou ayant un fort potentiel évolutif peuvent être impactées si les nouvelles conditions environnementales sont mauvaises (Sih 2013). Les espèces avec une faible plasticité phénotypique et comportementale risquent ainsi d'autant plus d'avoir une réponse comportementale non-adaptative face à ces changements (Colles et al. 2009; Sih et al. 2011; Sih 2013).

3.3) Mécanismes de perception de la qualité d'un habitat et pièges écologiques

Pour comprendre les mécanismes d'apparition des pièges écologiques, il est nécessaire de comprendre la façon dont les individus traitent les différents signaux environnementaux pour la sélection d'habitats (Van Dyck 2012; Robertson et al. 2013). Comment les individus évaluent-ils la qualité d'un habitat et comment peuvent-ils se tromper ? Il s'agit de comprendre comment est contrôlé le lien entre les signaux de l'environnement et les réponses des espèces à ces signaux (sélection ou évitement). Le concept de piège écologique se base en effet sur le fait que ce lien (i.e. le *Système signal-réponse*), façonné de façon adaptative par les pressions de sélections passées, n'est plus adaptatif dans le contexte des changements rapides de l'environnement induits par l'homme (Sih 2013). Kokko et Sutherland (2001) décrivent deux mécanismes influençant le système signal-réponse : l'apprentissage comportemental et la sélection naturelle. L'apprentissage comportemental relève de l'expérience acquise par l'individu au cours de sa vie. Elle peut venir, soit du succès des reproductions précédentes, soit de la philopatrie (intergénérationnelle) aussi appelée NHPI (*Natal Habitat Preference Induction*) (Davis & Stamps 2004). En cas de changement brutal de l'environnement ou de l'apparition d'un nouvel habitat, cette expérience acquise peut conduire les individus à se tromper, et suite à cette erreur de sélection, les mécanismes d'apprentissage peuvent enfermer les générations suivantes dans un piège écologique ; inversement, par l'apprentissage comportemental, les espèces ayant une forte plasticité phénotypique et des durées de génération longues peuvent apprendre à éviter les pièges écologiques, si les individus parviennent à survivre suffisamment longtemps (Kokko & Sutherland 2001; Hale, Treml, et al. 2015).

La sélection naturelle conduit, quant à elle, à un « apprentissage » génétique, basé sur les corrélations passées entre signaux de l'environnement, décisions individuelles, et accès à la reproduction, ayant permis ou non la transmission des gènes aux générations successives. Plusieurs cadres théoriques décrivent le lien entre sélection naturelle et le système signal-réponse, et en particulier la théorie de la détection du signal (SDT) et la théorie de la plasticité adaptative et des normes de réaction optimale (pour une présentation détaillée de ces deux théories, voir Sih 2013). D'après ces deux théories, les individus seraient plus susceptibles d'être piégés si (1) les signaux pour les nouveaux habitats de mauvaise qualité ressemblent aux signaux qui, par le passé, indiquaient des habitats de bonne qualité ; (2) les signaux pour les habitats de bonne qualité étaient particulièrement fiables par le passé ; et (3) il était très couteux par le passé de rejeter par erreur un bon habitat, mais peu couteux d'utiliser un habitat de mauvaise qualité (Robertson et al. 2013). A l'inverse, si les signaux passés étaient peu fiables et s'il était couteux d'utiliser un habitat de mauvaise qualité, les individus ont peu de chance de se laisser piéger dans un piège écologique. De plus, les espèces ayant de faibles durées de génération peuvent potentiellement rapidement adapter leur système signal-réponse aux nouvelles conditions de milieu, et évoluer pour échapper aux pièges.

3.4) Pièges écologiques et restauration écologique

Les actions menées en faveur des espèces peuvent aussi être à l'origine de la création de pièges écologiques. Ce risque existe particulièrement pour la restauration écologique (Hale & Swearer 2017). Robertson et al. (2013) indiquent ainsi que la restauration écologique est la troisième cause de création de pièges écologiques identifiée dans la littérature scientifique. La restauration écologique porte intrinsèquement la possibilité de créer des pièges écologiques. En effet, elle consiste à recréer un habitat dans toute sa complexité, dans un espace où celui-ci n'existe plus ou est dégradé, dans l'objectif d'atteindre un état de référence. Si la restauration n'a pas permis de recréer toutes les conditions favorables à l'espèce, elle risque alors de recréer des signaux reconnus par les espèces présentes à proximité du site ou capables d'y immigrer, leur faisant croire que l'habitat est de bonne qualité. Même si l'objectif de la restauration est de recréer une qualité d'habitat identique à celle de l'habitat de référence pour les espèces, les processus de restauration étant particulièrement lents, tant

pour restaurer la structure que la fonctionnalité des habitats, le découplage entre signal et qualité peut s'inscrire dans la durée. Hawlena et al. (2010) ont montré par exemple comment la restauration d'un milieu forestier a conduit à l'augmentation du nombre de perchoirs disponibles pour les prédateurs, et a de fait conduit à piéger une population de lézard menacé dans un environnement où le risque de prédation était accru. Severns (2011) a décrit une situation où un papillon est attiré sur un site restauré où sa plante hôte est dominante, mais où les conditions abiotiques du milieu sont défavorables (plaine inondable) à la survie des individus. L'une des causes de la création de pièges lors de tels projets est que la restauration est en général orientée vers la reconstitution de la structure du milieu, en particulier la structure et la composition de la végétation, sans appréhender la fonctionnalité de l'habitat, notamment du point de vue des espèces animales (ressources alimentaires, compétition, prédation, etc.). Une approche faisant le lien entre structure et fonctions de l'écosystème est nécessaire afin de s'assurer de l'efficacité de la restauration pour les espèces ciblées, notamment pour leur apporter l'ensemble des ressources dont elles ont besoin (Miller & Hobbs 2007; Van Dyck 2012; Hale & Swearer 2017) Cependant une telle approche est complexe et rarement mise en œuvre.

3.4.1) Compensation et pièges écologiques

Les mesures compensatoires sont, de fait, elles aussi particulièrement exposées au risque de création de pièges écologiques. Comme nous l'avons vu précédemment, celles-ci sont souvent concrétisées sous forme de projets de restauration écologique, sous forme d'actions de gestion ou de changements de pratiques agricoles, de renforcements de populations, ou en d'autres actions de génie écologique comme la mise en place de dispositifs artificiels. Comme pour la restauration, les actions de gestion ou de changement de pratiques agricoles se concentrent généralement sur la structure d'un habitat plus que sur sa fonctionnalité pour les espèces qu'il renferme ou devrait accueillir suite à la gestion (Van Dyck 2012). Elles risquent donc également de créer et d'entretenir des pièges écologiques (Hale & Swearer 2017). Les actions de réintroduction ou de déplacement d'individus d'espèces impactées par les projets d'infrastructures peuvent par exemple être menées sur des milieux de mauvaise qualité (Rantanen et al. 2010; Champagnon et al. 2013; Champagnon et al. 2016), et/ou contribuer à augmenter la compétition sur des milieux où l'espèce est déjà présente, risquant donc également de

piéger les individus dans des situations sub-optimales. Les opérations d'introduction peuvent aussi créer des risques de pollution génétique et d'impact sur le potentiel évolutif des populations déjà en place (Champagnon et al. 2013; Champagnon et al. 2016) qui peuvent être à l'origine de pièges évolutifs (Robertson et al. 2013; Robertson & Chalfoun 2016). Les dispositifs artificiels tels que les nichoirs, les îlots aménagés, les gîtes ou les abris quant à eux, sont particulièrement susceptibles de créer des pièges écologiques. En effet, pour être favorables aux espèces cibles pour lesquelles ils sont mis en place, il leur faut à la fois reproduire les signaux des habitats naturels reconnus par les espèces pour les attirer, et fournir les conditions favorables à la survie ou à la reproduction des individus qui les utilisent. Pour vérifier cela, des comparaisons expérimentales ou *in situ* avec les habitats naturels que ces dispositifs sont sensés imiter sont indispensables, mais rarement mises en œuvre (voir cependant quelques exemples avec Klein et al. (2007); Libois et al. (2012); Sutherland et al. (2014); Bourgeois et al. (2015)).

4) Dispositifs artificiels : évaluer leur utilité et leur impact sur les populations

4.1) Les dispositifs artificiels utilisés dans la conservation

Parmi les actions de restauration, la mise en place de dispositifs artificiels est de plus en plus généralisée. Elle vise généralement à compenser l'absence ou le manque d'habitats naturels (Perennou et al. 1996; Goldingay & Stevens 2009; Tatin & Renet 2016; Le Roux et al. 2016). Les dispositifs artificiels ont notamment été utilisés massivement pour la conservation des vertébrés depuis la deuxième moitié du vingtième siècle. Les premiers bénéficiaires de ces dispositifs sont les oiseaux, suivis par les mammifères, et les amphibiens. Le site *Conservation evidence* (www.conservationevidence.com) recense ainsi 157 publications décrivant l'utilisation de dispositifs artificiels pour la conservation des oiseaux entre 1948 et 2010, 55 pour les chauves-souris entre 1989 et 2018, et 77 pour les amphibiens entre 1986 et 2012 (Sutherland et al. 2019) (Tableau 1). Pour les oiseaux, la majorité des dispositifs décrits sont les nichoirs (N=115) (Figure 11), qui sont principalement mis en place pour fournir des sites de reproduction supplémentaires aux espèces visées. D'autres dispositifs pour les oiseaux incluent les îlots artificiels (n=15) (Figure 12) ou les plateformes (n=15) (Figure 13) pour la reproduction. La majorité des dispositifs artificiels décrits pour la

conservation des chauves-souris sont des gîtes temporaires (N=42) (Figure 14 A & B). Pour les amphibiens, la majorité des aménagements décrits sont des mares artificielles (N=73) (Figure 15 C). D'autres mammifères comme certaines espèces d'opossums (e.g. Le Roux et al. 2016a) ou les Lapins de garenne *Oryctolagus cuniculus* (D'Amico et al. 2014) sont également bénéficiaires de nichoirs ou de gîtes artificiels. Les reptiles comme les lézards peuvent, quant à eux, bénéficier de la création de gîtes ou d'abris artificiels (Figure 15 A) (Souter et al. 2004; Grillet et al. 2010; Doré et al. 2015; Tatin & Renet 2016).

Figure 11 *: Différents types de nichoirs bénéficiant à différentes espèces cavicoles (A) Mésange bleue* Cyanistes caerulescens *©Villy Fink Isaksen ; (B) Petit-duc maculé* Megascops asio *©FWC ; (C) Rollier d'Europe* Coracias garrulus *©A Rocha France*

Tableau 1 : Publications listées dans Sutherland et al. (2019) qui traitent de dispositifs artificiels pour la conservation de trois groupes taxonomiques de vertébrés (oiseaux, amphibiens et chiroptères). Il est également rapporté le nombre de publications étudiant un ou plusieurs traits d'histoire de vie (reproduction et / ou survie des individus), le nombre de publications comparant le dispositif artificiel avec l'habitat naturel (Artificiel vs naturel) ou différents types ou modalités de dispositifs artificiels entre eux (artificiel vs artificiel), le nombre d'étude détaillant le design (construction), le placement et la durabilité des dispositifs, ainsi que les principaux types de dispositifs étudiés (nombre d'études par type).

Classe	Nombre total d'études	Période couverte	Paramètres étudiés		Comparaison		Construction	Placement	Durabilité	Types de dispositif artificiel	Référence
			Reproduction / Survie	Occupation	Artificiel vs Naturel	Artificiel vs artificiel					
Oiseaux	157	1948-2010	97	112	36	48	82	53	3	Nichoirs : 115 Îlots : 8 Radeaux : 6 Plateformes : 14 Terriers : 3	Williams et al. (2019)
Mammifères (Chiroptères)	55	1989-2018	0	55	2	NA	15	11	NA	Nichoirs extérieurs : 42 Nichoirs dans bâti : 11 Sites d'hibernation : 2	Berthinussen et al. (2019)
Amphibiens	77	1986-2012	2	2	10	NA	NA	NA	NA	Hibernacula : 4 Mares : 73	Smith et al. (2019)

Figure 12 : *Sites artificiels utilisés pour favoriser la nidification de laridés coloniaux. (A) Îlot artificiel construit pour la nidification de la Sterne caspienne Sterna caspia à Crump Lake, Oregon, USA. ©Oregon State University. (B): Colonie de sternes caspiennes sur l'îlot A. ©Oregon State University. (C) Radeau flottant construit pour la nidification des sternes au Nord de Liverpool, GB. ©Mike Pennington.*

4.2) Conception et pertinence écologique des dispositifs artificiels pour la conservation

4.2.1) Pertinence écologique de l'usage des dispositifs artificiels

Le choix d'utiliser un dispositif artificiel pour la conservation d'une espèce est généralement lié à l'identification d'une menace dans l'habitat naturel ou à la disparition de l'habitat naturel (ou d'un élément de l'habitat naturel, comme le site de nidification) d'une espèce donnée (Goldingay & Stevens 2009; Lindenmayer et al. 2009). Dans le cadre de mesures compensatoires, faisant suite à des projets d'aménagement entrainant la destruction d'habitat, ce choix pourrait alors sembler pertinent. Par exemple, dans la région Languedoc-Roussillon dans le Sud de la France, l'utilisation de dispositifs artificiels a été prévue massivement pour compenser la destruction de l'habitat du Lézard ocellé *Timon lepidus* dans le cadre de la construction de la ligne à grande vitesse Contournement Nîmes-Montpellier avec plus de 400 gîtes mis en place (cf. Encadré 4 p.196). Dans la même région, près de 1000 nichoirs ont été posés le long du Canal du Midi pour compenser l'impact de l'abattage des platanes malades du chancre coloré sur la disponibilité en sites de reproduction et en abris pour un cortège d'espèces, dont le Rollier d'Europe (Schwartz & Caucal 2017) (cf. Chapitre 3 et Encadré 3 p.193). La démonstration scientifique de la pertinence écologique de la mise en place de tels dispositifs artificiels est pourtant absente de la conception de ces projets. Le choix d'utiliser ces outils relève alors probablement de la posture de principe, qui peut être sous-tendue par des pressions sociétales (poussant à l'action coûte que coûte dans le contexte de la crise de biodiversité actuelle), ou par des obligations administratives (obligation de compensation et absence de connaissance d'itinéraire technique alternatif). Cependant

l'absence de démonstration préalable de la pertinence écologique de l'outil peut conduire à la mise en place de mesures contreproductives. En effet, si les dispositifs mis en place sont attractifs mais créent des pièges écologiques, ceux-ci peuvent contribuer à l'extinction des populations pourtant ciblées par les aménagements (Schlaepfer et al. 2002). De plus, dans le cas où ces actions seraient mises en place dans le cadre de mesures compensatoires, l'impact d'un piège écologique éventuel viendrait donc s'ajouter à celui des destructions déjà occasionnées par le projet initial, créant en quelque sorte une « double peine » pour les populations concernées. Inversement, si les dispositifs ne sont pas utilisés par les espèces ciblées ou ne contribuent pas à améliorer la dynamique des populations, leur mise en place équivaut à des dépenses inutiles, ce qui est particulièrement problématique dans un contexte où les ressources financières allouées à la conservation ne sont pas en adéquation avec les besoins pour stopper la crise d'extinction des espèces actuelle (McCarthy et al. 2012; Wintle et al. 2019). Il est donc crucial de démontrer que les dispositifs artificiels mis en place dans le cadre de mesures compensatoires et plus généralement dans le cadre de projets de restauration peuvent contribuer efficacement à améliorer la démographie des populations d'espèces ciblées. Pour cela, ces dispositifs doivent avant tout contribuer à renforcer une ressource indispensable et limitante pour la population locale de l'espèce ciblée, comme par exemple la disponibilité en sites de nidification (McClure et al. 2017).

Figure 13 : *Plateformes et terriers artificiels utilisés pour la nidification des oiseaux. (A) Plateforme artificielle construite pour la nidification de la Cigogne blanche Ciconia ciconia. ©www.walpaperflare.com. (B): Plateforme artificielle construite pour la nidification du Balbuzard pêcheur Pandion haliaetus à Alum Creek, Columbus, Ohio, USA. ©Jim Martin. (C) Terrier artificiel construit pour la nidification de la Chevêche des terriers Athene cunicularia, USA. ©Georges Gentry.*

Chez le Rollier d'Europe *Coracias garrulus*, nous avons ainsi démontré récemment (Finch et al. 2019, ANNEXE A) que la disponibilité en sites de nidification était un facteur limitant pour une population

de la plaine du Roussillon, dans le Sud de la France, avec une saturation de l'utilisation des nids artificiels déjà présents, par le rollier et quelques espèces compétitrices. La corrélation positive entre nombre de sites de nidification disponibles et densité de couples nicheurs indique qu'une augmentation de la densité de nichoirs sur la zone pourrait conduire à augmenter la taille de la population (ANNEXE A, Figure 3a). Dans ce contexte, c'est la possibilité de se reproduire qui est limitée, avec des individus pourtant disponibles pour se reproduire qui n'ont pas accès aux sites de reproduction. Ainsi l'installation de sites de nidification supplémentaires augmente la productivité en jeunes à l'échelle de la population. Ici, même des nichoirs ne permettant pas une productivité aussi bonne que les sites naturels pourraient être avantageux, car ils permettraient à de nouveaux individus de se reproduire. Ils peuvent alors constituer des puits démographiques locaux, qui contribuent à l'équilibre et la dynamique globale au niveau de la méta-population (Pulliam 1988; Pulliam & Danielson 1991). Cependant, si les nichoirs sont en même temps plus attractifs que l'habitat naturel, ils deviennent des pièges écologiques et peuvent alors contribuer à faire régresser la population (Battin 2004; Robertson & Hutto 2006). Lorsqu'un dispositif comme les nichoirs pour les rolliers est très attractif, il est donc également crucial qu'il favorise la valeur sélective des individus au sein de la population ciblée, et donc un trait d'histoire de vie tel que la reproduction ou la survie en comparaison avec des habitats naturels, pour qu'il soit *in fine* bénéfique à la population.

Figure 14 : *Différents types de gîtes à chiroptères (a) cylindrique en béton de bois ©M J Richardson ©Lalupa ; (b) plat en bois fixé sur un support en hauteur ; (c) bâtiment dédié ©Larry D. Moore*

Une situation inverse existe pour une population de rollier du Nord de l'Europe, en Lettonie, qui dispose de nombreux sites de nidification non utilisés, indiquant que cette ressource n'est pas la ressource limitante pour cette population. Au contraire, la densité de couples nicheurs y est corrélée positivement à l'abondance des proies dans les habitats d'alimentation (ANNEXE A, Figure 3d). Dans cette population, c'est la possibilité de nourrir les poussins qui est limitante. La pose de nichoirs n'est donc *a priori* pas utile pour augmenter la taille de cette population (voir cependant la discussion du Chapitre 2), et il sera plus efficace d'améliorer la qualité des habitats d'alimentation, ce qui permettra de produire plus de jeunes et de supporter une plus grande densité de couples reproducteurs.

Figure 15 : *Différentes constructions en faveur des reptiles et des amphibiens ; (a) Gîte à Lézard ocellé Timon lepidus en Crau ©A Rocha France ; (b) Hibernaculum ©www.conservationandaccess.co.uk ; (c) Mare artificielle ©www.boyslife.org*

4.2.2) Conception des dispositifs artificiels

La majorité des études synthétisées par *Conservation evidence* sur l'utilisation des dispositifs artificiels en conservation décrivent au moins partiellement le dispositif artificiel utilisé (dimensions, matériaux utilisés -52% pour les études sur les oiseaux : 82/157 ; 36% pour les études sur les chiroptères : 15/42). Les choix opérés lors de la conception des dispositifs artificiels ont de multiples origines. Ils sont souvent basés sur l'observation des sites naturels utilisés par les espèces. L'objectif est alors de reproduire tout ou partie des caractéristiques des habitats naturels afin qu'ils soient reconnus et donc utilisés par les individus des espèces ciblées (Brazill-Boast et al. 2013). Par exemple, dans le Sud de la France, les nichoirs déployés pour les rolliers d'Europe ont été conçus pour reproduire les cavités naturelles creusées par le pic vert *Picus viridis*, et la taille de leur trou d'entrée a

été définie à partir d'une étude menée sur la taille des cavités de pic vert utilisées par les rolliers (Butler 2001).

La conception des dispositifs artificiels s'appuie parfois sur des dispositifs expérimentaux permettant d'évaluer la préférence de l'espèce cible sur une gamme de modalités : par exemple différents volumes de nichoirs (Flaquer et al. 2006a; Zingg et al. 2010; Møller et al. 2014; Demeyrier et al. 2016), différentes tailles de trou d'entrée des nichoirs (Menkhorst 1984; Nilsson 1984; Le Roux et al. 2016) ou des gîtes à chauves-souris (Goldingay et al. 2007), différentes orientations (Ardia et al. 2006; Goodenough et al. 2008), ou différents types de supports (Le Roux et al. 2016).

Cependant, beaucoup de dispositifs artificiels sont aussi issus d'observations *ad hoc* d'utilisation d'un dispositif sans expérimentation formelle (Goldingay & Stevens 2009), voire sur l'observation d'individus utilisant des constructions anthropiques qui ne leur étaient pas particulièrement destinées initialement. C'est le cas par exemple pour les îlots artificiels créés suite à des opération de dragage le long des côtes (Erwin et al. 2003; Scarton et al. 2013). Certains de ces îlots ont été utilisés avec succès par des laro-limicoles coloniaux pour se reproduire (Scarton et al. 2013) ce qui a depuis encouragé les gestionnaires à développer la création d'îlots artificiels spécifiquement pour la conservation de ces espèces (Scarton et al. 2013; Wilson et al. 2020). De même, la construction de murs pour la nidification des faucons crécerellettes *Falco naumanii* au Portugal est basée sur l'observation de l'utilisation par l'espèce de cavités au sein de murs de terre cuite sur des bâtis en voie de dégradation (Catry et al. 2009; Gameiro et al. 2020).

L'évitement d'un dispositif artificiel par l'espèce cible ne signifie pas qu'il constitue un habitat de mauvaise qualité. Plusieurs études ont ainsi montré que les individus peuvent ignorer ou éviter un habitat qui leur est pourtant favorable en termes de survie ou de reproduction (Gilroy & Sutherland 2007). On parle alors de « piège perceptif » (Patten & Kelly 2010) ou de « ressource sous-évaluée » (Robertson & Hutto 2006). Comme pour les pièges écologiques, ces situations sont créées par un découplage entre signaux identifiés par l'espèce cible et qualité de l'habitat en termes de valeur sélective. Cependant, dans le cas des ressources sous-évaluées, les rapports sont inversés : les

individus identifient des signaux de mauvaise qualité, alors que ceux qui utilisent les dispositifs malgré tout ont une valeur sélective au moins égale à ceux utilisant l'habitat naturel. La connaissance des signaux conduisant à la sélection ou à l'évitement des habitats chez les espèces ciblées est donc primordiale pour que les dispositifs artificiels ne soient pas évités, et puissent contribuer efficacement à leur conservation (Hale & Swearer 2017).

Souvent, la pertinence du design d'un dispositif en termes de conservation est validée par ses concepteurs lorsqu'il est utilisé par l'espèce ciblée (Goldingay & Stevens 2009; Lindenmayer et al. 2009). Cependant, même si l'utilisation d'un dispositif par une espèce est nécessaire pour valider sa pertinence dans le cadre de mesures de conservation, celle-ci ne présage pas de sa qualité. Tout d'abord, il est possible que des individus utilisent sciemment des habitats de mauvaise qualité, notamment lorsque les habitats de bonne qualité sont déjà saturés (Gill et al. 2001), on parle de « buffer effect » (Brown 1969). De plus, comme vu précédemment, il est possible que des individus soient trompés par les signaux fournis par les dispositifs artificiels, et identifient ceux-ci comme des habitats de bonne qualité alors qu'ils ne le sont pas, créant une situation de piège écologique (Robertson & Hutto 2006). La conception d'un dispositif est donc une étape déterminante pour assurer son succès pour la conservation des populations ciblées. Cette conception doit se baser sur une bonne connaissance de l'habitat naturel que le dispositif est sensé suppléer, ainsi que de l'écologie de l'espèce cible, l'objectif recherché étant que la valeur sélective des individus utilisant les dispositifs artificiels ne soit pas réduite en comparaison à son habitat naturel. Le choix du trait d'histoire de vie – reproduction ou survie – à favoriser par la mise ne place du dispositif doit aussi dépendre de la stratégie d'histoire de vie de la population.

4.2.3) Conservation et stratégies d'histoire de vie des espèces et des populations

La théorie des stratégies d'histoire de vie prédit que chaque individu optimise sa stratégie pour transmettre ses gènes (Stearns 1992). Il s'agit en particulier de répartir de façon optimale son énergie entre l'effort de reproduction actuel et futur. Dans un contexte où les ressources sont limitées, l'allocation d'énergie à la reproduction actuelle se fait au détriment de la survie de l'individu et donc des reproductions futures, et vice versa. La conséquence de cette limite énergétique est l'apparition de

compromis entre ces deux traits d'histoire de vie. Le niveau d'énergie alloué à la survie ou à la reproduction est optimisé par les individus en fonction de leur environnement, ce qui résulte en une gamme de stratégies d'histoire de vie allant de stratégies lentes favorisant la survie, aux stratégies rapides favorisant la reproduction (Stearns 1992; Dammhahn et al. 2018). Les stratégies lentes sont caractérisées par une survie adulte élevée, une fécondité faible et des comportements associés, comme une faible prise de risque. Les stratégies rapides sont, au contraire, définies par une fécondité élevée, une prise de risque parental plus forte et une survie adulte faible. Ce continuum « lent-rapide » a été identifié au sein de nombreux groupes taxonomiques, que ce soit chez les mammifères (Promislow & Harvey 1990) (Promislow and Harvey 1990), les oiseaux (Sæther & Bakke 2000), les reptiles (Clobert et al. 1998), et même les plantes (Salguero-Gómez et al. 2016).

La position d'une espèce sur ce continuum est contrainte par son environnement local. Lorsque les pressions de l'environnement qui s'exercent sur la survie adulte de l'espèce sont imprévisibles, les stratégies rapides sont favorisées, mais quand de fortes variations des conditions environnementales augmentent les incertitudes sur le succès de reproduction, les stratégies lentes sont favorisées (Schaffer 1974). Les facteurs environnementaux qui influencent la survie adulte sont, par exemple, la compétition inter et intraspécifique, la distance migratoire ou aux habitats d'alimentation, ou encore la densité de prédateurs ciblant les adultes. La fécondité et la reproduction sont influencées par le risque de prédation des jeunes, la météorologie, le microclimat au sein des nids ou des abris, la disponibilité de la ressource alimentaire ou encore la diversité génétique de la population. La stratégie optimale varie ainsi au sein des groupes taxonomiques en fonction de gradients environnementaux, tels que l'altitude (Badyaev & Ghalambor 2001) ou l'urbanisation (Sepp et al. 2018) qui sont eux même associés à des degrés de prévisibilités divers de l'environnement. Cette stratégie optimale peut aussi varier au sein d'une même espèce, entre populations et individus vivant dans des contextes environnementaux différents (Ardia 2005a; Beston 2011; Cayuela et al. 2016; Boyle et al. 2016; Martin et al. 2019).

La position d'une population sur le gradient lent-rapide a des conséquences importantes sur sa dynamique et sur la réponse à des modifications de l'environnement. L'impact des variations des traits

d'histoire de vie liés à la survie sera en effet plus fort sur le taux de croissance de populations ayant une stratégie lente, alors que le taux de croissance des populations à stratégies rapides sera proportionnellement plus sensible aux variations des traits liés à la reproduction et à la fécondité (Caswell 2000; Manlik et al. 2018). Ce constat a des implications très concrètes pour la gestion et la conservation des populations. Par exemple, le prélèvement d'adultes ayant une probabilité de survie élevée aura un impact plus fort qu'une baisse de la fécondité sur le taux de croissance d'une population lente. Au contraire, une forte mortalité juvénile comparée aux sites naturels, liée par exemple à un manque de ressources alimentaires ou à un fort taux de prédation, peut fortement réduire la croissance d'une population rapide (Oli 2004; Stahl & Oli 2006; van de Kerk et al. 2013). De la même façon, les conséquences des actions de conservation seront différentes selon la stratégie d'histoire de vie des populations. Ainsi, un aménagement favorisant la reproduction donnera moins de résultats au sein d'une population ayant une stratégie démographique lente par rapport à une population ayant une stratégie rapide, et une action visant à améliorer la survie d'une population ayant une stratégie démographique rapide aura probablement moins de résultats que pour une population « lente ». Cette différence a aussi un impact sur la capacité des populations à éviter les pièges écologiques. En cas de découplage entre la qualité et l'attractivité d'un habitat restauré ou d'un dispositif artificiel, le processus de sélection naturelle d'individus capables de s'adapter ou de s'échapper de ces pièges sera plus long au sein des espèces à longue durée de vie qu'au sein des espèces aux stratégies rapides. Ainsi les pièges écologiques sont susceptibles d'impacter plus fortement les espèces avec une stratégie lente que les espèces aux stratégies rapides (Hale, Treml, et al. 2015).

La connaissance de la stratégie d'histoire de vie d'une population est donc essentielle pour pouvoir définir les meilleures stratégies de conservation ou de gestion à mettre en œuvre. Cette connaissance permet de prédire l'impact attendu d'un dispositif artificiel sur l'espèce cible en fonction du trait que ce dispositif doit favoriser. Son efficacité sera maximale s'il favorise les traits ayant les impacts les plus forts sur la démographie de la population ciblée, et donc tient compte de sa stratégie d'histoire de vie. Une population à stratégie démographique rapide répondra mieux à un dispositif favorisant sa

reproduction, alors qu'une population à stratégie démographique lente sera favorisée par un dispositif améliorant sa survie.

4.3) Evaluation de l'efficacité des dispositifs artificiels pour la conservation

4.3.1) Synthèse bibliographique de l'évaluation… Qu'est ce qui est évalué ?

Les études sélectionnées par *Conservation evidence* décrivent l'effet des mesures de conservation sur les espèces qu'elles ciblent et sont donc un bon échantillon pour analyser comment ces mesures sont évaluées du point de vue de l'écologie des espèces. Parmi ces études, celles portant sur les dispositifs artificiels au bénéfice des oiseaux et des chauves-souris analysent ou décrivent à 80% (169/212) l'occupation des dispositifs par les espèces ciblées (100% des études sur les dispositifs pour les chiroptères, 71% pour les oiseaux) (Tableau 1). La valeur sélective des individus qui les utilisent ou des traits d'histoire de vie associés (survie et/ou reproduction) est décrite dans 62% des études chez les oiseaux (97/157) mais dans aucune chez les chiroptères (0/55). Toutefois, la comparaison de ces paramètres (occupation, trait d'histoire de vie) avec les habitats naturels que ces dispositifs artificiels remplacent est nécessaire pour évaluer leur efficacité (Lambrechts et al. 2010). En ajoutant à cette synthèse 77 études sur les mares artificielles et les hibernaculum créés pour les amphibiens, on constate que 20% seulement des études listées dans *Conservation evidence* comparent la reproduction ou la survie des individus entre dispositif artificiel et milieu naturel (30% chez les oiseaux, 13% chez les amphibiens et 4% chez les chiroptères), et seulement 9% des études comparent l'occupation des dispositifs artificiels avec celle des habitats naturels, 18 chez les oiseaux (11%) et 2 chez les chiroptères (4%). Au final, seulement 11 études comparent à la fois la fitness et l'occupation entre les deux types d'habitats, et uniquement chez les oiseaux, soit à peine 4% (11/289) de l'ensemble des études sur les dispositifs synthétisées par *Conservation evidence*. Même si plusieurs études plus récentes comparent également occupation et reproduction ou survie entre les deux types d'habitats (Libois et al. 2012; Sutherland et al. 2014; Bourgeois et al. 2015; Bragin et al. 2017), ces études restent extrêmement rares.

Un autre aspect de l'évaluation des dispositifs concerne le coût de leur mise en place, de leur entretien et leur durabilité. En effet, dans un contexte de ressources financières limitées pour la conservation des

espèces, la décision de mise en place de dispositifs artificiels par les gestionnaires, aménageurs et conversationnistes s'appuie autant sur les aspects financiers que sur l'intérêt écologique du dispositif. La durabilité des dispositifs a ainsi été évaluée à de rares occasions pour les nichoirs (Lindenmayer et al. 2009; Lindenmayer et al. 2017), les îlots artificiels (Keith & Skjei 1974) ou les bâtis (Gameiro et al. 2020). Le coût de fabrication, de mise en place et de maintenance des dispositifs fait également l'objet de plusieurs études (McKenney & Lindenmayer 1994; Spring et al. 2001; Bedolla-Guzman et al. 2016; Gameiro et al. 2020).

Globalement, cette synthèse montre que les nombreux dispositifs artificiels utilisés pour la conservation ont été évalués sous plusieurs aspects, et principalement sous l'angle de leur utilisation par les espèces cibles et de leur effet sur la valeur sélective des individus qui les utilisent. Cependant, seulement une étude sur cinq compare ces dispositifs avec les habitats naturels qu'ils sont sensés imiter ou remplacer, et à peine plus d'une dizaine d'études comparent occupation, et reproduction ou survie des individus, entre les deux types de milieux. Or ces deux analyses sont nécessaires pour pouvoir s'assurer que les dispositifs mis en place ne sont pas des pièges écologiques.

4.3.2) Dispositifs artificiels et pièges écologiques

Comme vu précédemment, les dispositifs artificiels ne présentent pas les mêmes caractéristiques que les habitats naturels, que ce soit au niveau des matériaux de construction, des contraintes microclimatiques (Amat-Valero et al. 2014). Par conséquence des différences sont observées, par exemple au niveau des parasites qui les occupent (Wesolowski & Stanska 2001), ou encore des communautés bactériennes/fongiques qu'ils favorisent (Goodenough & Stallwood 2012). Leur positionnement spatial est par ailleurs totalement dépendant des choix anthropiques, ce qui peut limiter leur pertinence pour répondre aux besoins des espèces ciblées, notamment parce que ce positionnement est souvent contraint par les exigences des porteurs de projets dans le cadre des mesures compensatoires (délimitation spatiale stricte des périmètres de compensation), ou bien dépendant de contraintes comme l'accessibilité aux sites pour les espèces cibles (Tatin & Renet 2016). Ces différences par rapport aux habitats naturels peuvent donc avoir des impacts, sur leur attractivité à l'endroit des espèces ciblées, ainsi que sur la valeur sélective des individus qui les utilisent.

Ces dispositifs artificiels peuvent ainsi être plus attractifs que leurs équivalents naturels car plus facilement détectés par les espèces cibles (Rodríguez-Ruiz et al. 2011), mais ils peuvent aussi être soumis à une prédation plus importante pour les mêmes raisons (Parejo & Avilès 2011). De plus, si aucune action de restauration des habitats naturels environnants n'est effectuée en parallèle de la mise en place de ces dispositifs, les individus attirés peuvent se retrouver spatialement piégés (Gameiro et al. 2020), parfois dans un environnement défavorable ou sub-optimal en termes de fécondité ou de survie, ce qui est la définition même du piège écologique (Gutzler et al. 2015). L'utilisation de gîtes artificiels (nichoirs pour oiseaux, gîtes à chiroptères, garennes pour lapins, etc.) est tout particulièrement associée au risque de créer des pièges écologiques (Klein et al. 2007; Rodríguez-Ruiz et al. 2011; Demeyrier et al. 2016). Des études récentes ont d'ailleurs montré que ceux-ci peuvent constituer des pièges mortels pour leurs hôtes dans certaines conditions (Flaquer et al. 2014; I. Catry et al. 2015). Cependant, nous l'avons vu, ces dispositifs restent insuffisamment évalués.

Seules quelques études ont tenté d'évaluer explicitement si les dispositifs artificiels étaient des pièges écologiques, essentiellement dans le cas des oiseaux (nichoirs ou terriers artificiels) (Klein et al. 2007; Mänd et al. 2009; Rodríguez-Ruiz et al. 2011; Björklund et al. 2013; Demeyrier et al. 2016; Goldingay 2017; Bragin et al. 2017). Cependant très peu testent réellement l'hypothèse de piège écologique. Certaines études qui prétendent tester les pièges écologiques comparent en fait différents types de dispositifs artificiels (Rodríguez-Ruiz et al. 2011; Demeyrier et al. 2016) et concluent à l'effet négatif ou positif d'un type de dispositif par rapport à un autre. Or ces études ne comparent pas les dispositifs artificiels évalués avec l'habitat naturel qu'ils sont censés remplacer ou complémenter, et rien ne permet donc de dire si ces dispositifs sont bénéfiques ou néfastes pour les espèces visées. D'autres études comparent bel et bien la valeur sélective des individus (survie, reproduction, condition corporelle) utilisant des dispositifs artificiels et des habitats naturels mais elles n'évaluent pas la préférence des individus entre les deux types d'habitat (Klein et al. 2007; Björklund et al. 2013; Goldingay 2017). Or si un dispositif artificiel néfaste pour la survie ou la reproduction d'une espèce n'est pas sélectionné préférentiellement par elle, il ne s'agit pas d'un piège écologique, mais d'un habitat de mauvaise qualité pour l'espèce qui peut devenir un puit démographique si le taux

d'accroissement de la population qui l'utilise est inférieur à 1 (Battin 2004). Enfin, d'autres études comparent des mesures indirectes de l'attractivité des différents types d'habitat, comme la date d'installation ou de ponte (Bragin et al. 2017) ou la densité de nids (Mänd et al. 2009) qui ne permettent pas de conclure de façon certaine à une préférence de l'espèce cible pour le dispositif artificiel. Finalement, à notre connaissance, la seule étude évaluant de façon robuste et explicite si un dispositif artificiel constitue ou non un piège écologique pour l'espèce ciblée est celle de Sutherland et al. (2014). Cette étude montre que les terriers artificiels installés pour le Manchot pygmée *Eudyptula minor* sont préférés aux terriers naturels et que les poussins des manchots qui les utilisent ont une meilleure condition corporelle. Les méthodes et résultats d'autres études permettraient également de tester l'hypothèse de piège écologique mais ne le font pas explicitement (Shealer et al. 2006; Libois et al. 2012; Bourgeois et al. 2015). Il faut noter que ces quatre études portent sur la conservation d'oiseaux marins, qui constituent donc certainement le groupe taxonomique pour lequel l'utilisation de dispositifs artificiels pour la conservation est le mieux évalué, alors que d'autres groupes comme les passereaux par exemple ont bénéficié de bien plus de programmes les utilisant (Sutherland et al. 2019).

La question de piège écologique n'est donc quasiment jamais posée lors de l'évaluation des dispositifs artificiels, et lorsqu'elle l'est, cette question n'est pas abordée d'une façon satisfaisante pour y répondre, à une exception près. Vu l'engouement que ces dispositifs suscitent, notamment dans le cadre de mesures compensatoires (Le Roux et al. 2016), il est aujourd'hui crucial d'évaluer l'impact de leur mise en place et notamment de vérifier qu'ils ne sont pas, dans certaines situations, des pièges écologiques. De ce cas, il est alors urgent de produire des recommandations pour leur utilisation optimale dans une optique de conservation des espèces visées par ces dispositifs.

5) Concepts et objectifs de la thèse

Cette thèse vise à évaluer la pertinence d'un certain nombre de dispositifs artificiels de conservation des vertébrés utilisés actuellement en génie écologique par les gestionnaires d'espaces naturels, les écologues de la restauration ou dans le cadre de la compensation écologique. Pour ce faire, cette thèse a pour objectifs de **(i) évaluer dans quelle mesure ces dispositifs peuvent constituer des pièges**

écologiques, en particulier en les **comparant à leurs équivalents naturels**, et, d'autre part de **(ii) identifier certains mécanismes impliqués dans la création de ces pièges le cas échéant** afin de **formuler des recommandations de bonnes pratiques** pour l'utilisation de ces dispositifs.

Le modèle conceptuel sur lequel s'appuie la méthodologie d'évaluation et de recommandation utilisée dans cette thèse est illustré Figure 16. Il s'agit de tester formellement l'hypothèse de piège écologique pour un certain nombre de dispositifs artificiels utilisés concrètement dans le cadre de programmes de conservation. Contrairement à Pärt et al. (2007) qui proposent une méthodologie basée en premier lieu sur l'étude de l'impact des caractéristiques de l'habitat sur la valeur sélective des individus, puis de l'attractivité de l'habitat pour l'espèce cible, je propose de comparer en premier lieu la préférence des individus entre les dispositifs artificiels et leur équivalent naturel, puis de comparer la valeur sélective des individus entre les deux types d'habitats. En effet, une moindre sélection du dispositif artificiel induit son échec (en termes de conservation) et une perception défavorable par l'espèce cible, le sortant ainsi du cadre des pièges écologiques. En revanche, en cas de préférence égale ou supérieure pour le dispositif artificiel, il devient nécessaire de comparer l'impact des deux types d'habitats sur la valeur sélective des individus. L'effet délétère du dispositif sur un ou plusieurs proxys de la valeur sélective peut alors conduire à l'identifier comme un piège écologique.

Après avoir testé l'hypothèse de piège écologique, je m'intéresserai aux mécanismes qui peuvent conduire à impacter négativement la valeur sélective des individus, ou au contraire qui peuvent permettre aux espèces cibles d'éviter les pièges écologiques, et ce à différents niveaux de la définition du piège écologique (attractivité / valeur sélective). En effet, une bonne connaissance de ces mécanismes peut permettre de formuler des recommandations de bonnes pratiques pertinentes pour l'utilisation des dispositifs artificiels par les gestionnaires.

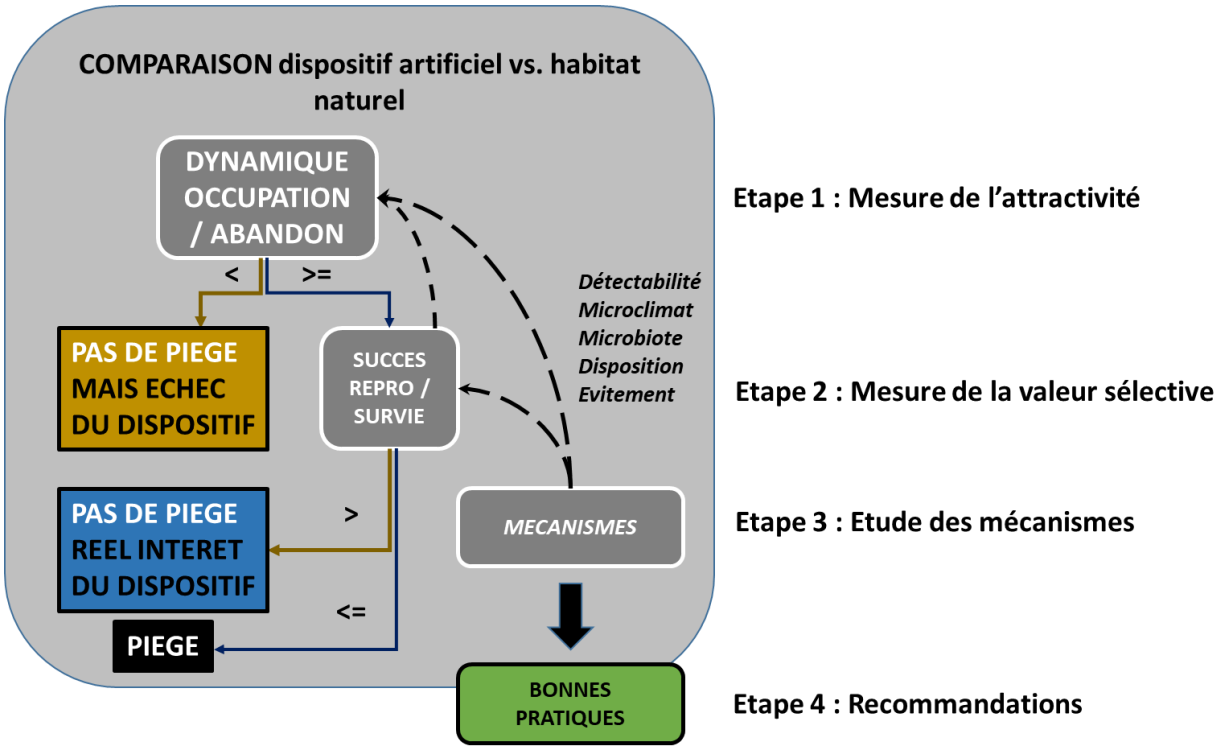


Figure 16 : *Modèle conceptuel d'évaluation des dispositifs artificiels par le test de l'hypothèse écologique*

Mon principal modèle d'étude est le Rollier d'Europe *Coracias garrulus*. Cet oiseau migrateur menacé est totalement dépendant de la disponibilité en cavités pour sa reproduction (Cramp 1985a). Il utilise largement à la fois les cavités naturelles creusées par les pics et les guêpiers (Cramp 1985a; Christof 1991), et les nichoirs artificiels mis à sa disposition par les gestionnaires (Rodríguez-Ruiz et al. 2011), ce qui fait de lui un excellent candidat au test de l'hypothèse de piège écologique. De plus, j'étudie cette espèce depuis plus de 12 ans en France, ce qui me permet d'avoir accès à une base de données historique regroupant données d'occupation et de reproduction, et ce sur plusieurs sites ou pour les couples utilisant nichoirs et cavités naturelles. Mon second modèle d'étude est un groupe d'espèces, les laridés coloniaux nichant dans les lagunes et étangs du Sud de la France. Les sept espèces étudiées profitent notamment d'un large réseau de sites de reproduction artificiels créés et suivis dans le cadre du programme LIFE+ ENVOLL, mais nichent également sur des sites naturels. Ce programme a permis dix années de suivi intensif et quasi exhaustif de toutes les colonies du Sud de la France, constituant un jeu de données unique.

La thèse est structurée en cinq chapitres suivis d'une discussion générale. Les chapitres deux à cinq sont présentés sous forme d'articles soumis ou en cours de préparation. Les suppléments d'information de chaque chapitre sont situés en annexe à la fin du manuscrit.

Je présente succinctement les deux modèles d'étude dans un premier chapitre afin d'apporter au lecteur les connaissances suffisantes sur leur écologie respective pour la bonne compréhension des chapitres suivants.

Dans un second chapitre, je compare chez le Rollier d'Europe les différents traits d'histoire de vie de différentes populations en Europe et met en évidence un gradient de stratégies d'histoire de vie, qui appelle différentes mesures de conservation à l'échelle de chaque population, certaines n'incluant pas nécessairement les dispositifs artificiels. Je montre l'importance que revêt la bonne connaissance de l'écologie des populations ciblées avant la mise en place de mesures de conservation telles que l'utilisation de dispositifs artificiels.

Dans un troisième chapitre, j'effectue le second niveau du test de l'hypothèse de piège écologique, qui est souvent le plus compliqué à mettre en œuvre et le moins étudié, c'est-à-dire la comparaison de la valeur sélective entre l'habitat naturel et le dispositif artificiel. Pour cela, je compare le succès reproducteur du rollier entre sites naturels et artificiels en utilisant les suivis effectués sur trois populations du Sud de la France.

Dans un quatrième chapitre, j'utilise cette même espèce pour tester formellement l'hypothèse de piège écologique à l'échelle d'une population du Sud de la France. Suivant le modèle conceptuel développé ci-dessus (Figure 16), je compare l'attractivité puis le succès reproducteur entre nichoirs et cavités naturelles afin de conclure sur la pertinence de l'utilisation des nichoirs pour la conservation de cette population de rollier. J'explore également l'effet du microclimat au sein des deux types de nid sur l'occupation et la reproduction, un mécanisme pouvant être à l'origine de la création de pièges. J'utilise les résultats pour proposer des bonnes pratiques dans l'utilisation des nichoirs pour la conservation du rollier.

Mon cinquième chapitre vise à généraliser mon propos, en adaptant les méthodes utilisées pour tester l'hypothèse de piège écologique chez le rollier sur un autre modèle d'étude, les laridés coloniaux nichant dans le Sud de la France utilisant des îlots aménagés (sites artificiels) et non-aménagés (sites naturels), dont les populations nicheuses ont été suivies de manière quasi exhaustive pendant dix ans. J'utilise une approche bayésienne pour modéliser l'occupation et l'abandon des sites de nidification et l'effet de différents facteurs sur cette dynamique, et en particulier l'effet des caractéristiques physiques des îlots aménagés. J'explore également l'effet de ces caractéristiques sur la reproduction des laridés sur les îlots aménagés et utilise mes résultats pour formuler des recommandations de gestion.

Enfin, à la lumière des résultats obtenus dans les différents chapitres, je formule des recommandations pour l'évaluation et la conception de différents dispositifs artificiels classiquement utilisés par les gestionnaires. Pour cela, je m'appuie également sur d'autres études et expériences de gestion menées en parallèle des chapitres présentés. Je propose enfin une nouvelle méthodologie pour la conception de projets de restauration, notamment ceux utilisant les dispositifs artificiels, qui pourrait concilier les impératifs de gestion et les incertitudes sur les connaissances écologiques des espèces cibles et des interactions avec leur habitat.

Chapitre 1

Modèles d'étude

1. Le Rollier d'Europe

Mon principal modèle d'étude est le Rollier d'Europe *Coracias garrulus* Linnaeus, 1758 (Figure 17), un oiseau de l'ordre des Coraciiformes. Il fait partie de la famille des Coraciidae, dont il est le seul représentant sur le continent Européen. C'est l'un des oiseaux les plus colorés du Paléarctique occidental, dont le nom vernaculaire rappelle les roulades sonores et rauques qui lui servent de cris ainsi que les roulés de sa parade nuptiale spectaculaire et de sa défense territoriale (Guillaumot 2018). Le Rollier d'Europe est utilisé comme modèle dans les Chapitres 2 à 4.

Figure 17 : *Rollier d'Europe en vol. ©Peter Harris*

1.1 Description

De la taille et de l'allure d'un petit corvidé, le Rollier d'Europe mesure une trentaine de centimètres de long pour environ soixante-dix centimètres d'envergure. Les adultes pèsent entre 140 et 160 grammes

(Cramp 1985; Demongin 2015, *Observations personnelles non publiées*). Son bec fort et noir d'environ quatre centimètres est généralement crochu. Son plumage majoritairement bleu turquoise (majorité de l'aile, ventre et tête) comprend aussi le brun roux (manteau), le bleu outremer (dos et petites couverture) et le noir sur les rémiges primaires. Le dimorphisme sexuel est quasiment absent chez cette espèce (Cramp 1985a; Christof 1991; Demongin 2015).

Le Rollier d'Europe est polytypique avec deux sous-espèces décrites : la sous-espèce nominale *Coracias garrulus garrulus* qui niche en Europe, au proche Orient, au Kazakhstan et en Asie centrale, et la sous-espèce *asiatique Coracias garrulus semenowi* qui niche essentiellement au moyen Orient (Iran) à l'Est de l'Asie centrale jusqu'à l'Ouest de la Chine, cette dernière sous-espèce différant de la première par un plumage plus strié sur le ventre et la poitrine (Cramp 1985a).

1.2 Cycle de vie

Répartition

En Europe, le Rollier d'Europe niche sur l'essentiel du Bassin Méditerranéen, depuis le Portugal jusqu'en Israël (Cramp 1985a; Tokody et al. 2017), mais aussi en Europe centrale et continentale, depuis l'Autriche jusqu'en Russie et depuis l'Ukraine jusqu'en Lettonie. En France, on le trouve nicheur exclusivement en climat méditerranéen, depuis la plaine du Roussillon (Pyrénées orientales) jusqu'en vallée de l'Argens (Var) à l'Est, et jusqu'à la limite entre la Drôme et le Vaucluse au Nord. Les principaux noyaux de population sont situés dans la plaine du Roussillon, dans le Biterrois, dans les Costières de Nîmes et en Basse Provence entre Alpilles, Crau et Vallée des Baux (Groupe de Travail Rollier 2013).

Reproduction et survie

Le Rollier d'Europe est migrateur exclusif. Il arrive sur ses sites de reproduction entre mi-mars (à Chypre) et le mois de juin pour les plus tardifs (Saunders 2016). En France, les premiers rolliers sont classiquement observés de retour sur leurs sites de nidification au cours de la dernière semaine d'avril. Les arrivées sont alors échelonnées jusqu'à la fin mai (Groupe de Travail Rollier 2013). Le Rollier

d'Europe est monogame et fidèle à son site de nidification, qu'il réoccupera plusieurs années de suite (Cramp 1985a). Cavicole secondaire stricte, il occupe principalement les loges de pic vert *Picus viridis* ou de Pic noir *Dryocopus martius* creusées dans les grands arbres, mais aussi d'autres types de cavités comme les nids de Guêpiers d'Europe *Merops apiaster* abandonnés dans les sablières, ou encore des cavités existantes dans de vieux bâtiments agricoles, ou dans les nichoirs installés en sa faveur ou en faveur d'espèce concurrente (Cramp 1985a; Václav et al. 2011; Rodríguez-Ruiz et al. 2011; I. Catry et al. 2015; Tarantovich 2016; Kiss et al. 2017; Valera et al. 2019). Il pond entre 4 et 6 œufs (min 2 ; max 9) (cf. Chapitre 2) et produit en moyenne entre 3 et 4 jeunes à l'envol. Les populations du Sud de l'Europe sont plus productives que les populations du Nord et de l'Est (cf. Chapitre 2). L'incubation des œufs se fait généralement à partir du troisième œuf pondu et dure entre trois et quatre semaines, avec des éclosions échelonnées (Sosnowski & Chmielewski 1996; Guillaumot 2016). L'élevage des poussins dure généralement quatre semaines mais l'envol des jeunes peut s'étaler sur plusieurs jours. La survie apparente des adultes d'une année sur l'autre est comprise entre 0.54 et 0.83 selon les populations (cf. Chapitre 2) et similaire entre mâles et femelles (Rodríguez-Ruiz et al. 2020). Un gradient décroissant de survie Nord-Sud semble exister en Europe (cf. Chapitre 2). La survie juvénile apparente (mélangeant survie réelle et dispersion) est comprise entre 0.08 et 0.11 en Espagne (Rodríguez-Ruiz et al. 2020).

Migration et hivernage

La migration post-nuptiale démarre dès fin juillet pour certains individus des populations du sud de l'Europe (Saunders 2016) mais les départs ont principalement lieu entre mi-août et mi-septembre (Emmenegger et al. 2013; Catry et al. 2014; Rodríguez-Ruiz et al. 2014; Finch et al. 2015). Les individus des populations de l'ouest de l'Europe traversent la Méditerranée en quelques heures puis le Sahara en seulement quelques jours, avant une halte migratoire prolongée au Sahel pouvant durer un à deux mois. La traversée de la forêt équatoriale est également très rapide, puis les rolliers passent deux à trois mois entre novembre et février sur leur site d'hivernage en Afrique australe (principalement Angola, Namibie, Botswana, Zambie, Afrique du Sud, Mozambique) (*Données personnelles non publiées*, Emmenegger et al. 2013; Rodríguez-Ruiz et al. 2014; Finch et al. 2015). La plupart des longs

trajets sont effectués de nuit (*Données personnelles non publiées*, Rodríguez-Ruiz et al. 2014). La migration prénuptiale démarre dès la fin du mois de février et est globalement plus rapide que la migration post nuptiale. Les rolliers effectuent généralement une migration en boucle par rapport au trajet automnale, en passant au printemps plus à l'Est par la péninsule arabique pour les populations de l'Est de l'Europe, ou légèrement plus à l'Ouest pour les populations du Sud-Ouest de l'Europe, après une halte de deux à quatre semaines au Nord de l'Equateur (*Données personnelles non publiées*, Rodríguez-Ruiz et al. 2014; Finch et al. 2015).

1.3 Régime alimentaire

Le Rollier d'Europe est un macro-insectivore opportuniste. Les gros insectes tels que les orthoptères, coléoptères et hémiptères (cigales) représentent jusqu'à 95% de ses proies. Il se nourrit également d'autres invertébrés (scolopendres, arachnides) et ponctuellement de petits vertébrés (rongeurs, lézards, batraciens) (*Données personnelles non publiées*, Christof 1991; Kiss 2014; Guillaumot 2018; Catry et al. 2018).

1.4 Statut de conservation et Menaces

Le Rollier d'Europe est classé « LC » (*Least concerned* – Non concerné) sur la liste rouge de l'UICN depuis 2015 (IUCN 2016). Cependant, ses populations sont en diminution constante depuis plusieurs décennies à l'échelle mondiale et il était précédemment classé « NT » (*Near threatened* – Quasi menacé) (MME & Birdlife-International 2008). Il a disparu de nombreux pays où il était autrefois abondant au cours des deux dernières décennies (Allemagne, Danemark, Suède, Estonie, Slovaquie, République Tchèque, Slovénie) (Tokody et al. 2017). Les populations du Nord et de l'Est de l'Europe sont particulièrement réduites et menacées. Des données récentes montrent que les populations continuent à diminuer à un rythme rapide à l'échelle du continent européen, même si certaines populations augmentent localement, notamment en France (Kiss et al. in prep).

Les Rolliers d'Europe sont menacés par la destruction des sites de nidification (abattage des arbres à cavité, gestion forestière intensive, rénovation des bâtis) et d'alimentation (intensification agricole,

urbanisation) ainsi que par la diminution des ressources alimentaires (usage des pesticides) (Kiss et al. in prep; MME & Birdlife-International 2008). Ils sont également victimes d'une chasse intense en migration, en particulier dans la péninsule arabique (Tokody et al. 2017) mais aussi du trafic routier ou encore des lignes à haute tension (Kiss et al. in prep; MME & Birdlife-International 2008).

1.5 Protection

Le Rollier d'Europe est listé à l'annexe I de la Directive 79/409/CEE (Directive Oiseaux), à l'annexe II de la convention de Berne et à l'annexe II de la Convention de Bonn sur les espèces migratrices (CMS). C'est une espèce protégée en France.

2. Les Laridés coloniaux du Sud de la France

Mon second modèle d'étude, utilisé dans le Chapitre 5, est constitué par les sept espèces de petits Laridés coloniaux nichant sur le littoral méditerranéen français. Il s'agit de sept espèces nichant en colonie fréquemment plurispécifiques, possédant une forte survie adulte, un recrutement tardif et une fécondité globalement faible et très variable d'une année à l'autre (Sadoul, 1996). Certaines espèces sont très mobiles et changent de site de reproduction presque chaque année, alors que d'autres sont plus fidèles à leur site, particulièrement en cas de succès de reproduction l'année précédente.

2.1 Le Goéland railleur *Chroicocephalus genei*

Espèce protégée en France, inscrite en Annexe I de la Directive Oiseaux, ce goéland possède une silhouette élancée caractéristique ainsi qu'une poitrine et un ventre légèrement rosés (Figure 18a). Mâles et femelles ne présentent pas de dimorphisme apparent. C'est une espèce coloniale et grégaire, majoritairement migratrice pour les individus se reproduisant en France. Il se nourrit principalement de poissons et d'invertébrés aquatiques (Sadoul & Pin 2009a).

• Nidification : Le goéland railleur se reproduit préférentiellement sur des îlots, dans les lagunes ou les salines, souvent dans des colonies mixtes avec mouettes et sternes. Le nid est creusé à même le sol,

formant une légère dépression. Chaque couple pond en moyenne 3 œufs, et les jeunes sont ensuite élevés en « crèche » (Besnard 2001).

• Etat de conservation : A l'échelle française, il est classé vulnérable (MNHN et al. 2016) et sa population est considérée comme fluctuante (MNHN (coord.) 2014).

2.2 La Mouette mélanocéphale *Ichthyaetus melanocephalus*

Espèce protégée, inscrite en Annexe I de la Directive Oiseaux, la Mouette mélanocéphale possède un capuchon noir sur la tête comme la mouette rieuse (Figure 18b). A la différence de cette dernière, elle n'a pas de noir sur les primaires. Le bec et les pattes sont rouge foncé. Elle se nourrit essentiellement d'insectes, mais aussi de poissons et mollusques (Sadoul & Pin 2009b).

• Nidification : La Mouette mélanocéphale s'installe en larges colonies sur des îlots, de préférence recouverts au moins partiellement de végétation (sansouires, fourrés halophiles), mais aussi sur des roselières dégradées. Son nid est en général formé de végétaux. Chaque couple élève deux à trois petits (Sadoul & Pin 2009b).

• Etat de conservation : A l'échelle française, elle n'est pas menacée (MNHN et al. 2016) et sa population est considérée comme en augmentation (MNHN (coord.) 2014).

2.3 La Mouette rieuse *Chroicocephalus ridibundus*

La mouette rieuse est une espèce protégée, inscrite en Annexe II partie B de la Directive Oiseaux. L'adulte en plumage nuptial a une calotte brun foncé sur la tête et le dos et dessus des ailes gris clair (Figure 18c). Les deux sexes sont identiques. Le capuchon sombre disparaît après la reproduction. Le bec est rouge avec l'extrémité noire. Les pattes et les doigts sont rouges. La mouette rieuse est omnivore, mais se nourrit surtout d'insectes, de poissons et de lombrics. C'est une espèce « opportuniste » qui se nourrit et se rassemble en grands groupes pour la nuit (Sadoul & Pin 2009c).

• Nidification : La Mouette rieuse occupe de préférence des sites pourvus de végétation (salicorne, obione, etc.) dans les roselières et îlots des étangs et marais d'eau douce. Son nid est fait à base de

végétaux. Elle s'installe souvent avant les autres Laridés coloniaux et favorise la création de colonies mixtes en attirant les autres espèces qui tirent parti de sa stratégie de défense des nids efficace contre les prédateurs. Elle pond entre deux et trois œufs.

• Etat de conservation : A l'échelle française, sa population est en déclin (MNHN (coord.) 2014) et elle est classée quasi-menacée (MNHN et al. 2016).

Figure 18 : *Espèces de mouettes et de goélands coloniaux se reproduisant dans le Sud de la France. (a) Colonie de Goélands railleurs Chroicocephalus genei ©El Golli Mohamed; (b) Mouette mélanocéphale Ichthyaetus melanocephalus ©Michel wal ; (c) Mouette rieuse et son poussin Chroicocephalus ridibundus ©Alexiyas*

2.4 La Sterne naine *Sternula albifrons*

Espèce protégée, inscrite en Annexe I de la Directive Oiseaux, la Sterne naine est la plus petite des sternes présentes en France. Elle se reconnait par sa queue courte, son front blanc très net et le bec jaune à bout noir. Les pattes sont jaunes (Figure 19a). Migratrice exclusive, elle arrive sur ses sites de nidification début avril. La Sterne naine se nourrit de petits poissons, crustacés, insectes, et parfois de mollusques (Lascève & Pin 2009).

• Nidification : La Sterne naine niche en petites colonies souvent peu denses sur le haut des plages, les digues et les îlots dans les lagunes, de préférence dans des zones sans végétation. Le nid est une petite dépression dans le sol (Lascève & Pin 2009).

• Etat de conservation : A l'échelle française, l'espèce n'est pas menacée (MNHN et al. 2016) et sa population est considérée comme stable (MNHN (coord.) 2014).

2.5 La Sterne pierregarin *Sterna hirundo*

Espèce protégée, inscrite en Annexe I de la Directive Oiseaux, la Sterne pierregarin est la plus commune de nos sternes. Elle a le bec rouge terminé par une pointe noire. Ses pattes sont rouges (Figure 19b). Migratrice stricte, elle arrive sur ses sites de reproduction dès la mi-mars. Elle se nourrit essentiellement de petits poissons et marginalement de batraciens et d'insectes (Flitti & Durand 2009).

• Nidification : La Sterne pierregarin exploite divers types d'îlots isolés pour sa reproduction, que ce soit au sein des marais, étangs et lagunes littorales ou à l'intérieur des terres. Elle niche généralement en colonies mais parfois de manière isolée. Le nid est une simple dépression creusée dans le sol (Flitti & Durand 2009).

• Etat de conservation : A l'échelle française, l'espèce n'est pas menacée (MNHN et al. 2016) et sa population est considérée comme en augmentation (MNHN (coord.) 2014). Toutefois, la population a subi une baisse importante sur le littoral méditerranéen français au début des années 2000 (Flitti & Durand 2009).

Figure 19 : *(a) Couple de Sternes naines Sternula albifrons ©Augustin Povedano ; (b) Sterne pierregarin Sterna hirundo ©Charles J Sharp*

2.6 La Sterne hansel *Gelochelidon nilotica*

Espèce protégée, inscrite en Annexe I de la Directive Oiseaux, la Sterne hansel est plutôt blanche en dessous et gris clair dessus. Les pattes et les doigts sont noirs, ainsi que le bec long et épais. En

plumage nuptial, la calotte et la nuque sont noires (Figure 20a). La queue est nettement échancrée. La Sterne hansel est migratrice exclusive et a un régime alimentaire varié, composé d'insectes, de petits mammifères, batraciens, crustacés et parfois d'œufs, de poussins et de poisson. Contrairement aux autres sternes, la Sterne hansel cherche sa nourriture dans les terres (Sadoul & Pin 2009d).

• Nidification : La Sterne hansel recherche des îlots plus ou moins végétalisés, principalement dans les lagunes, salins et parfois les marais d'eau douce. Elle niche généralement en colonie mixte avec les autres laro-limicoles coloniaux. Elle pond généralement trois œufs dans une faible dépression tapissée de coquillages (Sadoul & Pin 2009d).

• Etat de conservation : A l'échelle française, elle est classée vulnérable (MNHN et al. 2016) et sa population est considérée comme en augmentation (MNHN (coord.) 2014). L'espèce est considérée comme rare.

2.7 La Sterne caugek Thalasseus sandvicensis

Espèce protégée, inscrite en Annexe I de la Directive Oiseaux, la Sterne caugek a un manteau gris cendré. Son bec est long et noir, avec le bout jaune. Elle possède une huppe érectile sur sa calotte noire (Figure 20b). La queue blanche, très échancrée, est prolongée par deux longs filets. La sterne caugek est migratrice et se nourrit quasi-exclusivement de poissons (Sadoul & Pin 2009e).

• Nidification : La Sterne caugek niche en colonies très denses à proximité du littoral, en compagnie d'autres espèces coloniales, de préférence sur des îlots nus. Elle pond en général deux œufs au sein d'une cuvette creusée dans le sol (Sadoul & Pin 2009e).

• Etat de conservation : A l'échelle française, elle est classée quasi-menacée (MNHN et al. 2016) et sa population est considérée comme en augmentation (MNHN (coord.) 2014).

Figure 20 : *(a) Sternes hansel Gelochelidon nilotica©Eric Kershner ; (b) Sterne caugek Thalasseus sandvicensis et son jeune ©Mickaël Dia*

2.8 Menaces pesant sur les laridés coloniaux du Sud de la France

Les laridés coloniaux se reproduisent généralement sur des îlots peu ou pas végétalisés, protégés des aléas climatiques et des prédateurs terrestres. Sur le littoral méditerranéen français, les aménagements hydrauliques et la fixation du trait de côte ont stoppé les processus naturels de formation des îlots tandis que ceux existants, soumis aux pressions naturelles des milieux (érosion, sédimentation, végétalisation), ont largement disparu (Perennou et al. 1996; Sadoul 1996). De plus, la forte dynamique du Goéland leucophée *Larus michahellis* le fait entrer en concurrence pour les sites de nidification avec les autres laridés coloniaux, dont il prédate les nids. Ces pressions conduisent les laridés coloniaux à choisir de se reproduire sur des sites peu propices, soit accessibles aux prédateurs terrestres ou soumis au risque d'inondation, et conduit à des succès reproducteurs extrêmement faibles pour la majorité des espèces, ne permettant pas le renouvellement des populations (Sadoul 1996; Cramm 2011).

Chapitre 2

Geographical variation in pace-of-life in a long-distance migratory-bird: implications for population management

---

Rollier d'Europe en vol ©Peter Harris

Schwartz T.[1,2,3]*, Besnard A.[3], Avilés J. M.[4], Catry T.[5], Górski A.[6], Kiss O.[7], Parejo D.[4], Račinskis E.[8], Šniaukšta L.[9], Šniaukštienė M.[9], Szekeres O.[10], Catry I.[11,12,13] (*under review*) Geographical variation in pace-of-life in a long-distance migratory-bird: implications for population management. *Oecologia*

[1]A Rocha France, Domaine des Courmettes, 06140 Tourrettes-sur-Loup, France
[2]Institut de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France
[3]PSL Research University, CEFE UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, EPHE, 1919, route de Mende, 34293 Montpellier, France
[4]Department of Functional and Evolutionary Ecology (EEZA-CSIC), Carretera de Sacramento S/N, E-04120 La Cañada de San Urbano, 04410 Almería, Spain
[5]Centro de Estudos do Ambiente e do Mar (CESAM), Departamento de Biologia Animal, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Lisbon, Portugal
[6]Department of Ecology and Environmental Protection, University of Warmia and Mazury in Olsztyn, Plac Łódzki 3, 10-727 Olsztyn, Poland
[7]University of Szeged, Faculty of Agriculture, Institute of Animal Sciences and Wildlife Management, Hódmezővásárhely, Andrássy 15., Hungary, ORCID ID: 0000-0001-9500-7130
[8]Latvian Ornithological Society, Skolas iela 3, Rīga, LV-1010, Latvia
[9]Lithuanian Ornithological Society, Naugarduko g. 47-3, LT-03208 Vilnius, Lithuania
[10]Riparia Association of Environmentalists, Matije Korvina 9, 24000 Subotica, Serbia
[11]CIBIO/InBIO, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, Laboratório Associado, Universidade do Porto, Campus Agrário de Vairão, 4485-661 Vairão, Portugal
[12]CIBIO/InBIO, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, Laboratório Associado, Instituto Superior de Agronomia, Universidade de Lisboa, Tapada da Ajuda, 1349-017 Lisboa, Portugal
[13]School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich, NR4 7TJ, UK, ORCID ID: 0000-0002-5593-5001

*Correspondence author: 51 rue des Palombes, 34670 St-Bres, France, timothee.schwartz@arocha.org

Author's contributions: TS, IC and AB conceived the ideas; all authors contributed substantially to the fieldwork methodology and data collection; TS analysed the data; TS, IC and AB led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Résumé : La théorie des stratégies d'histoire de vie prédit que les animaux doivent développer des compromis adaptatifs entre survie et reproduction pour maximiser leur valeur sélective. Il en résulte un continuum de stratégies d'histoire de vie parmi les espèces, allant de rythmes de vie lents à rythmes de vie rapides. Il a été démontré que le rythme de vie optimal varie en fonction des gradients environnementaux, avec l'existence d'un continuum de stratégies "lent-rapide" depuis les tropiques jusqu'aux pôles. Au niveau intraspécifique, la variabilité du rythme de vie entre populations a cependant été peu étudiée. Dans cette étude, nous avons cherché à savoir si le rythme de vie des populations au sein d'une même espèce suit ou non le continuum lent-rapide attend, associé à la latitude. Nous avons analysé la variabilité des stratégies d'histoire de vie entre les populations de Rollier d'Europe *Coracias garrulus*, une espèce d'oiseau migratrice, en comparant les paramètres de reproduction et la survie des adultes entre les populations sur un gradient latitudinal. Les résultats ont montré une corrélation négative entre la survie et la taille de ponte entre les populations de rollier, avec un rythme de vie plus lent dans les populations du nord et un rythme de vie plus rapide dans les populations du sud : un gradient inverse à celui attendu à partir des études interspécifiques. Ces résultats suggèrent que les populations du nord bénéficieraient de mesures améliorant la probabilité de survie des adultes, telles que la réduction des prélèvements, tandis que les populations du sud répondraient mieux aux actions favorisant le succès reproducteur, telles que l'approvisionnement en sites de nidification. Cette étude souligne que les traits d'histoire de vie peuvent varier considérablement entre les populations d'une même espèce ayant une large aire de répartition, et montre comment la connaissance de cette variabilité peut être essentielle pour anticiper les réponses des différentes populations aux menaces existantes ou futures ainsi qu'aux stratégies de conservation.

Mots clés: continuum lent-rapide ; stratégie d'histoire de vie ; *Coracias garrulus*; stratégie de conservation ; variation intraspécifique

Abstract: Life-history theory predicts that animals should develop adaptive trade-offs between survival and reproduction to maximize their fitness. This results in a continuum of life-history strategies among species, ranging from slow to fast paces-of-life. The optimal pace-of-life has been shown to vary within environmental gradients, with a commonly observed pattern of a slow to fast continuum from the tropics to the poles. Within species, pace-of-life variability has however received much less attention. In this study, we investigated whether or not the pace-of-life of populations within a species follows the expected slow–fast continuum associated with latitude. We analysed the variability of life-history strategies among populations of the European roller *Coracias garrulus*, a long-distance migratory species, comparing breeding parameters and adult survival between populations across a latitudinal gradient. The findings showed a negative correlation between survival and clutch size in roller populations, with a slower pace-of-life in the northern populations and a faster pace of life in the southern populations: a reverse gradient to what might be expected from inter-specific studies. These results suggest that northern populations would benefit from measures enhancing adult survival probability, such as reduction in harvesting rates, while southern populations would respond better to actions favouring reproductive success, such as nesting site provisioning. This study highlights that life-history traits can vary substantially between populations of a single species with a large latitudinal breeding range, and pinpoint how knowledge about this variability may be key in anticipating different populations' responses to threats as well as to conservation strategies.

Keywords: slow–fast continuum; life-history strategy; *Coracias garrulus*; conservation strategy; intraspecific variation

1. Introduction

To spread its genes most effectively, an individual must balance how much energy to invest in reproduction now or in the future. When resources are limited, investing in one life-enhancing life-history trait (e.g. fecundity) can come at the cost of another fitness-related trait (e.g. individual survival probability). In this context, trade-offs between life-history traits arise (Stearns 1992). Why and when these trade-offs emerge and how they evolve – as well as their consequences on population dynamics – are of major interest in evolutionary and conservation biology (Stearns 1992; Roff 2002; Dammhahn et al. 2018). In variable environmental conditions, life-history theory predicts that individuals will evolve different strategies that optimize the energy allocation trade-off between survival and reproduction, resulting in a slow–fast pace-of-life continuum (Stearns 1992; Dammhahn et al. 2018). Species' life-history strategies typically range from a slow pace-of-life characterized by low fecundity, slow development and high investment in survival, to a fast pace-of-life with high fecundity, fast development and low survival. This continuum is widespread in different taxonomic groups of animals, such as mammals (Promislow & Harvey 1990), birds (Sæther & Bakke 2000) and reptiles (Clobert et al. 1998), as well as in plants (Salguero-Gómez et al. 2016). The position of a species along the slow–fast continuum is constrained by its local environment. When environmental pressures lead to unpredictable survival rates across individuals – for instance, when predation risk of breeding adults is high – natural selection should favour a fast pace-of-life. In contrast, when environmental stochasticity affects reproductive success – for instance, when juvenile mortality is unpredictable and the risk is high – a slow pace-of-life would more likely be favoured (Schaffer 1974; Dammhahn et al. 2018; Montiglio et al. 2018). The optimal pace-of-life has thus been shown to vary in response to environmental gradients such as latitude (Ghalambor & Martin 2001; Wikelski et al. 2003), altitude (Badyaev & Ghalambor 2001; Boyle et al. 2016) or urbanization (Sepp et al. 2018). Variation in pace-of-life along latitudinal gradients has been widely documented in bird species and typically ranges from a slow pace-of-life in tropical regions to a faster pace-of-life towards the poles (Ghalambor & Martin 2001; Wiersma et al. 2007). Across this geographical gradient, diverse biotic and abiotic factors, such as day length during the breeding season, seasonality, competition and

predation risk, drive particular life-history traits (Lack 1947; Jetz et al. 2008; McKinnon et al. 2010; Griebeler et al. 2010). For example, at lower latitudes, increased nest predation risks favour slow strategies (Ghalambor & Martin 2001), while at higher latitudes, longer migration distances, higher seasonality and higher parental investment foster a faster pace of life (e.g. Ricklefs 1997).

While the slow–fast pace-of-life continuum has been put forward to explain the diversity of life-history patterns between species, intraspecific pace-of-life variability has received much less attention, despite its prime interest for the study of natural selection (Montiglio et al. 2018), adaptation (Sepp et al. 2018) and speciation (Martin & MCKay 2004). Yet, environmental variability has been shown to drive pace-of-life variation between populations of a single species, such as the tree swallow *Tachycineta bicolor* and the yellow-bellied toad *Bombina variegata* (Ardia 2005a; Cayuela et al. 2016). Altitudinal cline, for instance, can drive variation in life-history strategies between paired populations, according to a meta-analysis performed on over 100 bird species (Boyle et al. 2016). A few studies have also found intraspecific latitudinal gradients in pace-of-life: in the yellow warbler *Setophaga petechia*, trait values related to survival were positively correlated to latitude, while trait values associated to fecundity tended to decrease from the tropics to the Arctic, a similar pattern to that found at the interspecific level (Martin et al. 2019). Conversely, other studies have found pace-of-life getting slower with increasing latitude in two fish species, the American shad *Alosa sapidissima* and the Eurasian perch *Perca fluviatilis*: the authors attributed this effect to temperature and climatic gradients (Leggett & Carscadden 1978; Heibo et al. 2005).

The position of a species on the slow–fast pace-of-life continuum has substantial consequences on its population dynamics. Elasticity of traits related to survival, i.e. their degree of impact on population growth rate, will be greater in slow species, while in fast species the population growth rate will be more sensitive to variation in traits associated with reproduction and fecundity. This difference has been widely used to design and evaluate appropriate conservation and management strategies at the species level (Caswell 2000; van de Kerk et al. 2013; Manlik et al. 2018). For instance, increased mortality through the intensive harvesting of mustelids in England was shown to have no impact on the population viability of 'fast-living' species such as the stoat *Mustela erminea*, while it led to the

depletion of 'slow' species such as the pine marten *Martes martes* (King & Moors 1979). Despite the critical need to inform conservation and management recommendations with detailed pace-of-life studies of populations (Manlik et al. 2018), these analyses have mainly focused on differences between species (Oli 2004; Stahl & Oli 2006; van de Kerk et al. 2013) and remain underexplored at the intraspecific level (although see a study on the American black bear *Ursus americanus*, Beston 2011).

To investigate geographical variation in life-history strategies in one species at a multi-population level, our model was the European roller *Coracias garrulus* (hereafter roller), a long-distance migratory bird with a broad latitudinal and longitudinal breeding range from Western Europe to central Asia. Its wide distribution, encompassing a large variety of breeding and foraging environments (e.g. from Mediterranean riparian forests to continental steppes), together with year-to-year fidelity to breeding areas (Cramp 1985a; Rodríguez-Ruiz et al. 2020), increase the likelihood of variation in life-history traits within its distributional range, making this species an ideal case study. Furthermore, roller population trends are very different across the species range, with many populations in eastern and northern Europe in fast decline or critically endangered, while populations in central and southwestern Europe are stable or increasing (Tokody et al. 2017). Understanding the relationship between the pace-of-life of roller populations and their population dynamics would help to identify appropriate conservation measures.

To this end, we investigated potential trade-offs between life-history traits in different European roller populations ranging from southwestern to north-eastern Europe. Based on observed patterns over latitudinal gradients in altricial birds (Martin et al. 2019), we hypothesized that roller population life histories would vary from a slow pace-of-life in southern Mediterranean regions to a fast pace-of-life in northern continental climates. Specifically, we expected northern populations to have larger clutches, higher productivity and lower adult survival in comparison to southern populations. We further discuss the implications of the pace-of-life of each population for their conservation.

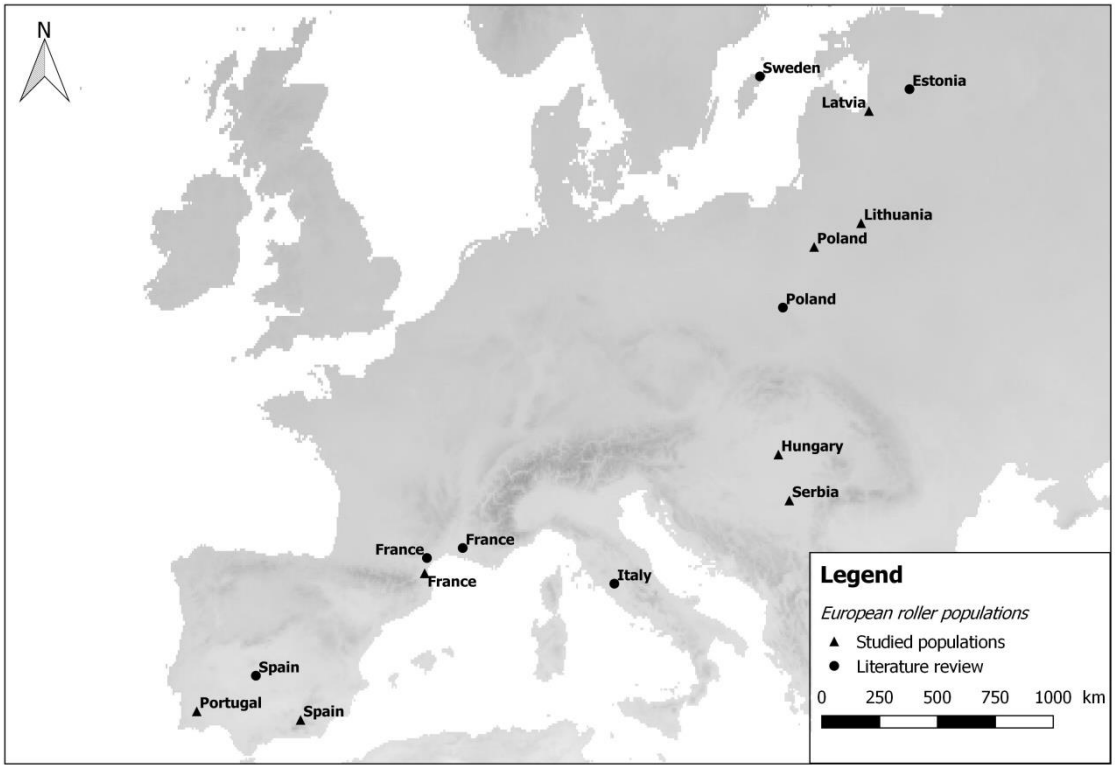


Figure 1: Location of populations of European rollers monitored in this study (triangles) and populations for which data was obtained from the literature review (circles).

2. Material and methods

2.1. Roller populations and study area

The study was based on eight populations of rollers, ranging from southwestern Europe (Spain) through central Europe (Hungary) to northern Europe (Latvia) (Fig. 1). The studied populations differ markedly in size, trends and breeding habitats, but most breed mainly in artificial nest boxes (Table 1). In every country but Hungary, long-term monitoring and ringing programmes focused on a single population; in Hungary, four different populations were monitored (Table 1). Two main flyways have been identified for rollers that breed in Europe, with western populations crossing the Sahara or flying along the west coast of Africa to return to their wintering grounds in Namibia, Angola and Botswana (Emmenegger et al. 2013; Catry et al. 2014; Rodríguez-Ruiz et al. 2014). In contrast, northern and eastern populations use a more easterly loop flyway, crossing the Sahara in the autumn and the Arabian Peninsula in spring (Finch et al. 2015; Tokody et al. 2017; Finch et al. 2017), where they are heavily harvested by hunters and poachers (Tokody et al. 2017).

2.2. Breeding parameters and ringing programmes

Fieldwork was carried out between 1994 (Poland) and 2017 (France, Lithuania and Portugal), with, on average, eight successive monitoring years for each population (min: 5 years for Poland; max: 13 years for Latvia) (Table 2). For each population, we gathered all the available ringing and recapture information. Juvenile birds were ringed at the nest; this was also the case for most adult birds, which were caught during the egg incubation period. Recaptures consisted either of recapturing adults in the nest, finding dead individuals in the breeding grounds, or visual resighting in the breeding grounds of birds with coloured rings. The ringing and recapture effort was constant across years in most populations, except in France, where the yearly effort was variable, yet known (the number of days of fieldwork per year ranged from 2 to 11) (Table 1).

Table 1: Characteristics of eight European roller populations monitored for reproduction and chick ringing between 1994 and 2017. Longitude and latitude coordinates are given in decimal degrees (WGS84). For Hungary, the four different populations are described as well as a summary of the four populations pooled together.

Country	Location	Longitude	Latitude	Main habitat	Main nest type	Size of breeding population (nb of pairs)	Local population trend	Monitoring years	Monitoring intensity
France	St Hippolyte	2.93	42.79	Vineyard and fallow land	Nest boxes	15 to 30	Increase	2008-2017	Low to high
Hungary	Bükki and Hortobágy National Parks	20.48	47.64	Grassland and cropland	Nest boxes	620 to 630	Increase	2008-2016	Medium
	Csongrad county	19.82	46.49	Grassland and cropland	Nest boxes	235 to 245	Increase	2008-2016	High
	Csanádi- and Vásárhely-puszták	20.53	46.38	Grassland and cropland	Nest boxes	100 to 120	Increase	2008-2016	High
	Kiskunság	19.28	46.91	Grassland and cropland	Nest boxes	220 to 240	Increase	2008-2016	Medium
	All sites	*20.03*	*46.86*	*Grassland and cropland*	*Nest boxes*	*1190 to 1265*	*Increase*	*2008-2016*	*High*
Latvia	Garkalne	24.41	57.04	Heath and forest	Nest boxes	12 to 25	Decrease	2004-2016	High
Lithuania	Druskininkai	24.03	53.97	Heath and forest	Nest boxes	4 to 7	Decrease	2011-2017	Medium
Poland	Kurpie Plain	21.76	53.29	Grassland and forest	Natural cavities in trees	28 to 32	Decrease	1994-1998	High
Portugal	Castro Verde SPA	-8.09	37.70	Grassland	Nest boxes and building cavities	36 to 64	Increase	2012-2017	High
Serbia	Vojvodina province	20.56	45.32	Grassland	Nest boxes	160 to 170	Increase	2007-2012	Low to high
Spain	Guadix	-3.07	37.37	Cropland	Nest boxes	18 to 30	Decrease	2007-2014	High

Table 2: Number of adult and juvenile European rollers ringed and recaptured in 11 populations from 1994 to 2017. For Hungary, numbers for the populations in four different locations are considered individually as well as grouped ('All sites'). JUV: number of ringed juvenile birds. AD: number of adults ringed or recaptured.

Country (locations)		Age class	Monitoring years																							
			1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
France		JUV															29	79	80	76	95	33	21	39	22	47
		AD															1	4	3	17	32	34	15	14	4	10
Hungary	(Bükki and Hortobágy National Parks)	JUV															430	466	279	474	337	183	591	784	1064	
		AD															6	7	5	2	2	4	5	16	74	
	(Csongrad county)	JUV															81	267	186	336	336	341	465	376	623	
		AD															5	0	22	30	57	48	97	101	122	
	(Csanádi- and Vásárhely-puszták)	JUV															8	29	23	8	134	68	103	101	143	
		AD															0	1	0	0	21	26	41	55	69	
	(Kiskunság)	JUV															15	23	43	179	232	413	499	604	766	
		AD															1	2	1	6	11	11	28	66	69	
	All sites	JUV															534	785	531	997	1039	1005	1658	1865	2596	
		AD															12	10	28	38	91	89	171	238	334	
Latvia		JUV											26	32	51	27	61	60	62	78	58	64	14	46	35	
		AD											0	1	8	12	19	17	26	30	36	34	24	35	22	
Lithuania		JUV																		9	8	20	10	13	20	20
		AD																		0	0	2	3	5	6	5
Poland		JUV	53	23	11	10	22																			
		AD	18	12	18	11	6																			
Portugal		JUV																			145	112	162	156	139	208
		AD																			19	29	76	79	95	110
Serbia		JUV														31	83	191	161	252	339					
		AD														0	9	20	16	43	52					
Spain		JUV														77	72	63	25	72	28	52	31			
		AD														34	42	38	45	35	28	42	40			

We estimated reproductive traits from data recorded during regular monitoring (at least three visits per nest separated by one-week intervals after the first laid egg) of breeding populations followed on average for seven successive years (min: 3 years for France and Latvia; max: 13 years for Portugal) (Table 3). Clutch size was defined as the maximum number of eggs laid in each nest with a complete clutch. The number of fledglings was estimated at the age of ringing (approximately three weeks), as this was the most consistent measure across studies. At three weeks, roller chicks are less than a week from the average age of fledging (Cramp 1985a).

Table 3: Description of location, monitoring years and breeding parameters of the eight studied populations of the European roller and seven additional populations for which data was collected from a literature review and unpublished data. LON= Longitude, LAT=Latitude (Decimal degrees, WGS84). Values in brackets are standard deviations of the mean value of the corresponding parameter.

Country	LON	LAT	Monitoring years	Number of fledglings per successful nest	Clutch size	Probability of success	Location	Source
Estonia	26.37	57.61	2000-2011	2.00 (1.15)	3.38 (1.04)	NA		Lüütsepp et al. (2011)
France	2.93	42.79	2013-2015	3.44 (1.56)	4.39 (1.08)	0.75	Roussillon	This study
France	3.04	43.33	2018-2019	4.12 (1.00)	5.37 (1.25)	NA	Canal du Midi	A Rocha France (unpublished data)
France	4.77	43.68	2011-2018	4.14 (1.24)	5.01 (1.06)	NA	Vallée des Baux	A Rocha France (unpublished data)
Hungary	20.03	46.86	2009-2016	3.77 (1.56)	4.04 (1.05)	0.90		This study
Italy	12.10	42.42	2010-2016	3.74 (0.76)	5.03 (0.48)	NA	Lazio, Viterbo	Monti et al. (2019)
Latvia	24.41	57.04	2013-2015	3.10 (0.90)	4.20 (0.64)	0.71		This study
Lithuania	24.03	53.97	2011-2017	2.87 (1.00)	3.13 (0.77)	0.97		This study
Poland	20.25	51.50	1962-1984	2.17 (0.91)	3.59 (0.78)	NA		Sosnowski and Chmielewski (1996)
Poland	21.76	53.29	1994-1998	2.72 (0.88)	3.64 (0.84)	0.66		This study
Portugal	-8.09	37.70	2003-2015	4.05 (1.33)	5.07 (1.00)	0.84	Castro Verde	This study
Serbia	20.56	45.32	2007-2016	3.62 (1.02)	4.06 (0.94)	0.91		This study
Spain	-3.07	37.37	2007-2014	3.67 (1.40)	4.86 (1.09)	0.75	Granada province	This study
Spain	5.23	39.05	1989-1990	3.70 (NA)	4.50 (NA)	NA	La Serena, Badajoz province	Avilés, Sanchez, and Parejo (2000)
Sweden	19.14	57.94	<1946	NA	3.68 (1.15)	NA		Durando, (1946)

Additionally, we gathered published as well as unpublished data on breeding parameters (clutch size and number of fledglings) from other roller breeding populations in Europe (Fig. 1) (Table 3). To do this we used the keywords '*Coracias garrulus*' and 'European roller' in Google Scholar, checked references of published studies to identify potential grey literature, included unpublished data about other populations monitored by the co-authors and contacted national experts on the species in Europe.

2.3. Data analysis

2.3.1. Estimation of adult survival probability

We grouped age of the rollers into two age categories (juvenile or adult). We did not include sex in our dataset since this information was only available for a few countries, and we assumed survival is similar between sexes (Rodríguez-Ruiz et al. 2020). In the four Hungarian populations, some individuals ringed as chicks in one population were found breeding in another population in following years. As we were interested in assessing adult survival, we chose to consider these cases as new individuals in their breeding population, discarding their recapture history in their birth population from the datasets.

We estimated apparent survival (Φ) and recapture (P) probabilities using Cormack–Jolly–Seber (CJS) models in Program MARK version 8.0 (White & Burnham 1999). The capture–recapture histories of all adults and chicks were analysed jointly in an age-dependent structured model for each single population. We tested the effect of age and year on survival and recapture probability by fitting models with two age-classes and a year effect in interaction. We also tested the effect of prospection effort on recapture probability for the French population, for which we knew effort varied substantially between years. Prospection effort was defined as the number of days spent in the field on the study site each year to ring and resight adult rollers. We fitted the scaled number of days as a fixed effect on recapture probability in interaction with age. For the four Hungarian populations, we also tested whether survival and recapture probability differed between populations.

The global model was Φ (age (2 classes) * time) P (age (2 classes) * time). For France only, we also tested the model Φ (age (2 classes) * time) P (age (2 classes) * effort). We fitted the models using all

possible combinations of age-dependent and constant parameters, and compared them with the global model using the Akaike information criterion corrected for small sample sizes (AICc). This resulted in 9 possible models per country (36 for Hungary because of the test of pooling or splitting the four populations, and 12 for France because of the field effort test). The model with the lowest AICc values was selected as the best model, but models with ΔAICc < 2 were assumed to be equally parsimonious (Burnham & Anderson 2004). We used weighted model averaging on the best models selected by AICc to infer adult survival (AICc weight >0.10). Although the models with two age classes for survival enabled us to estimate juvenile survival, we discarded this parameter from the subsequent life-history traits analysis as most juvenile rollers disperse outside their birth locality, making juvenile survival estimates strongly biased (based on local survival).

We assessed the goodness-of-fit of the Cormack–Jolly–Seber model using U-Care v2.2 (Choquet et al. 2005). We expected transience due to the age effect both on survival and recapture probabilities. As we systematically included an age structure in the models, we did not correct for overdispersion.

2.3.2. Correlations between life-history traits

We explored the correlations between population breeding parameters and logit-transformed adult survival (in order to normalize its distribution) to study the variation in pace-of-life between populations. We used the deltamethod (Seber 1982) to estimate variance in the logit-transformed adult survival probability. In order to take into account uncertainty in the estimates of each parameter for each studied population, we randomly sampled 10,000 values in their distribution, considering a normal distribution with corresponding standard error for population clutch size, number of fledglings and the logit-transformed adult survival probability. We then calculated the 10,000 Pearson correlation coefficients between each of the 10,000 samples for the different life-history traits. We reported the median and the 95% credible interval (CRI; represented by the 0.025 and 0.975 quantiles) of the distribution of the correlation coefficients, and the probability of a negative correlation (i.e. the proportion of correlation coefficients that are negative).

2.4. Variation in life-history traits across latitude

We explored the spatial variation in life-history traits of roller populations by modelling their correlation with latitude. We used linear models with either average clutch size or logit-transformed adult survival probability as response variables, and latitude as an explanatory variable. We fitted weighted models (1/variance of the estimates) in order to account for uncertainty in the estimates of life-history traits. We performed the analysis either on the eight studied populations alone (for the logit-transformed adult survival), or these eight populations pooled with data from the literature review (for clutch size). We used Moran's I test (Moran 1950) to check for spatial autocorrelation of the residuals of the linear models and none was detected (Table 4).

As monitoring years ranged from 1946 to 2019 (including populations in this study and the data gathered in the literature) (Table 3), we controlled for potential bias arising from a temporal pattern of traits across populations by testing the correlation of the estimates of the traits for each population with the year of first monitoring of the population (Table 5). We found no correlation for survival or for clutch size. As such we concluded that the year of monitoring had a negligible effect in our analysis.

All statistical analyses were performed with R version 3.4.3 (R Core Team 2017) using packages MASS (Venables et al. 2002), msm (Jackson 2011) and spdep (Bivand & Wong 2018).

Table 4: Results of Moran's I Test on the residuals of the linear regression of two life-history traits with latitude, for 8 (adult survival) and 14 (clutch size) breeding populations of European rollers, using 4 sets of lower-upper bounds for Euclidean distance (100, 200, 400 and 500 km) and two levels for each. Observed Moran's I: the value of the observed Moran's I; Expected: expectation of the value; Variance: variance of the observed Moran's I; *p-value*: the p-value of the test. NA: not enough points between lower and upper bounds to estimate the corresponding value.

Trait	Lower and upper bounds (km)	Observed Moran's I	Expected	Variance	*p-value*
Clutch size	0-100	-0.177	-1.000	NA	NA
	100-200	0.282	-0.125	0.170	0.162
	0-200	0.102	-0.125	0.134	0.268
	200-400	0.016	-0.250	0.141	0.239
	0-400	0.089	-0.100	0.077	0.249
	400-800	-0.051	-0.077	0.037	0.446
	0-500	0.040	-0.083	0.054	0.297
	500-1000	0.036	-0.083	0.034	0.258
Adult survival (logit scale)	0-100	NA	NA	NA	NA
	100-200	NA	NA	NA	NA
	0-200	0.069	-0.333	0.356	0.250
	200-400	-0.416	-1.000	NA	NA
	0-400	-0.290	-0.250	0.225	0.533
	400-800	-0.285	-0.200	0.174	0.581
	0-500	-0.307	-0.167	0.146	0.643
	500-1000	-0.062	-0.200	0.128	0.349

Table 5: Test of Pearson correlation between mean estimates of two life-history traits and year of first monitoring, for 8 (adult survival) and 15 (clutch size) breeding populations of European rollers. Values in brackets are 95% confidence intervals. Df: degrees of freedom; t: value of the test statistic; *p-value*: the p-value of the test.

Trait	Pearson coefficient	df	t	*p-value*
Clutch size (n=15)	0.434[-0.010;0.774]	13	1.740	0.106
Adult survival probability (logit scale) (n=8)	-0.027[-0.718;0.691]	6	-0.066	0.950

3. Results

3.1. Estimation of life-history traits

Adult survival estimates for the different populations ranged from 0.54 [0.47; 0.61] in Spain to 0.83 [0.44; 0.97] in Lithuania (Table 6). The different CJS models for each population and the respective AICc are shown in Appendix A. Mean clutch sizes and mean number of fledglings per successful breeding attempt are shown in Table 3.

Table 6: Best CJS models fitted for eight different populations of European rollers with the corresponding estimate and standard deviation for adult survival. For Hungary, the data pools together the four different monitored populations. Phi: survival probability. P: recapture probability. age: different for juveniles and adults and constant over time; age*effort (France): different for juveniles and adults and varies with prospection effort; age*t: different for juveniles and adults and time dependent; age cst (Hungary): different for juveniles and adults, constant over time and equal in all the sites; age*site (Hungary): different for juveniles and adults, constant over time and different in each site; ".": constant.

Country	BEST MODELS	Adult survival	SD
Hungary (4 sites)	**Phi(age cst)p(age*site)**	0.76 [0.60-0.83]	0.04
France	**Phi(age)p(age*effort)**	0.75 [0.56-0.87]	0.08
Latvia	**Phi(age)p(age)**	0.69 [0.63-0.75]	0.03
Lithuania	**Phi(age)p(age)**	0.83 [0.44-0.97]	0.12
Poland	**Phi(age)p(age) / Phi(age)p(.)**	0.76 [0.21-0.97]	0.22
Portugal	**Phi(age)p(age)**	0.69 [0.62-0.75]	0.03
Serbia	**Phi(age)p(age*t) / Phi(age)p(age)**	0.71 [0.40-0.91]	0.11
Spain	**Phi(age)p(age)**	0.54 [0.47-0.61]	0.04

3.2. Correlations between life-history traits

Adult survival probability was negatively correlated to clutch size (median of the distribution of the Pearson correlation coefficient with 95% CRI: -0.55[-0.88; 0.23], Fig. 2). Based on the posterior distributions of the correlation parameters, we can be 0.92 certain that there was a negative association between these two traits. We also found a weaker negative correlation between adult survival probability and the number of fledglings (median of the distribution of the Pearson correlation coefficient with 95% CRI: -0.32[-0.77; 0.49], Fig. 2), with a probability of 0.77 for a negative correlation between these two traits (Table 7).

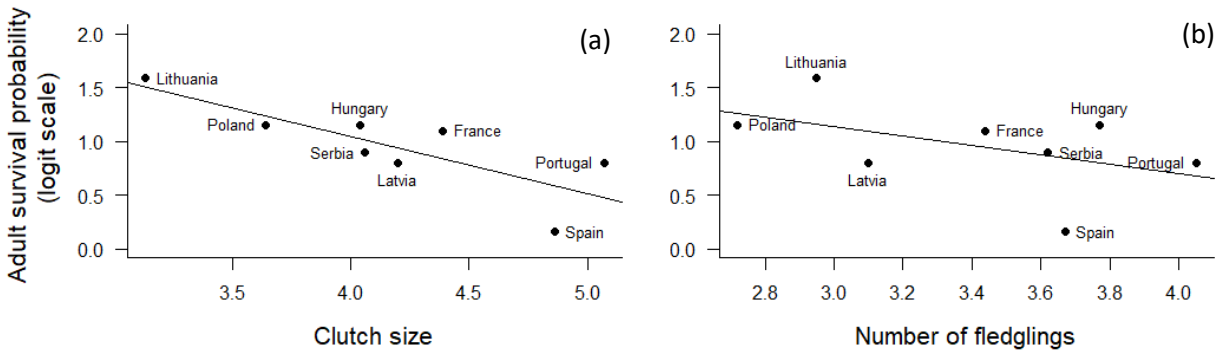


Figure 2: Correlation between logit-transformed average adult survival probability and (a) average clutch size and (b) average number of fledglings in eight populations of European rollers. The solid line represents the prediction from linear regression between the two parameters (Gaussian distribution).

Table 7: Correlation coefficients (+95% credible intervals; CRIs) and probabilities of a negative correlation between adult survival probability (logit-transformed) and two breeding parameters (mean clutch size per breeding attempt with full clutch, and mean number of fledglings per successful pair) of eight populations of European rollers.

	Clutch size		Number of fledglings	
	r (95% CRI)	*p*(*r*<0)	*r* (95% CRI)	*p*(*r*<0)
Logit-transformed adult survival probability	-0.55[-0.88;0.23]	0.92	-0.32[-0.77;0.49]	0.77

3.3. Variation in life-history traits across latitude

Clutch size decreased significantly with latitude at a rate of 1 egg per 13 degrees of latitude (R^2=0.60, β=-0.08±0.04, $F_{1,12}$=20.57, *p*<0.01) (Fig. 3). Clutches in the northernmost population (Sweden) were 25% smaller than in the southernmost population (Spain) (Fig. 3). Adult survival probability was not correlated with latitude (R^2=0.10, β=0.02±0.03, $F_{1,6}$=1.74, *p*=0.24), but it increased 29% between Spain (0.54 [0.47;0.61]) and Lithuania (0.83 [0.44;0.97]) (Fig. 3).

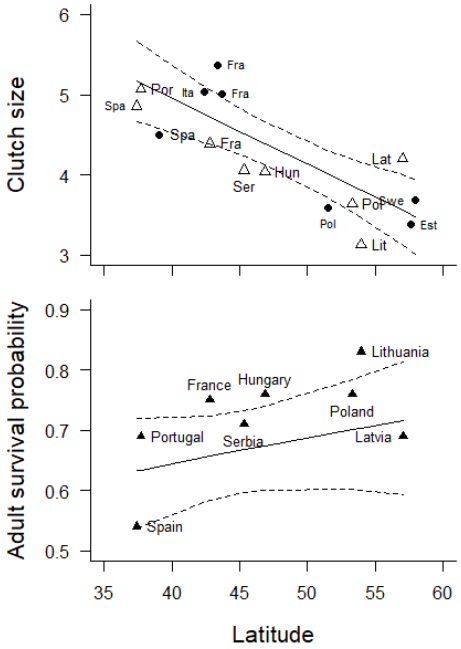


Figure 3: Weighted regressions between latitude and life-history traits of the European roller: clutch size and adult survival probability in 14 populations and adult survival probability only in 8 populations. Solid line is the prediction from linear regression weighted by (1/variance in the life-history variable estimates) (see 'Materials & methods'). Dashed lines represent the 95% confidence interval of the fitted line. Est= Estonia; Fr= France; Hun= Hungary; Ita= Italy; Lat= Latvia; Lit= Lithuania; Pol= Poland; Por= Portugal; Ser= Serbia; Swe= Sweden; Spa= Spain. Triangles refer to populations monitored in this study and circles represent populations in which data was obtained from the literature review.

4. Discussion

As hypothesized, we found a negative correlation between clutch size and adult survival probability among the studied roller populations, suggesting a slow–fast gradient ranging from high survival/low fecundity populations, to low survival/high fecundity populations. Roller life-history traits differed widely between geographically distinct populations, displaying a sharp latitudinal gradient in clutch size, with smaller clutches at higher latitudes. In contrast, adult survival probability showed an increasing trend with latitude, though the slope was not significant. However, the direction of the slow–fast gradient was inverse to our prediction, with results showing northern populations with a slower pace-of-life than southern populations.

4.1. Inverse slow–fast gradient of life-history strategy

The negative correlation between adult survival and clutch size within our studied populations is generally in line with the life-history theory, which predicts a trade-off between mortality and fecundity along a slow–fast pace-of-life continuum (Stearns 1992). Other studies of paired populations of single bird species have highlighted the effect of environmental characteristics such as altitude (Boyle et al. 2016) and urbanization (Sepp et al. 2018) as the selection pressure driving an individual's survival and reproductive traits and thus, the life-history strategies of populations. To our knowledge, our study is one of the few showing a gradient of life-history strategies between populations in a single altricial bird species at a continental scale. Salgado-Ortiz et al. (2008) found that the pace-of-life of populations of subspecies of the yellow warbler *Setophaga petechia* shifted from slow to fast from tropical to temperate regions, and hypothesized that day length, food availability, predation risk and cost of migration were potential explanatory factors. Unander et al. (2016) found a latitudinal gradient in the rock ptarmigan *Lagopus muta*, a precocial bird species, but the effects of altitude and latitude could not be disentangled.

Our analysis found that in the roller, the pace-of-life of breeding populations varies along a latitudinal gradient: northern populations have a survivor tactic, pursuing strategies that favour adult survival over fecundity (Nevoux et al. 2010), while southern populations have a faster pace-of-life, favouring higher investment in offspring over survival. This pattern results in a spatial gradient of traits and strategies that is generally the reverse of the latitudinal gradient typically observed in bird species (Ghalambor & Martin 2001) and in open nest or cavity facultative breeders (Salgado-Ortiz et al. 2008; Carrillo & Gonzalez-Davila 2009; Unander et al. 2016; Martin et al. 2019).

The findings show a strong negative correlation between latitude and population clutch size, confirming previous observations in three of the populations included in this study (Avilés et al. 1999). The lower investment in breeding in northern latitudes can be explained by three non-exclusive environmental drivers: high predation risk, weather variability and unpredictable food availability. For roller populations, high nest predation risk at higher latitudes arises from the abundance of the pine marten *Martes martes* (Herrero et al. 2016; Račinskis & Mardega 2017), which is able to climb trees

and enter natural and artificial cavities, as has been described in Latvia, for example (Finch et al. 2019). Higher latitudes are also strongly positively correlated to rainfall and to average lower temperatures in June in the studied populations (Appendix B). This climatic gradient is associated with more variable conditions within and between years at northern latitudes, with more frequent rainy and cold events in summer (Järvinen & Jarvinen 1986). Durango (1946) pointed out the potential deleterious effect of increased rainfall in summer on roller populations in Sweden, while concomitant drier summers in the Baltic states were correlated to a sharp population increase (Durango 1946; Lüütsepp et al. 2011). Furthermore, Finch et al. (2018) found a significantly lower biomass of large insects, the main prey of rollers (Cramp 1985a; Catry et al. 2018), in Latvia than in the south of France. The yearly abundance of large insects such as Orthoptera is positively correlated to temperature (see e.g. Capinera and Horton 1989; Fielding and Brusven 1990) and it is likely that lower average temperatures and increased inter-annual climatic variability at higher latitudes makes the resource of large insects available for rollers during the breeding period less predictable, with very poor years alternating with better ones. The deleterious consequences of food shortage on rollers have been observed in Belarus, where supplementary feeding improved chick survival (Tarantovich 2016). These three drivers (high predation risk, weather variability and unpredictable food availability) generate strong environmental stochasticity at high latitudes and likely reduce productivity at population level. Such constraints may have led to the selection of conservative bet-hedging strategies to spread the risk of breeding failure over time (den Boer 1968; Slatkin 1974) and in turn favoured the evolution of a slow pace-of-life (Boyce & Perrins 1987; Starrfelt & Kokko 2012).

As opposed to northernmost populations, southern populations experience high intra- and interspecific competition for breeding sites (Parejo et al. 2005; Václav et al. 2011; Catry & Catry 2019), a strong selection pressure that increases the mortality risk of adults in breeding grounds (Dhondt 2012), and high food availability (Finch et al. 2018), thus enabling high and more predictable productivity. The lower pressure on productivity and increased risk to adult survival must thus select for ‘faster’ strategies at lower latitudes (Schaffer 1974; Montiglio et al. 2018).

Given the contrasting environmental pressures described above, we would have expected a reverse latitudinal gradient of survival rates to the one the breeding parameters show. Although adult survival

probability increased sharply between the southern Spanish populations (0.54), and the northern Lithuanian populations (0.83), we did not find a significant latitudinal gradient for survival. This may be due to the small sample size of populations for which we estimated survival (n=8). The northernmost populations in our study use the eastern flyway, where they are subject to higher hunting pressure during spring migration compared to populations using the western flyway, such as the southernmost populations in our study (Tokody et al. 2017). Spring hunting is known to lower adult survival and has a strong impact on population dynamics as it targets individuals with the highest reproductive value (Gauthier et al. 2001; Bechet et al. 2003; Lebreton 2005). We suspect that this additional pressure reduces adult survival in populations using the eastern flyway, potentially masking the expected latitudinal gradient of adult survival probability.

Overall, the Latvian population followed the general pace-of-life pattern described above (Fig. 2). However, it slightly deviated from the other populations by showing relatively high fecundity (with clutches having one more egg on average than the closest population in Lithuania), and low adult survival (more than 10% lower compared to the other northern populations) (Table 3 and 6). The Latvia population is probably one of the best studied and most effectively protected populations in Europe (Račinskis & Mardega 2017). Every known nest is closely monitored and protected from predation, and since 2007, habitat management favouring rollers has been implemented near their breeding sites. This favourable and more predictable environment may have allowed the rollers to adapt their life-history strategy through phenotypic plasticity towards a faster pace-of-life, with higher fecundity and a corresponding cost for adult survival. This evidence may suggest that the high survival probability found in other northern populations could also be a plastic response to reduced productivity caused by environmental stochasticity.

4.2. Implications for the conservation of the European roller

The position of each roller population on the slow–fast pace-of-life continuum has implications for its respective population dynamics. Southern populations with a fast life-history strategy should be more sensitive to variations in fecundity than to variations in adult survival. In contrast, northern populations with a slower tactic should be more sensitive to changes in adult survival (Stahl & Oli

2006). We ran Leslie matrices for each population using the estimated demographic parameters in order to verify this hypothesis (Appendix C). As expected, we found increasing elasticity of adult survival towards the north, and a corresponding decrease of elasticity of parameters associated to fecundity (Appendix C: Table C2). Latvia was the only exception to this pattern, with elasticity being closer to the values of the southernmost populations, thus showing a 'faster' pace-of-life, in line with the findings described above for this population.

This contrast in life-history strategies between northern and southern populations confirms the need for context-dependent conservation priorities for the European roller (Finch et al. 2019). Adult survival probability had the highest associated elasticity values in all populations, indicating that efforts to enhance this parameter should, overall, be beneficial. In contrast, conservation measures to enhance productivity would have a stronger impact on southernmost populations such as in Spain, where the elasticity of adult survival and fecundity were more similar. Hence, southern populations with a faster pace-of-life would be favoured by conservation actions that increase reproduction opportunities and frequency. Nest box provisioning programmes, for instance, by providing additional nesting sites in places lacking natural cavities, would be an effective conservation measure, as suggested by experiments reported in Mediterranean countries (see e.g. Avilés and Sanchez 1997, Monti et al. 2019). However, these programmes need to take into account the ecological requirements of this species, in order to avoid creating ecological traps (Rodríguez-Ruiz et al. 2011; Schwartz et al. 2020). These populations rely more on foraging habitat quality than their northern counterparts in order to bring enough chicks to fledging. Any reduction in food availability, due, for instance, to habitat destruction or extreme climatic events, could thus strongly affect southern populations.

In contrast, the population dynamics of northern populations with a slower pace-of-life would reduce sharply in the case of additional adult mortality. We suggest that additional adult mortality during spring migration due to harvesting might in the past have been – and may continue to be – an important driver in the depletion of northern and eastern populations of European rollers. This highlights the urgent need for measures to reduce or stop harvesting of European rollers during spring migration in the Arabian Peninsula to improve the chances for these populations to recover. Food availability and other potential environmental factors such as habitat loss (MME & Birdlife-

International 2008) could also play an important role in roller population dynamics and should be integrated in species conservation planning. The case of the Latvian population suggests that rollers in northern populations could readily adapt their life-history strategy and increase productivity in the context of favourable breeding and foraging habitat management.

5. Conclusion

The findings of our study demonstrate that life-history traits can vary substantially between populations of a single species over a large spatial scale. In the European roller, we found an unexpected slow–fast life-history gradient from northern to southern Europe, the reverse of what is more typically observed in bird species. This is likely due to adaptation of populations to local environmental pressures. Despite this adaptive capacity, northern populations are severely endangered and some have recently become extinct (IUCN 2016). Under ongoing – and increasing – environmental pressures such as harvesting, habitat loss and climate change, individual's phenotypic plasticity may be ineffective in halting population decline. This makes context- and population-specific management measures crucial for species conservation.

Our study shows how the study of intraspecific gradients of life-history tactics can help anticipating a population's responses to threats as well as to conservation strategies.

6. Acknowledgements

We would like to thank Dr Laura Benestan for her useful comments on the manuscript. We are also grateful to the Groupe Ornithologique du Roussillon, Patrick Mayet, Juan Rodríguez and Mónica Expósito, all the national park rangers involved in the field, BirdLife Hungary volunteers and ringers, and the numerous A Rocha France interns, students and volunteers who participated in the fieldwork. We also thank the National Parks of Bükk, Kiskunság, Hortobágy, Körös-Maros and Duna-Ipoly for permitting access for monitoring. Fieldwork in Hungary was supported by LIFE13/NAT/HU/000081 and HU-SRB/0901/122/120. Financial support was provided by FCT/MCTES through national funding to CESAM (UID/AMB/50017/2019) and InBIO (UID/BIA/50027/2013 and POCI-01-0145-FEDER-006821). TC and IC were also supported by FCT (contract IF/00694/2015 and DL57/2016/CP1440/CT0023, respectively), and OK was supported by a grant (NKFI KH 130338).

APPENDIX A: List of CJS models for estimating adult survival of eight populations of European rollers. Phi: survival probability. P: recapture probability. age: different for juveniles and adults and constant over time; effort (France): prospection effort; t: time dependent; cst (Hungary): equal on all the sites; site (Hungary): different in each site; ".": constant; "*": interaction between variables. Models in bold are the best models and those considered for model averaging.

Country	Model	AICc	Delta AICc	AICc weights	Model likelihood	Nb of parameters	Deviance	Remarks
France	**Phi(age)p(age*effort)**	**322.84**	**0.00**	**0.95**	**1.00**	**6**	**100.41**	
	Phi(age)p(age)	328.84	6.00	0.05	0.05	4	110.49	
	Phi(age)p(.)	333.05	10.20	0.01	0.01	3	116.72	
	Phi(age)p(age*t)	341.85	19.01	0.00	0.00	20	90.03	*no convergence*
	Phi(age*t)p(age*effort)	344.13	21.29	0.00	0.00	22	87.99	*no convergence*
	Phi(age*t)p(age)	346.80	23.96	0.00	0.00	18	99.27	*no convergence*
	Phi(age*t)p(.)	350.78	27.93	0.00	0.00	19	101.10	*no convergence*
	Phi(.)p(age)	363.39	40.55	0.00	0.00	3	147.07	
	Phi(.)p(age*effort)	365.24	42.39	0.00	0.00	5	144.85	
	Phi(age*t)p(age*t)	365.56	42.72	0.00	0.00	36	78.26	*no convergence*
	Phi(.)p(age*t)	377.91	55.07	0.00	0.00	19	128.24	*no convergence*
	Phi(.)p(.)	400.37	77.53	0.00	0.00	2	186.07	
Hungary	Phi(age*t cst)p(age*site)	2592.48	0.00	0.78	1.00	24	299.51	*no convergence*
	Phi(age*t cst)p((.)*site)	2595.37	2.89	0.18	0.24	20	310.44	*no convergence*
	Phi(age cst)p(age*site)	**2598.93**	**6.45**	**0.03**	**0.04**	**10**	**334.07**	
	Phi(age *site)p(age*site)	2609.53	17.05	0.00	0.00	16	332.63	*no convergence*
	Phi(age cst)p((.)*site)	2618.35	25.87	0.00	0.00	6	361.50	
	Phi(age*t *site)p(age *site)	2618.65	26.17	0.00	0.00	72	228.64	*no convergence*
	Phi(age *site)p(age*t cst)	2621.51	29.03	0.00	0.00	24	328.53	
	Phi(age*t cst)p(age*t *site)	2626.99	34.51	0.00	0.00	80	220.70	*no convergence*
	Phi(age *site)p(age*t *site)	2627.03	34.55	0.00	0.00	72	237.02	*no convergence*
	Phi(age *site)p((.) *site)	2627.68	35.20	0.00	0.00	12	358.80	*no convergence*
	Phi(age*t *site)p((.) *site)	2634.94	42.46	0.00	0.00	68	253.06	*no convergence*
	Phi(age *site)p(age cst)	2640.78	48.30	0.00	0.00	10	375.92	*no convergence*
	Phi(age*t *site)p(age*t *site)	2677.90	85.42	0.00	0.00	128	173.36	*no convergence*
	Phi(age*t *site)p(age*t cst)	2679.63	87.15	0.00	0.00	80	273.35	*no convergence*
	Phi((.) cst)p(age*t *site)	2688.16	95.68	0.00	0.00	65	312.36	*no convergence*
	Phi(constant cst)p(age *site)	2695.06	102.58	0.00	0.00	9	432.20	
	Phi(constant *site)p(age *site)	2696.00	103.52	0.00	0.00	12	427.13	
	Phi((.) *site)p(age*t *site)	2700.86	108.38	0.00	0.00	68	318.98	*no convergence*
	Phi(age*t *site)p(age cst)	2716.05	123.57	0.00	0.00	66	338.22	*no convergence*
	Phi(age cst)p(age*t cst)	2743.68	151.20	0.00	0.00	18	462.76	
	Phi(age*t cst)p(age*t cst)	2746.53	154.05	0.00	0.00	32	437.46	*no convergence*
	Phi(age*t cst)p((.) cst)	2759.63	167.15	0.00	0.00	17	480.72	*no convergence*

	Phi((.) *site)p(age*t cst)	2768.57	176.09	0.00	0.00	20	483.64	*no convergence*
	Phi(age *site)p((.) cst)	2771.03	178.55	0.00	0.00	9	508.17	*no convergence*
	Phi(age*t *site)p((.) cst)	2777.55	185.07	0.00	0.00	65	401.75	*no convergence*
	Phi(age cst)p(age cst)	2788.01	195.53	0.00	0.00	4	535.16	
	Phi(age*t cst)p(age cst)	2790.83	198.35	0.00	0.00	18	509.91	*no convergence*
	Phi((.) *site)p(age cst)	2800.91	208.43	0.00	0.00	6	544.06	*no convergence*
	Phi(age cst)p((.) cst)	2815.17	222.69	0.00	0.00	3	564.33	
	Phi((.) *site)p((.) *site)	2818.97	226.49	0.00	0.00	8	558.11	*no convergence*
	Phi((.) cst)p((.) *site)	2821.59	229.11	0.00	0.00	5	566.74	
	Phi(age cst)p(age*t *site)	2866.34	273.86	0.00	0.00	66	488.52	*no convergence*
	Phi((.) cst)p(age*t cst)	2878.70	286.22	0.00	0.00	17	599.79	
	Phi((.) *site)p((.) cst)	2948.13	355.65	0.00	0.00	5	693.28	*no convergence*
	Phi((.) cst)p(age cst)	2973.58	381.10	0.00	0.00	3	722.73	
	Phi((.) cst)p((.) cst)	3164.77	572.29	0.00	0.00	2	915.93	
Latvia	**Phi(age)p(age)**	**1348.36**	**0.00**	**1.00**	**1.00**	**4**	**316.68**	
	Phi(age)p(age*t)	1361.30	12.94	0.00	0.00	26	283.95	
	Phi(age*t)p(age)	1371.36	23.00	0.00	0.00	26	294.01	*no convergence*
	Phi(.)p(age)	1380.01	31.65	0.00	0.00	3	350.35	
	Phi(age*t)p(age*t)	1385.59	37.23	0.00	0.00	48	260.05	*no convergence*
	Phi(.)p(age*t)	1394.11	45.74	0.00	0.00	25	318.89	
	Phi(age)p(.)	1451.74	103.38	0.00	0.00	3	422.08	
	Phi(age*t)p(.)	1469.47	121.11	0.00	0.00	25	394.25	
	Phi(.)p(.)	1567.29	218.93	0.00	0.00	2	539.64	
Lithuania	**Phi(age)p(age)**	**114.58**	**0.00**	**0.78**	**1.00**	**4**	**35.88**	
	Phi(age)p(.)	**117.49**	**2.91**	**0.18**	**0.23**	**3**	**40.97**	
	Phi(.)p(age)	121.02	6.44	0.03	0.04	3	44.50	
	Phi(age*t)p(age)	127.91	13.32	0.00	0.00	13	27.21	*no convergence*
	Phi(age))p(age*t)	130.78	16.20	0.00	0.00	13	30.08	*no convergence*
	Phi(age*t)p(.)	131.63	17.05	0.00	0.00	12	33.61	*no convergence*
	Phi(.)p(.)	137.27	22.68	0.00	0.00	2	62.88	
	Phi(.))p(age*t)	137.88	23.30	0.00	0.00	12	39.86	*no convergence*
	Phi(age*t)p(age*t)	150.01	35.43	0.00	0.00	22	21.89	*no convergence*
Poland	**Phi(age)p(age)**	**92.30**	**0.00**	**0.47**	**1.00**	**4**	**20.35**	
	Phi(age)p(.)	**92.74**	**0.45**	**0.38**	**0.80**	**3**	**22.91**	
	Phi(.)p(age)	95.24	2.94	0.11	0.23	3	25.40	
	Phi(age*t)p(age)	98.46	6.16	0.02	0.05	10	13.18	*no convergence*
	Phi(age*t)p(.)	100.18	7.89	0.01	0.02	9	17.21	
	Phi(age)p(age*t)	101.48	9.18	0.00	0.01	10	16.20	
	Phi(age*t)p(age*t)	102.57	10.27	0.00	0.01	12	12.58	*no convergence*
	Phi(.)p(.)	104.12	11.83	0.00	0.00	2	36.37	
	Phi(.)p(age*t)	104.51	12.22	0.00	0.00	9	21.54	
Portugal	**Phi(age)p(age)**	**1071.94**	**0.00**	**0.95**	**1.00**	**4**	**89.82**	
	Phi(age*t)p(age)	1078.94	7.00	0.03	0.03	12	80.53	
	Phi(age)p(age*t)	1080.01	8.07	0.02	0.02	12	81.61	
	Phi(age*t)p(age*t)	1084.02	12.08	0.00	0.00	16	77.37	

	Phi(.)p(age*t)	1133.91	61.97	0.00	0.00	11	137.55	
	Phi(.)p(age)	1135.53	63.59	0.00	0.00	3	155.43	*no convergence*
	Phi(age)p(.)	1144.48	72.54	0.00	0.00	3	164.38	
	Phi(age*t)p(.)	1145.90	73.96	0.00	0.00	11	149.55	
	Phi(.)p(.)	1351.38	279.44	0.00	0.00	2	373.29	
Serbia	**Phi(age)p(age*t)**	**484.41**	**0.00**	**0.39**	**1.00**	**12**	**30.17**	
	Phi(age)p(age)	**484.71**	**0.30**	**0.33**	**0.86**	**4**	**46.82**	
	Phi(age)p(.)	**486.61**	**2.21**	**0.13**	**0.33**	**3**	**50.74**	
	Phi(age*t)p(.)	488.07	3.67	0.06	0.16	11	35.90	*no convergence*
	Phi(age*t)p(age*t)	489.37	4.96	0.03	0.08	16	26.84	
	Phi(age*t)p(age)	489.58	5.18	0.03	0.08	12	35.35	*no convergence*
	Phi(.)p(age*t)	490.23	5.83	0.02	0.05	11	38.06	*no convergence*
	Phi(.)p(age)	493.23	8.82	0.00	0.01	3	57.36	
	Phi(.)p(.)	511.31	26.91	0.00	0.00	2	77.46	
Spain	**Phi(age)p(age)**	**613.80**	**0.00**	**1.00**	**1.00**	**3**	**102.74**	
	Phi(age*t)p(age)	630.01	16.21	0.00	0.00	15	94.22	
	Phi(age)p(age*t)	643.10	29.30	0.00	0.00	16	105.21	*no convergence*
	Phi(age*t)p(age*t)	646.09	32.29	0.00	0.00	24	91.13	
	Phi(age)p(.)	646.60	32.79	0.00	0.00	3	135.53	
	Phi(.)p(age)	656.53	42.72	0.00	0.00	3	145.46	
	Phi(age*t)p(.)	660.75	46.94	0.00	0.00	15	124.96	
	Phi(.)p(age*t)	674.70	60.90	0.00	0.00	15	138.91	
	Phi(.)p(.)	781.99	168.18	0.00	0.00	2	272.94	

APPENDIX B: Correlation between latitude and climate (average rainfall and temperature in June between 1970 and 2000)

We studied the correlation between latitude and climatic variables for 15 populations of European rollers (Table 3). We used the average rainfall and temperature in June, with a resolution of 5 minutes (100 km²) from wordclim monthly climatic data (Fick and Hijmans, 2017) at the corresponding latitude and longitude of each population. June is in the middle of the breeding season of rollers (between incubation and the chick-rearing period) across its breeding range in Europe. We fitted linear models with average rainfall and temperature as explanatory variables, and latitude as a response variable. We found that latitude was significantly positively correlated with average rainfall in June (adjusted R^2=0.388, df=13, t= 3.14, p<0.01) and negatively correlated with average temperature in June (adjusted R^2=0.896, df=13, t= -11.04, p<0.01) (Figure D1).

References:

Fick, S.E. and R.J. Hijmans, 2017. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology.

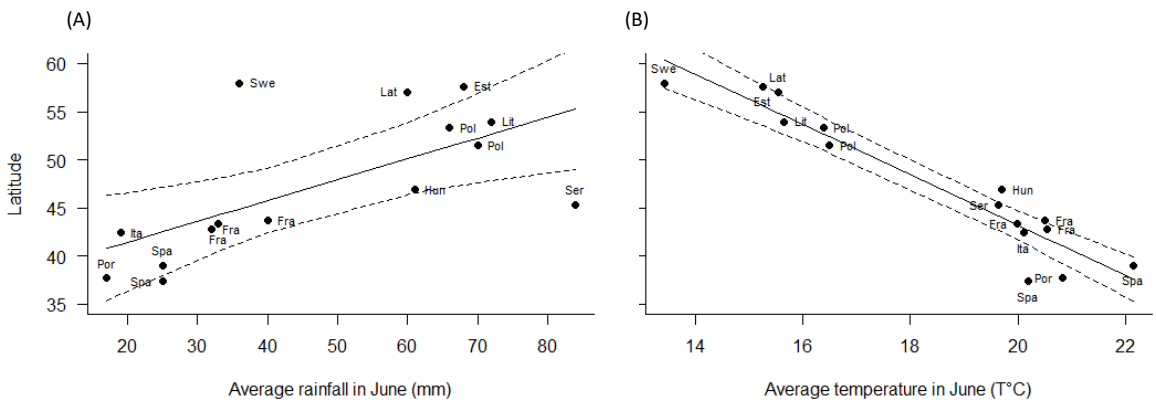


Figure B1: Correlation between latitude and average rainfall (mm) (A) and temperature (°C) (B) in June for 15 different populations of European rollers. Dashed lines represent the 95% confidence interval of the fitted line. Est= Estonia; Fr= France; Hun= Hungary; Ita= Italy; Lat= Latvia; Lit= Lithuania; Pol= Poland; Por= Portugal; Ser= Serbia; Swe= Sweden; Spa= Spain.

APPENDIX C: Calculation of the elasticity of the parameters contributing to the population growth rate of the different roller populations

Methods:

For each population, we used the estimated demographic parameters (adult survival and number of fledglings) to fit determinist population matrix models with two age classes, considering a pre-breeding census of females only. The age classes of the matrix model were 'sub-adults' and 'adults'. 'Sub-adults' refers to 1-year-old individuals that survive from 1 year to the next with a probability noted as S1, becoming 'adults' that survive with a probability S2. We considered that adults and sub-adults had the same survival rate, estimated in our survival analysis (Table 6). The proportion of breeders was set at 0.5 for sub-adults (b) and 1 for adult birds from personal field observations of the co-authors. The fecundity for adults and sub-adults (f) was the multiplication of the estimated number of fledglings per successful nest and the proportion of successful nests in each population (Table 3). Fledging chicks survived with a rate S0 to reach 'sub-adult stage'. For each population, S0 was set in order to reach an asymptotic growth rate of each population of 1. We considered the sex ratio to be at equilibrium. This cycle can be summarized as a transition matrix or 'Leslie matrix' (Caswell 2008), which is shown in Table C1. The matrix was used to calculate the elasticity values of matrix components that quantify the contributions of each parameter of the lifecycle to the population growth rate (Caswell 2008). All matrix population manipulations were conducted using the "popbio" package in the R environment (Stubben and Milligan 2007).

Table C1: Leslie matrix for the populations of European rollers. S0 represents survival of an individual during its first year; S1 survival during its second year ; S2 survival during its third year and following years; b proportion of 1-year-old breeders; f fecundity of individuals; N1 number of 1-year-old females; N2 number of females at least 2-years-old.

$$\begin{bmatrix} N1 \\ N2 \end{bmatrix}(t+1) = \begin{bmatrix} f * b * S0 * 0.5 & f * S0 * 0.5 \\ S1 & S2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N1 \\ N2 \end{bmatrix}(\mathrm{t})$$

Results:

We found an increasing elasticity of survival of adult birds older than 2 years with increasing latitude (Table C2). The three other parameters decreased with increasing latitude. The only exception was Latvia, which had similar elasticity values as Portugal.

Table C2: Elasticity of the parameters of the Leslie matrices of 8 populations of European rollers and computed juvenile survival rate (S0). S0 represents survival of an individual during its first year; S1 survival during its second year; S2 survival during its third year and following years; b proportion of 1-year-old breeders; f fecundity of breeding individuals.

Country	Elasticity				S0
	f*b*S0*0.5	f*S0*0.5	S1	S2	
Latvia	0.05	0.23	0.23	0.50	0.34
Lithuania	0.02	0.15	0.15	0.69	0.14
Poland	0.03	0.19	0.19	0.59	0.31
Hungary	0.03	0.19	0.19	0.59	0.19
Serbia	0.05	0.22	0.22	0.52	0.21
France	0.03	0.20	0.20	0.57	0.23
Portugal	0.05	0.23	0.23	0.50	0.22
Spain	0.12	0.28	0.28	0.33	0.43

References:

Caswell, Hal. 2008. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. 2. ed., [Nachdr.]. Sunderland, Mass: Sinauer Associates.

Stubben, C. J., and B. G. Milligan. 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software* 22 (11).

Discussion

Cette étude présente pour la première fois une comparaison de différents traits d'histoires de vie entre différentes population à l'échelle continentale chez le Rollier d'Europe. Notre étude est ainsi l'une des rares qui s'intéresse à la variation intraspécifique des stratégies d'histoire de vie à l'échelle continentale chez les vertébrés, et nous identifions pour la première fois, à notre connaissance, un gradient de stratégie Nord-Sud inversé « lent-rapide » au sein d'une espèce d'oiseau. Les implications de ce résultat au niveau de l'écologie évolutive sont vastes. Il s'agira notamment de pouvoir identifier dans quelle mesure les différentes stratégies identifiées sont issues de la flexibilité phénotypique des individus chez le rollier, et / ou de phénomènes micro-évolutifs. Ces questions demanderont des études supplémentaires, notamment au niveau génétique.

Ce résultat s'appuie sur l'étude à long terme de huit populations de rollier, notamment au niveau individuel par des méthodes de capture-marquage-recapture. Seules ces études à long termes permettent de mesurer certains traits comme la survie individuelle. La poursuite et le financement de telles études est donc indispensable pour pouvoir approfondir nos connaissances sur l'écologie évolutive et la dynamique des populations des espèces, et représente un enjeu majeur pour la recherche en écologie (Likens 1989; Clutton-Brock & Sheldon 2010; Lindenmayer et al. 2012).

Cette étude montre également l'importance de la connaissance de la stratégie d'histoire de vie des populations pour leur conservation et leur gestion. Nous montrons que l'existence de différentes stratégies au sein d'une même espèce peut conduire à définir des mesures de gestion différentes et adaptées à chaque population. Bien que ces conclusions puissent sembler triviales, notamment du fait du lien fort et historique entre gestion et stratégie d'histoire de vie au niveau de l'espèce (King & Moors 1979; Caswell 2000; Oli 2004; Stahl & Oli 2006; van de Kerk et al. 2013; Manlik et al. 2016), très peu d'études s'intéressent dans les faits à ces questions au niveau intraspécifique (mais voir Beston 2011; Manlik et al. 2016). Nos résultats soulignent donc l'enjeu du développement de telles études au niveau populationnel, et pointent le danger de généraliser des résultats obtenus localement à toutes les populations d'une espèce, et ce particulièrement dans un contexte de menace croissante pour

la biodiversité et de changements climatiques et environnementaux hétérogènes spatialement et temporellement (Ashcroft et al. 2009).

La mise en place d'une action de conservation ou de gestion d'une population doit évidemment tout d'abord s'appuyer sur la bonne connaissance des menaces ou des pressions s'exerçant sur cette population, afin de pouvoir les lever et donc favoriser la dynamique de la population ciblée. Cependant, notre étude démontre également l'importance d'une bonne connaissance de l'écologie de l'espèce ciblée, et en particulier des traits d'histoire de vie les plus soumis aux pressions ou menaces au niveau local. Seule cette connaissance permet en effet de prévoir la réponse des populations ciblées à l'action prévue. Le risque est en effet de mettre en œuvre des mesures de gestion inefficaces, qui favoriseraient un trait d'histoire de vie finalement peu soumis aux pressions de l'environnement. Pour notre modèle d'étude, le Rollier d'Europe, la principale mesure de gestion mise en œuvre en Europe est la pose de nichoirs artificiels, et ce quelques soit la population, afin de fournir des sites de nidification supplémentaires. Or, nous avons montré dans une étude récente (ANNEXE A) que les sites de nidification sont un facteur limitant pour les populations du Sud de la France. Dans cette région du Sud de l'Europe où les populations sont donc plus « rapides », la pose de nichoirs semble une action de conservation pertinente puisqu'elle permet de renforcer une ressource limitée. La pose de nichoirs doit alors permettre l'augmentation locale du nombre de couples nicheurs, ce qui est effectivement constaté en France (Aleman & Laurens 2013), en Espagne (Valera et al. 2019) ou en Italie (Monti et al. 2019). Cependant, l'occupation des nichoirs ne signifie pas pour autant que la dynamique de la population sera favorisée par cette action. Il s'agit également de démontrer que les traits vitaux des individus qui utilisent les nichoirs ne sont pas dégradés par rapport aux sites naturels (reproduction et / ou survie), auquel cas ils pourraient constituer des pièges écologiques (Battin 2004; Robertson & Hutto 2006). Le risque serait alors que ces dispositifs aient un effet contreproductif sur la population, voire jusqu'à l'extinction de la population (Kokko & Sutherland 2001; Schlaepfer et al. 2002). Dans les chapitres 3 et 4, nous montrerons respectivement que les rolliers utilisant les nichoirs ont un succès reproducteur identique à celui de ceux utilisant les cavités naturelles dans le Sud de la France, et que dans la Vallée des Baux (13), ils sont également plus attractifs que les cavités

naturelles, et ne sont donc pas des pièges écologiques, ce qui plaide pour une large utilisation de ces dispositifs pour favoriser ces populations. Cependant, si les nichoirs sont préférés aux sites naturels (voir Chapitre 4 ; Valera et al. 2019) les rolliers peuvent délaisser ces derniers, ce qui peut poser un problème de conservation sur le long terme, notamment du fait que l'entretien des nichoirs est coûteux humainement et financièrement (Lindenmayer et al. 2017; Gameiro et al. 2020). Le risque est alors de créer un piège de gestion, c'est-à-dire de piéger une population dans la dépendance absolue à une mesure de gestion (Hale & Swearer 2017). Pour éviter cela, la restauration du milieu naturel doit être menée en parallèle de l'utilisation des dispositifs artificiels, point que nous développerons dans le Chapitre 3.

Inversement, dans les régions plus au Nord de l'Europe où les populations sont plus « lentes », les sites de nidification ne sont probablement pas une ressource limitante, comme démontré en Lettonie (ANNEXE A). Dans ce contexte, la pose de nichoirs ne devrait pas permettre l'augmentation du nombre de couples reproducteurs dans ces régions. Cependant, les nichoirs peuvent aussi avoir un effet sur la survie des individus, et notamment des adultes, en particulier si ces nids artificiels bénéficient de mesures de protection spécifiques (dispositifs anti-prédateurs à l'entrée, protection des supports). En diminuant, par ce biais, le risque de prédation en particulier par la Martre des pins, les nichoirs artificiels sont devenus les principaux sites de reproduction des rolliers nichant en Lettonie (Račinskis & Mardega 2017). Le rollier étant une espèce philopatrique, augmenter la survie des individus utilisant les nichoirs augmente mécaniquement la quantité ou la proportion de couples utilisant les nichoirs au fil des ans, par rapport aux couples utilisant les sites naturels, puisque chaque couple a plus de chance de revenir y nicher l'année suivante. Pour ces populations plus « lentes », l'augmentation de la survie adulte est crucial, et peut permettre d'améliorer rapidement le taux de croissance de la population (Caswell 2000; Manlik et al. 2018). De même que pour les adultes, la protection des sites de nidification permet de diminuer la prédation des poussins et donc d'augmenter le succès de reproduction par couple, ce qui peut aussi présenter un intérêt pour la dynamique de la population, dans un contexte où la fécondité est très variable d'une année sur l'autre. L'intérêt des

nichoirs n’est pas alors l’augmentation du nombre de sites de nidification mais de pouvoir augmenter le succès de reproduction et la survie adulte en protégeant les individus contre les prédateurs.

Chapitre 3

Nestboxes do not improve fecundity of an obligate secondary cavity breeder in South of France

---

Rollier d'Europe apportant une proie au nid ©Elias Stoltz

Schwartz T.[1,2,3], Coughlan K.[4], Finch T.[5], Besnard A.[3] (*in prep*.) Nestboxes do not improve fecundity of an obligate secondary cavity breeder in South of France.

[1]A Rocha France, Domaine des Courmettes, Route des Courmettes, 06140 Tourrettes-sur-Loup, France

[2]Institut de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

[3]CEFE, Univ. Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Univ. Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France

[4]Faculty of Biology, Jagiellonian University, 30-387 Kraków, Poland

[5]RSPB Centre for Conservation Science, RSPB, The Lodge, Sandy, UK

Résumé :

En réponse à la perte de l'habitat de nidification des espèces cavicoles secondaires, de nombreux programmes de conservation se sont concentrés sur la pose de nichoirs. Cette action a été considérée comme un succès pour plusieurs espèces suite au rétablissement de la population locale. Cependant, peu d'études comparatives ont vérifié si le succès reproducteur différait entre les sites naturels et artificiels pour les espèces rares ou menacées. Ici, nous avons comparé les paramètres de reproduction de 330 tentatives de reproduction du Rollier d'Europe, espèce menacée, dans des nids naturels et artificiels suivis entre 2014 et 2019 dans trois populations du sud de la France. Nous montrons que ces paramètres ont des valeurs similaires entre les deux types de nids. Nos résultats montrent que les nichoirs n'ont pas amélioré le succès reproducteur du rollier dans le sud de la France : nous suggérons que les programmes de conservation pour les espèces cavicoles secondaires devraient principalement favoriser la restauration de l'habitat naturel de nidification, et que les nichoirs devraient constituer une solution temporaire.

Mots clés : Cavités naturelles ; *Coracias garrulus* ; Nid artificiel ; succès reproducteur ; taille de ponte ; conservation

Abstract:

In response to the loss of the nesting habitat of obligate secondary cavity breeders, many conservation actions have focused on nestbox supplementation, which has been considered as successful in many species following local population recovery. However, few comparative studies have tested whether breeding performance differs between natural and artificial sites for species of conservation interest. Here, we compared breeding parameters of 330 breeding attempts of the threatened European roller in natural and artificial nests recorded between 2014 and 2019 in three populations of South of France, and found similar values between the two nest types. Our results show that nestboxes did not improve the breeding performance of rollers in South of France: we suggest that conservation action for obligate cavity breeders should primarily foster the restoration of the natural nesting habitat, and that nestboxes should represent a temporary solution.

Keywords: Natural cavities; *Coracias garrulus*; artificial nest; breeding success; clutch size; conservation

Introduction:

Five to ten percent of bird species in the world are obligate secondary cavity breeders (Newton 1994). A central conservation problem for these species is the loss of their nesting habitat (Eadie et al. 1998). Populations of non-excavating hole-nesting birds are indeed limited by shortages of natural cavities induced by the loss of old cavity trees due to intensive agricultural and forestry practices (von Haartman 1957; Newton 1994; Gibbons et al. 2008; Lindenmayer et al. 2009). Different conservation strategies have been used to mitigate the effects of the loss of nesting habitats for these species, the most obvious being the protection of the nesting sites (Newton 1994; Cockle et al. 2011). A second widely used method is the supplementation of natural cavities with artificial nestboxes. Such supplementation has permitted the increase of local populations of several obligate secondary cavity breeders, for instance in several seabird species (see e.g. Libois et al. 2012; Bourgeois et al. 2015) and terrestrial species such as the Eurasian hoopoe *Upupa epops* (Berthier et al. 2012) and the European roller *Coracias garrulus* (Václav et al. 2011; Aleman & Laurens 2013; Kiss et al. 2017).

While nestboxes may be attractive to the target species, they may have deleterious impacts on fitness, for instance due to increase exposure or accessibility to predators (Rodríguez-Ruiz et al. 2011), reduced microclimate buffering capacity (I. Catry et al. 2015), increased parasitism (Fargallo et al. 2001), increased competition (Semel & Sherman 2001) or density-dependent reductions of breeding success (Mänd et al. 2009). Demonstrating the benefits (or the absence of costs) of nestboxes for the reproduction of the target species is a crucial step in conservation planning (Hale & Swearer 2017), requiring comparisons of breeding success in natural and artificial breeding sites.

In several species, such comparative studies have shown significantly higher breeding success in nestboxes compared to natural cavities (Nilsson 1984; East & Perrins 1988; Robertson & Rendell 1990; Purcell et al. 1997; Fargallo et al. 2001; Llambías & Fernández 2009). However, most of these findings have been obtained on model species extensively used for study of cavity nesting birds biology, which are mainly of low conservation concern (with the exception of the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*). Furthermore, contrasting species responses to nestbox provisioning (Nilsson

1984; Purcell et al. 1997), suggest that nestboxes are not always favourable to the target species. Surprisingly, few comparative studies of breeding biology of threatened terrestrial obligate secondary cavity breeders between artificial and natural nest sites have been led, despite thousands of nestboxes deployed for their conservation (e.g. Berthier et al. 2012; Finch et al. 2019).

The European roller (*Coracias garrrulus*, Linnaeus 1758) is an obligatory secondary nest cavity dweller, nesting mainly in tree cavities or sand burrows previously made and subsequently abandoned by other species (Cramp 1985a). The roller is a threatened species in most European countries, mostly due to the destruction of its breeding habitats, reduced foraging resources, and hunting during migration (Tokody et al. 2017). Over the past two decades, rollers have benefited of the deployment of thousands of nest-boxes all over Europe (Finch et al. 2019) through numerous conservation programmes (Tokody et al. 2017). Many of these programs have led to local increase of the breeding population (see e.g. Avilès et al. 2000; Aleman & Laurens 2013; Kiss et al. 2017; Monti et al. 2019) but almost none have compared breeding success in nestboxes with natural cavities (but see Valera et al. 2019 for sand burrows and bridge cavities).

Here we gathered data from breeding monitoring campaigns in natural and artificial nests in three populations of European roller in southern France, in order to assess the benefits provided by nestboxes for roller reproduction. Nestboxes were set up in order to provide additional breeding sites, as nest availability was identified as the most limiting factor for roller populations in the area (Finch et al. 2019). However, a portion of breeding rollers also breed in natural cavities in the three populations. Based on the results of a majority of comparative studies between nestboxes and natural breeding sites (see above), and recent results showing high tolerance to overheating in the roller (I. Catry et al. 2015; Schwartz et al. 2020), we predicted that the values of the breeding parameters of rollers using the nestboxes would be higher compared to natural nests.

Material and methods:

1- Study sites

The three study sites are located in the Mediterranean region of France, classified in the meso-mediterranean bioclimatic stage, with hot and dry summers (average maximum temperature of 30°C in July).

The Vallée des Baux site (43.72°N, 4.78°E), is located near the city of Arles. The valley extends over 2000 hectares of cereal fields and grasslands, with several kilometres of hedges and riparian forest, where black poplars *Populus nigra* and white poplars *Populus alba* offer an exceptional density of natural cavities, mostly excavated by European green woodpeckers *Picus viridis* (see description in Schwartz et al. 2020). These natural cavities, as well as a network of 50 nestboxes, enable 30 to 40 roller pairs to breed each year (A Rocha France, unpublished data). Competitor species using breeding sites were mostly Common starlings *Sturnus vulgaris*, with some Scops owls *Otus scops* and Eurasian hoopoes.

The Canal du Midi site (43.33°N, 3.03°E) is located to the west of the city of Béziers. It consists of a portion of around 40km of the Canal du Midi, which was planted with thousands of plane trees *Platanus hispanicus* in the 19th century. Locally, the canal crosses a hilly vineyard-dominated landscape, where trees and natural cavities are rare. Decaying branches and European green woodpecker hollows in plane trees have thus provided a unique network of breeding cavities for rollers. However, the Canker stain, a lethal disease to plane trees caused by the fungus *Ceratocystis platani*, has led to the progressive felling of most plane trees in recent years, and motivated the supplementation of the site by several hundred nestboxes being deployed progressively. Between 30 and 40 roller breeding pairs were located in the study area in 2018 and 2019. Competitor species using nestboxes were similar as in Vallée des Baux.

The Roussillon site (42.81°N, 2.94°E) lies to the north of the city of Perpignan, occupying a gradient of habitats from dry vineyard-dominated landscape in the south to orchard- and meadow-dominated landscape to the north-east (see description in Finch et al. 2019). The site hosts between 20 and 40

roller pairs, breeding in a network of around 70 nestboxes as well as natural nests consisting of Iberian green woodpecker *Picus sharpei* nest hollows, decaying tree hollows and rural buildings. A large proportion of the nestboxes were also occupied by competitor species (primarily Jackdaw *Corvus monedula* and Little owl *Athene noctua*, as well as Common kestrel *Falco tinnunculus*, Scops owl, Eurasian hoopoe and Common starling).

2- Data collection

Intensive field work was led on the three study sites in order to locate both natural and artificial breeding sites of rollers and to estimate egg-laying date, clutch size, number of fledglings, breeding outcome (at least one fledgling or not) and probability of an egg to produce a fledging chick. Occupation of nestboxes and known natural cavities was checked at least three times from mid-May to the end of June. Monitoring years were 2014-2019 in Roussillon, 2016-2019 in Vallée des Baux and 2018-2019 in Canal du Midi. In Roussillon and Vallée des Baux, potential roller nest-sites (both artificial nestboxes and suitable cavities in trees) were monitored at weekly intervals throughout the 2014–2016 breeding seasons and in 2017-2019 respectively (see detailed protocol in Finch et al. 2019 for Roussillon, and in Schwartz et al. 2020 for Vallée des Baux). Between 2017 and 2019, monitoring intensity in Roussillon was generally lower, and hence breeding parameters were only calculated for occupied artificial and natural nests visited at least three times between first egg-laying and first chick-fledging dates. A similar situation occurred in Vallée des Baux in 2016 for the monitoring of natural cavities. In Canal du Midi, we used a Voltcraft BS-250XIPSD endoscopic camera mounted on a telescopic pole to check occupation of nestboxes and natural cavities. In breeding situations, additional inspections were organized once a week to survey the number of laid eggs, hatched eggs and fledglings per nest.

3 – Data analysis

We compared breeding parameters between sites and years using generalized linear models (GLMs) with an interaction between site and year as explanatory variables, and four different breeding parameters as response variables (Poisson distribution and log link function for the number of eggs

and number of fledglings per nest, binomial distribution and logit link function for the probability that a nest was successful and, for successful nests only binomial distribution and logit link function for the probability of an egg producing a fledgling). We included the additive effect of the scaled egg-laying date (Julian calendar) in all models to control for seasonal variation in breeding parameters (Perrins 1970).

Next, we tested the correlation between breeding success parameters and nest type using generalized linear mixed models (GLMMs) with nest type and the scaled egg-laying date (Julian calendar) as additive fixed effects, the additive random effects of monitoring year and nest identity, and the same four breeding variables as response variables (error distributions and link functions as described above).

We detected no overdispersion in the residuals of Poisson models. All statistical analyses were performed with R environment version 3.4.3 (R Core Team 2017) using packages glmmTMB (Brooks et al. 2017) and lme4 (Bates et al. 2015).

Results:

We recorded a total of 396 breeding events of rollers on all three sites during the monitoring years, 330 of which had known fate. In Canal du Midi and Vallée des Baux, we found a significantly higher proportion of breeding events in natural cavities than in nestboxes (63 % and 40%, respectively), as opposed to Roussillon (14%; $Chi^2=62.25$, df=2, $p<0.01$) (Fig. 1).

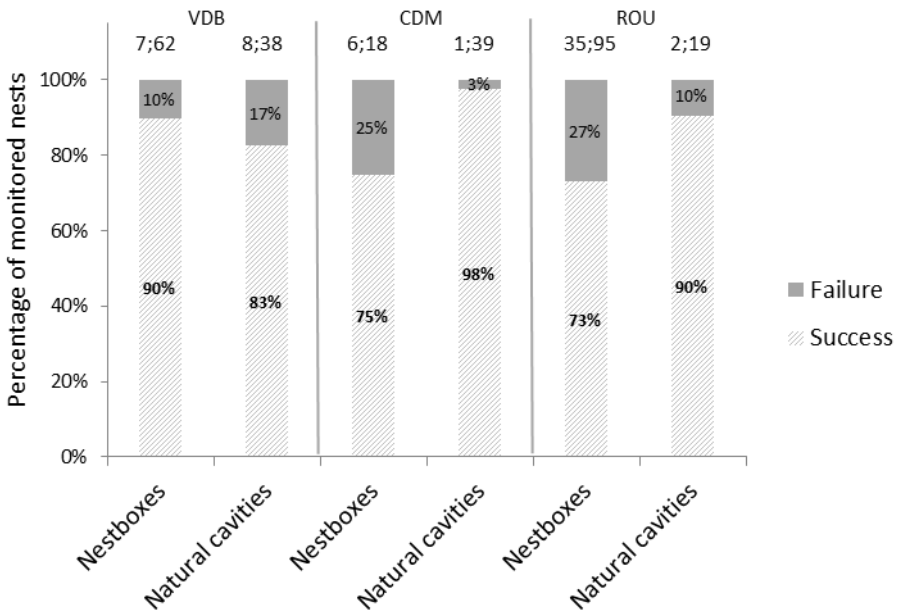


Figure 1: Proportion of successful and failed breeding attempts of European rollers in nestboxes and natural cavities in three sites of South of France, among monitored nests with known outcome. VDB="Vallée des Baux"; CDM="Canal du Midi"; ROU="Roussillon". Sample sizes for failed and successful nests (in order, separated by « ; ») are indicated above each bar.

Clutch size and number of fledglings decreased significantly with increasing Julian calendar egg-laying date, from 6 eggs (respectively 5 fledglings) on the 15th of May to 3 eggs (respectively 1.4 fledglings) on the 5th of July (β=-0.11 [-0.19; -0.04], $p<0.01$ and β= -0.20 [-0.29; -0.11], $p<0.01$ respectively) (Table 1) (Fig. 2). Except for clutch size all breeding parameters differed significantly between sites and years (Table 1) (Fig. 2).

We found no significant differences between nest types for any breeding parameter. Clutch sizes and number of fledglings were very similar in natural cavities and nestboxes (Clutches: 4.95 [4.38;5.59], n=52 and 4.88 [4.52;5.27], n=133 respectively, z=-0.20, p=0.84; Fledglings: 3.22 [2.66;3.90], n=50 and 3.27 [2.85;3.77], n=127 respectively, z=0.17, p=0.87) as well as the probability of an egg producing a fledgling (0.82 [0.73;0.88], n=37 and 0.80 [0.75;0.85], n=104 respectively, z=-0.28, p=0.78). However, breeding success probability was 9% lower in nestboxes than in natural nests, though this difference was not statistically significant (0.84 [0.67;0.93], n=136 vs. 0.93 [0.75;0.98], n=59 respectively, z=1.61, p=0.11).

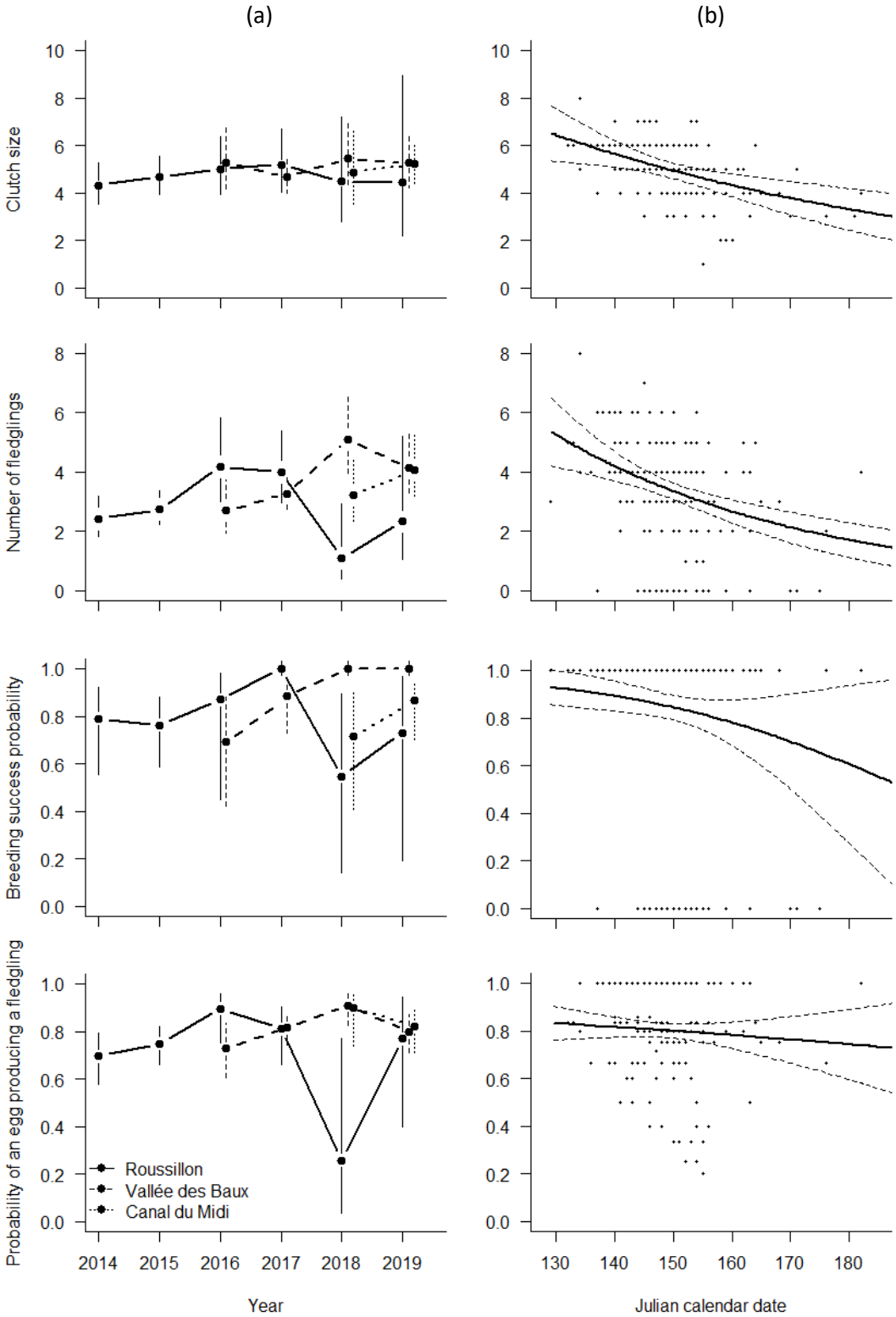


Figure 2: Estimates of four breeding parameters (clutch size, number of fledglings, breeding success probability and probability of an egg producing a fledgling) in three populations of European roller in South of France with (a) population and year of monitoring, and (b) Julian calendar date. 95% confidence intervals are shown in (a) Plain lines: Roussillon; dashed lines: Vallée des Baux; dotted lines: Canal du Midi), and (b) dashed lines.

Table 1: Estimates of four breeding parameters of three breeding populations of European roller in South of France. 95% confidence intervals are shown in brackets. ROU=”Roussillon”; VDB=”Vallée des Baux”; CDM=”Canal du Midi”.

Parameter	Julian calendar date		Site	2014		2015		2016		2017		2018		2019	
	n	estimate		n	estimate	n	estimate	n	estimate	n	estimate	n	estimate	n	estimate
Clutch size	185	-0.11 [-0.19; -0.04]	ROU	23	4.32 [3.55; 5.25]	28	4.67 [3.93; 5.55]	13	5.02 [3.94; 6.39]	11	5.19 [4.02; 6.70]	4	4.47 [2.77; 7.20]	2	4.45 [2.22; 8.92]
			VDB					11	5.27 [4.08; 6.80]	32	4.67 [3.98; 5.48]	13	5.46 [4.30; 6.93]	15	5.26 [4.22; 6.55]
			CDM									7	4.87 [3.51; 6.75]	26	5.21 [4.41; 6.16]
Number of fledglings	177	-0.20 [-0.29; -0.11]	ROU	20	2.43 [1.84; 3.20]	32	2.74 [2.22; 3.37]	8	4.19 [3.01; 5.84]	10	3.99 [2.96; 5.37]	4	1.10 [0.41; 2.94]	3	2.33 [1.04; 5.20]
			VDB					13	2.70 [1.95; 3.74]	35	3.28 [2.73; 3.93]	12	5.10 [3.93; 6.62]	15	4.15 [3.25; 5.31]
			CDM									11	3.23 [2.35; 4.44]	14	4.06 [3.14; 5.25]
Breeding success probability	195	-0.37 [-0.82; 0.08]	ROU	20	0.79 [0.56; 0.92]	32	0.76 [0.58; 0.88]	8	0.87 [0.45; 0.98]	11	1	4	0.55 [0.14; 0.90]	3	0.73 [0.19; 0.97]
			VDB					13	0.69 [0.40; 0.88]	36	0.88 [0.73; 0.96]	12	1	15	1
			CDM									12	0.72 [0.40; 0.90]	29	0.86 [0.69; 0.95]
Probability for an egg to produce a fledgling	141	-0.09 [-0.30; 0.11]	ROU	15	0.70 [0.58; 0.79]	24	0.75 [0.66; 0.82]	7	0.90 [0.75; 0.96]	8	0.81 [0.66; 0.90]	1	0.26 [0.03; 0.77]	2	0.77 [0.40; 0.94]
			VDB					9	0.73 [0.59; 0.84]	30	0.82 [0.74; 0.87]	12	0.91 [0.81; 0.96]	15	0.80 [0.69; 0.87]
			CDM									6	0.90 [0.73; 0.97]	12	0.82 [0.70; 0.90]

Discussion:

We found no differences between nest types for any breeding parameter. This suggests that nestboxes do not favour the reproduction of rollers in comparison to natural cavities, as opposed to our prediction. This finding is in line with the observations of Valera et al. (2019) who also found similar breeding performance of rollers in natural nests (sand burrows) and nestboxes in South of Spain. This result goes against many assumptions about nestboxes and underlines that there is no general rule for the suitability of nestbox deployment for the conservation of cavity-nesting bird species.

Our results show strong variations of breeding parameters between sites and years, except for clutch size (Fig. 2). Estimates for the number of fledglings and for the probability of an egg producing a fledgling were especially low in 2018 in Roussillon, compared to the previous years and to the two other sites. However these variations could be due to the small number of observations used in the models, as we were not able to determine the egg-laying date for most nests on this site in 2018 (Table 1).

Natural cavities generally offer more favourable microclimatic conditions than nestboxes for breeding (Maziarz et al. 2017; Schwartz et al. 2020), which might compensate other potential disadvantages of natural sites, such as increased predation risk (Møller 1989). However this risk could not be evaluated here as we could not separate predation from nest abandonment in most cases. Some studies found that nestboxes can even be detrimental to rollers in exposed situations by increasing predation (Rodríguez-Ruiz et al. 2011), and can potentially create ecological traps as shown in several bird species (Robertson & Hutto 2006; Klein et al. 2007). Therefore the use of nestboxes for conservation of threatened bird species must be used with caution and give rise to systematic evaluation studies.

In the context of a limitation of available breeding sites (Finch et al. 2019), our findings of similar breeding success and productivity in cavities and nestboxes suggest that setting up nestboxes can be a relevant management action for the conservation of rollers in South of France. However, such programs should take into account the existing best practices recommendations (Schwartz et al. 2020). Furthermore, nestboxes have a limited durability and require funds for regular maintenance or

replacement (Lindenmayer et al. 2009; Lindenmayer et al. 2017), which might be both difficult to sustain in the long term. Furthermore, Schwartz et al. (2020) found that nestboxes are more attractive for rollers than natural cavities in Vallée des Baux. As such, in the context of a decreasing number of natural nesting sites, the risk would be to create a strong dependence of rollers on artificial breeding sites, as shown recently in Portugal (Gameiro et al. 2020).

Owing to the time needed for a tree to become suitable for roller reproduction, we stress that the restoration of the nesting habitat – e.g. the plantation and conservation of cavity trees in hedges, farmyards, riparian forests and along roads or canals – should be systematically promoted alongside nestbox deployment programs and nestboxes should be considered as transitory nesting sites only. Future studies should focus on testing and developing best practices in the timing and coordination between habitat restoration and nestbox supplementation and maintenance programs.

Acknowledgements:

Thanks are due to the Groupe Ornithologique du Roussillon and to Voies Navigables de France for access permissions and precious collaborations in the field. We warmly thank all the landowners, volunteers, students and interns who helped in the field, including Jamie Ellis, Luke Slater, Tamara Diaz Valera, Arnaud Genouville, Elias Stoltz, Eliott Huguet, Julie Guerry, Mathilde Grand-Chavin, Hélène Cigolini, Mélanie Dasse, Romain Maillet, Vincent Robert, Alice Goerger, Matisse Barouh, Jamie Dunning, Claire Branston, Harriet Clewlow and Lourdes del Horno Sempere.

Discussion

Cette étude constitue l'une des premières comparaison du succès reproducteur d'une espèce cavicole secondaire menacée entre cavités naturelles et nichoirs (pour les mésanges, gobemouches noirs et autres modèles d'étude classiquement étudiés non menacés, voir par exemple Nilsson 1984; East & Perrins 1988; Robertson & Rendell 1990; Purcell et al. 1997; Fargallo et al. 2001; Llambías & Fernández 2009). De plus, cette étude inclut trois populations distinctes d'une même espèce, ce qui renforce son originalité. L'absence de différence dans les paramètres de reproduction entre nichoirs et cavités naturelles plaide pour une équivalence en termes de qualité d'habitat de reproduction entre ces deux types de nids pour le rollier d'Europe.

Globalement, cette étude fait ressortir que les nichoirs ne sont pas défavorables pour le rollier. Ils constituent donc des sites de nidification alternatifs aux cavités naturelles qui peuvent contribuer efficacement à la conservation de cette espèce. Cependant, cette étude ne regarde que les traits liés à la reproduction et d'autres traits seraient à explorer : condition corporelle des poussins, survie individuelle juvénile et adulte (Rodríguez-Ruiz et al. 2020), ou encore composition du microbiote (West et al. 2019). Il serait pertinent de comparer ces différents traits entre types de nids dans de futures études, pour confirmer l'équivalence de qualité entre nids naturels et nichoirs pour le rollier. De plus, certains facteurs pouvant influencer les traits vitaux pourraient être explorés et comparés entre types de nids afin de comprendre plus finement les mécanismes en jeu : parasitisme (Václav et al. 2016), prédation (Parejo & Avilès 2011) ou encore microclimat (Amat-Valero et al. 2014) au sein de la cavité ou du nichoir. Ce dernier facteur sera d'ailleurs exploré dans le chapitre 4.

Nous n'avons pas pu étudier ici la question de savoir si les nichoirs sont plus attractifs ou au moins aussi attractifs que les cavités naturelles pour les individus. Cette question est essentielle, notamment du point de vue du gestionnaire qui cherche à optimiser l'utilisation de ses ressources souvent limitées (McCarthy et al. 2012; Lindenmayer et al. 2017; Wintle et al. 2019; Gameiro et al. 2020). En effet, s'ils ne sont pas attractifs ou moins attractifs que les cavités naturelles, leur utilisation par l'espèce sera limitée et leur contribution à la conservation de la population également, ce qui réduira la portée de l'investissement réalisé. Dans ce cas, il sera nécessaire d'améliorer la connaissance des signaux

reconnus par les rolliers pour la sélection d'habitat afin de rendre les nichoirs plus attractifs. Nous aborderons également cette question dans le chapitre suivant.

Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, la pose de nichoirs s'effectue idéalement dans un écosystème où les cavités naturelles sont en quantité limitante pour la population, c'est à dire peu présentes voire absentes (ici cas de la plaine du Roussillon) ou en diminution rapide (cas du Canal du Midi dans notre étude), dans le but de fournir à l'espèce ciblée des sites de nidification alternatifs. Cependant, comme développé dans notre étude, cette mesure de gestion ne peut être que provisoire. En effet, le coût économique et humain complet d'un programme d'installation et d'entretien de nichoirs peut être prohibitif et doit être planifié et anticipé (McKenney & Lindenmayer 1994; Lindenmayer et al. 2002; Lindenmayer et al. 2017). Toute action de pose de nichoirs doit donc être accompagnée d'un programme de restauration de l'habitat naturel, comme c'est le cas le long du Canal du Midi par la plantation d'arbres de différentes essences en remplacement des platanes abattus (Schwartz & Caucal 2017). La question du remplacement progressif des nids artificiels par les nids naturels doit alors être posée sur le long terme. Pour y répondre, il sera tout d'abord nécessaire de s'assurer de la présence ou de la capacité de colonisation de l'habitat restauré par les espèces excavatrices (dans notre contexte le Pic vert ou le Pic de Sharp *Picus sharpei*). La protection de ces espèces excavatrices et de leur habitat est sans doute un enjeu majeur et une mesure indispensable pour assurer le succès sur le long terme du programme de conservation de l'espèce cavicole secondaire ciblée. La capacité de création de cavité des pics est aussi à explorer pour savoir quelle est la densité attendue de cavités à l'échelle d'un territoire de pic vert, et donc pouvoir modéliser le nombre de cavités naturelles disponibles dans l'habitat restauré à terme et adapter en fonction la densité de nichoirs installés et entretenus temporairement. En Amérique du Nord, Sedgwick et Knopf (1992) estiment par exemple que deux à trois cavités par hectare sont disponibles pour les espèces cavicoles secondaires chaque année dans une forêt de peupliers, en prenant en compte la vitesse d'excavation et de détérioration annuelle des cavités. Cette prédiction s'appuie également sur la présence de l'espèce excavatrice sur le territoire restauré, en l'occurrence le Pic vert, dont il sera nécessaire de connaître la taille de territoire et les densités moyennes et maximales atteignables. Enfin,

il sera utile de connaître la durée de vie moyenne des cavités naturelles. Des études de ce type ont déjà été menées dans d'autres contextes, en particulier en Amérique du Nord (Edworthy et al. 2012; Edworthy & Martin 2013) et du Sud (Cockle et al. 2011; Cockle et al. 2017) ou encore en Australie (Lindenmayer et al. 2009; Le Roux et al. 2016; Lindenmayer et al. 2017). De telles études seront donc à développer à l'avenir dans le contexte ouest-européen pour les cavités creusées par le Pic vert ou le Pic de Sharp dans les différents arbres à cavité utilisés. Au final, il est donc crucial de ne pas considérer la pose de nichoirs comme une fin en soi mais bien comme une étape intermédiaire d'un programme de restauration plus large des sites de nidification naturels.

Chapitre 4

Increased microclimatic variation in artificial nests does not create ecological traps for a secondary cavity breeder

---

Rollier d'Europe ©Peter Harris

Schwartz T.[1,2,3,*], Genouville A.[4], Besnard A.[3] (*In revision*) Increased microclimatic variation in artificial nests does not create ecological traps for a secondary cavity breeder. *Ecology and evolution*

[1]A Rocha France, Domaine des Courmettes, Route des Courmettes, 06140 Tourrettes-sur-Loup, France

[2]Institut de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

[3]CEFE, Univ. Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Univ. Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France

[4]UniLasalle, 3 Rue du Tronquet, 76130 Mont-Saint-Aignan, France

*Correspondence author: 51 rue des Palombes, 34670 St-Bres, France, timothee.schwartz@arocha.org

Résumé

Les dispositifs artificiels sont de plus en plus utilisés comme mesures de conservation en réponse à la disparition des habitats naturels. Cependant, peu d'études ont démontré leurs avantages pour les espèces cibles, et ils peuvent présenter le risque de créer des pièges écologiques. Cela se produit lorsque l'on constate une baisse de la valeur sélective des individus dans des habitats artificiels qui sont plus attractifs que leurs équivalents naturels. Dans cette étude, nous avons testé l'hypothèse de piège écologique sur une population dense de Rolliers d'Europe *Coracias garrulus* se reproduisant à la fois dans des cavités naturelles et dans des nichoirs. Notre hypothèse initiale était que les conditions microclimatiques plus stressantes des nichoirs entraîneraient une baisse de la valeur sélective des rolliers, créant ainsi un piège écologique. Les résultats ont montré que les nichoirs étaient préférés aux cavités naturelles. Malgré des conditions microclimatiques nettement plus extrêmes dans les nichoirs, nous avons trouvé des paramètres de reproduction similaires entre les types de nids artificiels et naturels. Nos résultats suggèrent également que les rolliers ont sélectionné les nichoirs qui ont le mieux tamponné la température, évitant ainsi d'éventuels pièges écologiques. Nous concluons que les nichoirs ne créent pas de pièges écologiques pour les rolliers dans ce site d'étude. Cependant, d'autres espèces peuvent être plus sensibles aux variations microclimatiques ou moins capables d'éviter les nichoirs les moins favorables. Ces résultats pourraient contribuer à améliorer le placement des nichoirs afin d'y réduire les températures extrêmes et la variation du taux d'humidité. Il serait intéressant à l'avenir de comparer d'autres traits vitaux entre les deux types de nids, tels que la condition corporelle ou la survie des poussins. Nous soulignons également l'intérêt de l'utilisation de l'hypothèse de piège écologique comme cadre d'évaluation du succès des dispositifs artificiels utilisés pour la conservation.

Mots clés

Rollier d'Europe; *Coracias garrulus*; nichoir; cavité naturelle; préférence; tamponnage; température; humidité

Abstract

Artificial devices are increasingly used in conservation measures to mitigate the disappearance of natural habitats. However, few studies have demonstrated their benefits for the target species, and they may pose a risk of creating ecological traps. This occurs when lower individual fitness is found in artificial habitats that are more attractive than their natural equivalents. In this study, we tested the ecological trap hypothesis on a dense population of European rollers *Coracias garrulus* breeding in both natural cavities and nest-boxes. Our initial hypothesis was that the more stressful microclimatic conditions of nest-boxes would lead to reduced fitness of rollers, thus creating an ecological trap. The results showed that nest-boxes were preferred over natural cavities. Despite significantly more extreme microclimatic conditions in nest-boxes, we found similar breeding parameters between artificial and natural nest types. Our results also suggest that rollers selected the nest-boxes which best buffered the temperature, thus avoiding potential ecological traps. Overall our results lead to the conclusion that nest-boxes do not create ecological traps for rollers in this study site. However, other species may be more sensitive to microclimatic variations or less able to avoid the least favourable nest-boxes. These findings could help to inform the placement of nest-boxes in order to reduce extreme temperatures and variation in humidity rates. Future studies could compare nest types for other fitness parameters, such as juvenile body condition or survival. We also recommend the ecological trap hypothesis as a useful framework to evaluate the outcomes of artificial devices used for conservation.

Keywords

European roller; *Coracias garrulus*; nest box; natural cavities; preference; buffering capacity; temperature; humidity

1. Introduction

The rapid changes affecting biodiversity in recent decades have led to an expansion of habitat restoration and biodiversity offsetting programmes (Dobson, 1997; Maron, Gordon, Mackey, Possingham & Watson, 2015). These initiatives have resulted in the development of numerous methods to restore or recreate habitats that have been damaged or destroyed by human activities such as urbanization or intensive agriculture. Of these methods, the use of artificial devices for conservation is increasingly implemented as a response to habitat degradation. For example, shelters for reptiles are positioned to replace disappearing stone walls and hedges (Grillet et al. 2010), bat boxes to compensate for felled cavity trees or restored buildings (Flaquer, Torre & Ruiz-Jarillo, 2006), and nest-boxes to provide additional breeding places for birds and mammals (Goldingay & Stevens 2009). Yet despite their extensive use in conservation and offsetting programmes, robust evaluations of the benefit of artificial devices in terms of the population viability of the target species are rare (Wesołowski, 2011, but see Bourgeois, Dromzée, & Vidal, 2015). The success of artificial devices is generally evaluated using single indicators, for example, colonization by the target species, (Avilés & Sanchez 2000; Chapman & Blockley 2009; Aleman & Laurens 2013) or, in the best cases, their impact on some selected demographic parameters, such as breeding success or survival (see e.g. Bourgeois et al., 2015; Libois et al., 2012). However, measuring occupation alone does not necessarily demonstrate any benefit for the population. A fundamental issue is that while an artificial site may be attractive to the target species, it may have a deleterious impact on reproduction: for instance, by increasing predation risk (Robertson & Hutto 2006). Furthermore, positive outcomes for the population are difficult to demonstrate unless demographic parameters (for instance, fecundity) in artificial devices are compared to those in natural breeding sites. Several studies comparing artificial devices alone in different contexts have shown that the fitness of the target species can decrease in some situations, such as inappropriate nest size (Demeyrier et al. 2016) or nest placement (Rodríguez-Ruiz et al. 2011), hence creating an ecological trap (Klein et al. 2007).

An ecological trap is a modified habitat that is preferred by a target species over an unmodified habitat, but which reduces the fitness of individuals (Robertson & Hutto 2006). Ecological traps generally occur when perceived habitat quality of the modified habitat does not match its actual

quality (Schlaepfer, Runge & Sherman, 2002). In the context of artificial devices, while some evaluations only explore either its attractiveness or its impact on the fitness of the target species, testing the ecological trap hypothesis requires to examine both (Robertson & Hutto 2006). It also relies on comparing these parameters between the artificial device and the unmodified habitat that it aims to mimic. This latter aspect is, however, often lacking in evaluations of artificial conservation tools (but see Bourgeois et al., 2015). The test of the ecological trap hypothesis is thus a two-steps process (Fig. 1). First, studying a species' preference for natural or artificial habitats is essential as avoidance of artificial devices would lead to the failure of a conservation strategy. Avoidance means that the target species is less attracted by the artificial habitat compared to its natural habitat and is generally the result of a lack of knowledge of the drivers of the target species' habitat selection needed for relevant device conception or placement (Battin 2004; Robertson & Hutto 2006). The second step consists in measuring fitness parameters or proxies at the population level (for example, demographic parameters), which is often more challenging than for preference. These parameters must be indeed compared with known parameters for healthy populations of the same species living in an unmodified habitat in a similar context, however, such habitats are often difficult to find or access (Lambrechts et al. 2010).

Artificial shelters for cavity-using species, such as nest-boxes for birds or bats, are good models for testing the ecological trap hypothesis. They are probably the most widely used artificial devices for species conservation (Goldingay & Stevens 2009). Their popularity among conservationists is mostly due to their low cost and the ease with which they can be deployed and surveyed (Hayward, Steinhorst & Hayward, 1992; Lambrechts et al., 2010). They are used in conservation programmes to respond to the growing disappearance of natural cavities in natural and semi-natural environments due to intensive forest management and landscape simplification (Lindenmayer et al. 2009). Numerous factors affect preference and fitness of species using cavities (see reviews in Goldingay & Stevens 2009; Lambrechts et al. 2010), predation risk (Fontaine & Martin, 2006; Mönkkönen, Forsman, Kananoja, & Ylönen, 2009; Wesołowski, 2002; but see Lima, 2009; Martin, 1993; Pöysä, Ruusila, Milonoff, & Virtanen, 2001 for absence of effect on preference) and microclimate (Wachob 1996; Rhodes et al. 2009) being among the most important for cavity selection. Temperature and humidity

are key drivers of incubation and chick development, which can lead parents to select the most climatically favourable breeding environments (Rhodes et al. 2009). In artificial devices, the microclimate is not always as stable as in natural cavities; previous studies have shown that extreme temperatures in artificial boxes could impact the fitness of its occupants, e.g. in bats (Flaquer et al. 2006b) or birds (I. Catry et al. 2015).

In this study, we took advantage of a dense population of European rollers *Coracias garrulus* (Fig. 1), breeding both in natural cavities and nest-boxes, to formally test the ecological trap hypothesis for an artificial conservation device. To do this, we compared occupation rates and breeding success of nest-boxes and natural cavities and investigated the impact of microclimate on breeding success and occupation probability.

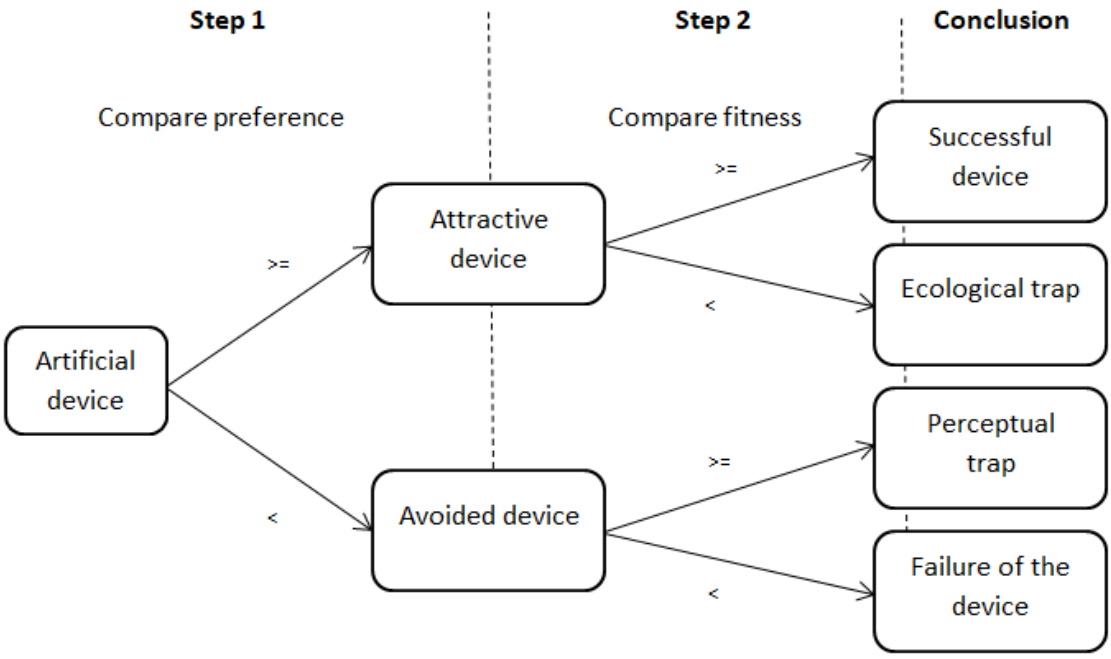


Figure 1: Conceptual framework for evaluating artificial conservation devices based on the ecological trap hypothesis: ">=" means values for artificial device are higher or equal compared to values for unmodified habitat; "<" means values for artificial device are lower compared to unmodified habitat.

The European roller (hereafter "the roller") is an obligate secondary cavity breeder (Cramp 1985a): it does not create or modify its breeding site but uses already available sites on arrival after migration (Cramp 1985a). Thus, rollers respond very quickly to nest-box deployment (Aleman & Laurens 2013)

sometimes by abandoning nearby natural cavities in favour to nest-boxes (Valera et al. 2019) and as such are very good models for studying nesting site preference. Due to this behaviour, we expected higher occupancy rates in nest-boxes compared to natural cavities. To our knowledge, no previous study compared occupancy between natural and artificial nests for rollers. We expected artificial nests to have less microclimatic buffering capacity than natural nests due to structural differences (Amat-Valero et al. 2014; I. Catry et al. 2015; Maziarz et al. 2017), and that these more variable conditions would lower breeding performance, following Catry, Catry, Patto, Franco, & Moreira, 2015 who found that roller chicks' mass gain decreased with extreme heat events in nest-boxes but not in adobe wall cavities. Based on these two predictions, we expected nest-boxes to act as an ecological trap for the European roller.

2. Material and methods:

2.1 The European roller

The European roller is a trans-Saharan migratory bird that winters in southern Africa (Finch et al. 2015) and breeds between May and July in a range that extends from the Mediterranean basin through Eastern Europe to central Asia (Cramp 1985a). Breeding sites are principally woodpecker cavities, but also include bee-eater burrows in sand cliffs and cavities in buildings such as farm houses or bridges (Cramp 1985a). Despite its recent re-ranking to "least concern" on the global IUCN Red List (IUCN 2016), the European roller remains a threatened species in most European countries (Tokody et al. 2017). Rollers have benefited from numerous conservation programmes over the past two decades (Tokody et al. 2017), including the deployment of thousands of nest-boxes all over Europe (Finch et al. 2019).

2.2 Study site

The study took place in the valley of Les Baux-de-Provence (43°41' N, 4°46' E; WGS 84), located near the city of Arles, in the Bouches du Rhônes deparment of France. The region is classified as a meso-mediterranean bioclimatic stage, with hot and dry summers (average maximum temperature of 30°C in July). The valley extends over 2000 hectares of cereal fields and grasslands. A dense drainage channels' network extending throughout the valley is bordered by several kilometres of hedges and

riparian forest (Chambre d'Agriculture des Bouches du Rhône 2008), where black poplars *Populus nigra* and white poplars *Populus alba* offer an exceptional density of natural cavities, created mostly by European green woodpeckers *Picus viridis* (Butler 2001). This situation contrasts with other sites in southern France, where availability of nesting sites has been recently confirmed as a major limiting factor in roller breeding pairs' density (Finch et al. 2019). Common starling *Sturnus vulgaris* is the main competitor of rollers for cavities in the study area, but breeds averagely earlier and is actively chased from the nesting sites by roller pairs at their arrival (A Rocha France, unpublished data).

2.3 Nest monitoring

We deployed 87 nest-boxes on private properties on the study site from 2002 to 2012 for the study and conservation of rollers, out of which 50 were still available between 2016 and 2019 (Fig. 2). The nest-boxes were built using plywood (15 mm thick) and had a volume of approximately 21,870cm^3 (H1=25cm; H2=35cm; L=27cm; W=27cm) and 57-60 mm entrance hole. They were installed on trees at different heights and orientations. Nest-box occupation has been checked at least three times every year from mid-May to the end of June between 2016 and 2019, using a Voltcraft BS-250XIPSD endoscopic camera mounted on a telescopic pole. In breeding situations, at least three additional inspections were organized at c.a. one week intervals to survey the number of laid eggs, hatched eggs and fledglings per nest. All fledglings were ringed at between 15 and 25 days old. Fledging success was determined on the basis of the number of fledglings ringed, but was corrected retrospectively if a chick died after ringing and was found during the nest-box cleaning session. The date of the first egg-laying was back-calculated from nest monitoring observations (using two-days interval between the laying of each egg and 21 days between first egg laying date and hatching (Personnal field obs. and Guillaumot, 2016)). Nest abandonments and predation were also systematically recorded.

Between 2016 and 2019, a sample of accessible natural cavities located on the same study site was checked for occupation by rollers. Monitoring of the natural cavities was similar to that described for nest-boxes only in 2017. In other years, monitoring intensity was generally less frequent, and hence breeding parameters were only calculated for occupied nests visited at least three times between first egg-laying and first chick-fledging dates. For both nest types, roller breeding monitoring occurred between the 20 May and the 17 August.

In 2017, we explored the study site intensively and located 190 natural cavities suitable for roller reproduction on 154 different trees (Fig. 2). Suitability of cavities for roller reproduction was determined based on minimal hole diameter of occupied cavities at our study site (47mm) (A Rocha France, unpublished data) and location in the tree (no branches in front of the cavity hole enabling access for predators), all other tree and cavity charasterisitcs being not selected by rollers in the study site (see previous studies Butler, 2001; Dasse, 2016; Eltabet, 2013). For all occupied (n=23) and a sample of randomly selected unoccupied cavities (n=77) accessible by foot or with a 8m ladder, we measured height above ground, circumference of the tree at breast height (1.30m) and at cavity height, orientation, entrance height, entrance width, depth and length (Table 1).

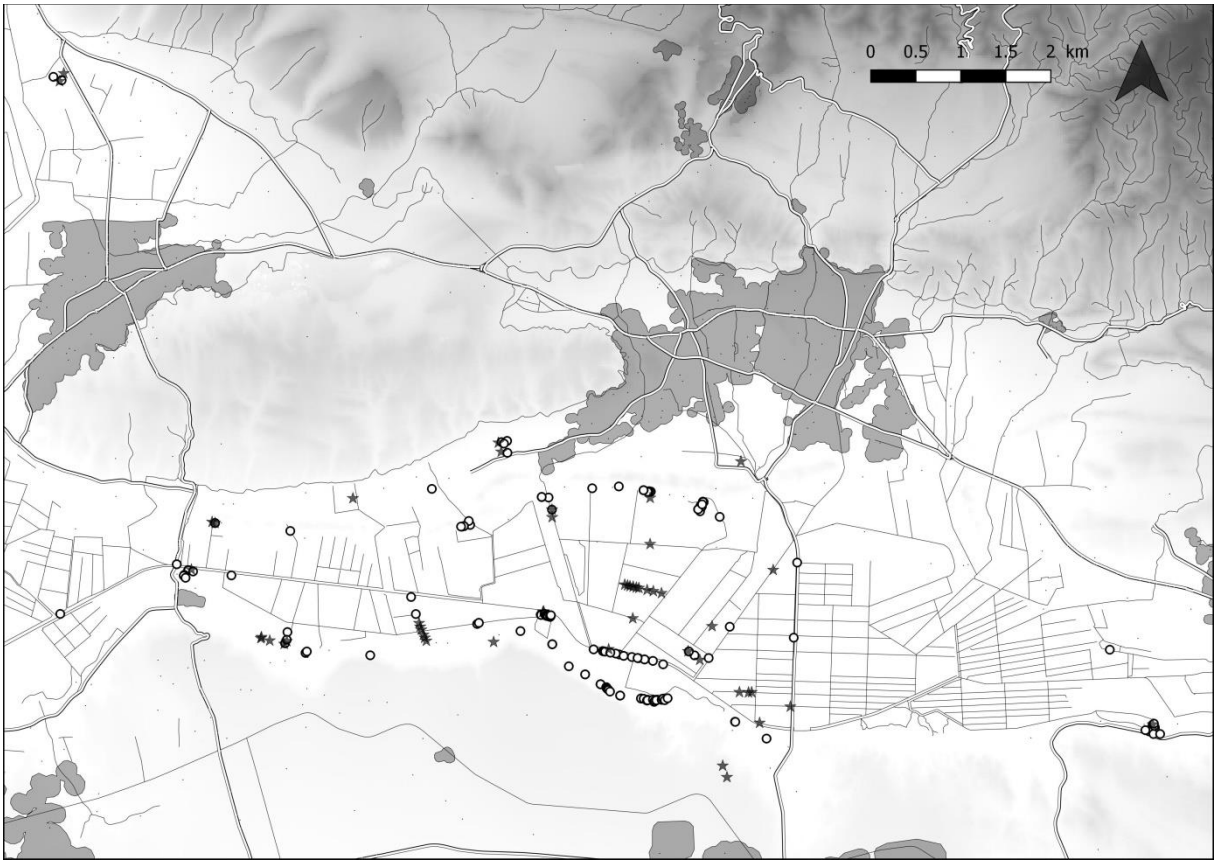


Figure 2: Map of the study area and distribution of natural cavities (rounds) and nest-boxes (stars) available for the reproduction of European rollers between 2016 and 2019.

Table 1: Name and description of the different microclimate and nest variables measured in natural cavities and nest-boxes in the Vallée des Baux (France). "%RH": percentage of relative humidity.

	Name		Description
	Daily variable	Mean variable over 15 consecutive days	
Microclimate variables	MaxTint	MAXTint	Maximal temperature in the nest (°C)
	MinTint	MINTint	Minimal temperature in the nest (°C)
	MoyTint	MOYTint	Mean temperature in the nest (°C)
	DiffTint	DIFFTint	Difference between maximal and minimal temperature in the nest (°C)
	Dtmoyabs	DTMOYabs	Mean over a day of the absolute delta between interior and exterior temperature (°C)
	Dtmaxabs	DTMAXabs	Absolute value of the daily maximum delta between interior and exterior temperature (°C)
	Maxhum	MAXHum	Maximum humidity level in the nest (%RH)
	Minhum	MINHum	Minimum humidity level in the nest (%RH)
	Moyhum	MOYHum	Mean humidity level in the nest (%RH)
	DiffHum	DIFFHum	Difference between maximal and minimal humidity level in the nest (%RH)
Nest variables	Name		Name of the nest-box or cavity
	Type		Nest type : either nest-box or cavity
	occupation		Occupation of the nest by rollers during the breeding season : 1 for roller nests, 0 otherwise
	OccR		Real occupation of the nest during monitoring (roller or starling) : 1 for occupied nests sensor measurements, 0 for empty nests during sensor measurements
	CH		Cavity height (m)
	CBH		Circumference of the tree at breast height (1.30m) (cm) (natural cavities only)
	CCH		Circumference of the tree at cavity height (cm) (natural cavities only)
	Orientation		Entrance orientation of the nest (degrees)
	Ori		Simplified orientation of the nest (either N, E, S or W with N: 316°-45°; E: 46°-135°; S: 136°-225°; W: 226°-315°)
	EH		Entrance height (cavity) (mm) (natural cavities only)
	EW		Entrance width (cavity) (mm) (natural cavities only)
	CL		Cavity length (cm) (vertical) (natural cavities only)
	CD		Cavity depth (cm) (horizontal) (natural cavities only)
Other variables	Date		Day of the measurement (Julian calendar date)

2.4 Microclimate monitoring

In 2017, we monitored the microclimate in the nest-boxes (n=17) and natural cavities (n=23) occupied by rollers, as well as in a sample of randomly selected nest-boxes (n=16) and natural cavities (n=18) empty or occupied by Common starlings. Orientation and height of monitored nest-boxes did not differ from available nest-boxes (Orientation: Chi^2=0.18, df=3, *P*=0.98; height: F-statistic=0.19, df=1,71, *P*=0.66). Monitored natural cavities had the same orientation but were in average 1.05m higher than the sample of measured available cavities (Orientation: Chi^2=1.14, df=3, *P*=0.77; height: F-statistic=4.98, df=1,133, *P*=0.03) respectively. Interior temperature (°C) and humidity (percentage of relative humidity: %RH), and exterior temperature (°C) were respectively measured with iButtons DS1923 and DS1921G-F5 (Maxim Integrated Products, Inc.). Measurements were taken every hour for 15 consecutive days during the period between 6 June 2017 and 20 August 2017, which covers most of the incubation and chick rearing period in our study site (23 May to 10 August, based on 18 years of roller breeding monitoring on the study site, (A Rocha France, unpublished results). For occupied nests, sensors were deployed only after the clutch was complete, in order to prevent nest abandonment. In the nest-boxes, interior sensors were screwed directly to the rear wall, with the captor facing inside the box, and in the cavities, sensors were placed inside the hole at least 20 cm away from the entrance and held by a flexible aluminium angle bracket screwed directly into the bark of the tree. The aluminium rods were restricted to the sides of the cavity entrance in order to reduce possible disturbance of animal movements in and out of the cavity. Exterior sensors were placed in the shade, either under the base of the nest-boxes, facing the ground, or on the bark of the tree at cavity height, with the captor facing north. The occupation of each nest by rollers or Common starling (the only other species using the monitored nest-boxes and cavities during our study) during the measurement period was recorded.

The IButton data was extracted with OneWireViewer software (1-Wire drivers X86, version 4.03). The humidity data was corrected following the sensor manufacturer's recommendations (Maxim Integrated Products Inc, 2011: p.53). For each nest and each day, we calculated: (1) the maximum, minimum and mean interior temperature and humidity rate, (2) the daily amplitude of the interior temperature and humidity (i.e. the difference between the minimum and maximum daily

temperature/humidity rate inside the nest), (3) the daily mean and maximum absolute delta between the interior and exterior temperature (i.e. the mean and the maximum over 24 hours of the absolute values of hourly differences between exterior ambient temperature and interior nest temperature). Additionally, we calculated (4) the mean value over 15 consecutive days of each of the above parameters (Table 1).

3 Statistical analysis

3.1 Nest type preference

We compared the attractiveness of natural vs artificial nests in 2017 using the estimated occupancy rate (Johnson 1980) and the first egg-laying date (Julian calendar date) as a proxy for settlement date of the rollers at nesting site (Robertson & Hutto 2006). We considered only one cavity per tree in the sample (n=154), as rollers are territorial; to our knowledge more than one roller pair per tree has never been recorded. We compared occupancy rates between nest types using a Generalized Linear Model (GLM) with a binomial distribution and logit link function. However, as the sample included all nest-boxes (n=50) and occupied natural cavities (n=23) but only an unknown proportion of the available natural cavities (n=131) (inevitably lower than the actual amount), the true proportion of occupied natural cavities is lower than our estimate.

We tested the effect of nest type on the 2017 first egg-laying date using a Linear Model with nest type as the explanatory variable.

3.2 Breeding success

All the breeding success analysis were made for the 2016-2019 breeding seasons for all the occupied nests that were intensively monitored (n=69 and n=46 for nest-boxes and natural cavities respectively). We tested the difference of predation frequency (over breeding attempts with known outcome) between nest types using a Chi^2 test. Successful nests were defined as roller nests with at least one fledgling. We tested the correlation between breeding success parameters and nest type using GLMs with nest type as the explanatory variable and four different breeding response variables (Poisson distribution and log link function for the number of eggs and number of fledglings per nest, binomial distribution and logit link function for the probability that a nest was successful and for the probability that an egg produce a fledging chick). Finally, for successful nests only (n=62 and n=25 for nest-boxes

and natural cavities respectively), we tested the correlation of the probability that an egg produced a fledging chick, with nest type and egg-laying date, using a GLM with a binomial distribution and logit link function. We checked the overdispersion in the residuals when using a Poisson distribution and none was detected.

3.3 Microclimate parameters:

All the nest characteristic variables were scaled prior to analysis. We tested the correlation of nest characteristic variables with microclimate parameters. We used Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) with a Gaussian error structure, with the individual nest name (nest ID) and date (Julian calendar) as random factors. We compared cavity height and orientation between nest types, using a linear model with a Gaussian error structure and a Chi^2 test, respectively. We tested the effect of nest height and orientation for both nest types on microclimate parameters. The models included the interaction of nest type (in order to control for nest characteristics disparities between nest types) and real occupation of the nest (i.e. nest occupation during sensor deployment) as additive factor (in order to control for the potentially induced modification of the microclimate (Veľký et al. 2010; Maziarz 2019)) (see 'Results'). All the other nest characteristics were available only for natural cavities and hence their correlation with microclimate was tested solely on the subset of natural cavities, with real occupation of the nest as additive factor in the models.

We compared the daily microclimate variables between nest types, using GLMMs with a Gaussian error structure, with nest name and date as random factors. We included the interaction of real occupation in order to control for the response to the presence of birds in the nest according to each nest type.

3.4 Effect of microclimate on breeding success and occupation probability

We tested the correlations of the mean microclimate variables over 15 consecutive days with (1) the number of eggs, (2) the number of fledglings, (3) the probability that a nest was successful, (4) the probability that an egg produced a fledging chick and (5) the occupation probability by rollers, using GLMs with a Poisson and log link (1,2) and binomial distribution and logit link (3,4,5), respectively. For each microclimate variable, we controlled for possible disparities between nest types by including the interaction effect of nest type in the models.

All statistical analysis were performed with R environment version 3.4.3 (R Core Team 2017) using packages nlme (Pinheiro et al. 2016), lme4 (Bates et al. 2015) and lmerTest (Kuznetsova et al. 2017).

4 Results

4.1 Nest type preference

Occupancy rate of nest-boxes was significantly higher than that of natural cavities (0.34 95% CI [0.20;0.52] and 0.15 95% CI [0.10;0.21] respectively, z= 2.87, df=1,203, $P<0.01$). The egg laying dates were similar for both nest types (146.6 95% CI [143.2;150.0] and 150.3 95% CI [145.3;155.2] for natural and artificial nests respectively) ($F_{1,35}=2.14$, $P=0.15$).

4.2 Breeding success

The breeding parameter estimates are summarized in Table 2. No significant difference was found between nest types for the probability that a nest was successful (z=1.01, df=1,3,114, $P=0.31$) or for the probability that an egg produced one fledging chick in successful nests (z=-0.17, df=1,3,86, $P=0.86$). Nor was there a significant difference between nest types for average clutch size (z=0.21, df=1,3,101, $P=0.84$) or average number of fledglings (z= 1.30, df=1,3,106, $P=0.19$). 14 recorded breeding attempts failed during the 2016-2019 breeding seasons on the study site (7 in nest-boxes and 7 in natural cavities) out of which 10 were predated, with no significant difference in frequencies between nest types (4 in nest-boxes and 6 in natural cavities, $Chi^2=1.13$, df=1, $P=0.29$).

Table 2: Estimates of breeding parameters for European rollers breeding in nest-boxes or cavities between 2016 and 2019 in the Vallée des Baux (France) with corresponding 95% confidence interval and sample size (n).

	Nest-boxes			Natural cavities			All nests		
	Estimate	**95% CI**	**n**	**Estimate**	**95% CI**	**n**	**Estimate**	**95% CI**	**n**
Probability that a nest was successful	0.76	[0.50-0.91]	69	0.64	[0.37-0.84]	46	0.72	[0.52-0.86]	115
Probability that an egg produced a fledging chick	0.75	[0.62-0.85]	62	0.74	[0.56-0.87]	25	0.75	[0.63-0.84]	87
Average clutch size	5.13	[4.26-6.18]	65	5.03	[3.98-6.36]	37	5.10	[4.20-6.19]	102
Average number of fledglings	3.88	[3.09-4.88]	69	3.71	[2.66-5.17]	38	3.86	[2.95-5.04]	107

4.3 Effect of nest characteristics and ambient temperature on microclimate

Monitored natural cavities were significantly higher than monitored nest-boxes (CH = 6.01m 95% CI [5.32;6.70] for natural cavities, CH=4.38m 95% CI [3.35;5.41] for nest-boxes) (F-statistic=9.65, df=1,61, $P<0.01$). The orientation of the nests monitored for microclimate differed between nest types ($Chi^2=11.34$, df=3, $P=0.01$), with only one north-facing nest-box (3% *vs* 17% for natural cavities) and only two east-facing nest-boxes (7% *vs* 29% for natural cavities) (Fig. 3).

For both nest types, microclimate parameters were not correlated to nest height (Table 2a).

In natural cavities, western orientation had a slightly lower average and maximum temperature buffering capacity than southern orientation (Dtmoyabs: -1.43°C, $P=0.06$; Dtmaxabs: -2.90°C, $P=0.05$). Northern orientation had a slightly lower maximal temperature than southern and eastern (MaxTint: South: -1.99°C, $P=0.07$; East: -1.89°C, $P=0.09$) and a smaller interior temperature variation (DiffTint: South: -2.34°C, $P=0.03$; East: -2.27°C, $P=0.04$) (Fig. 4.A & B). Interior nest humidity was correlated to orientation, with north-facing nests more humid than those oriented towards other directions (Maxhum: East: +9.75%RH, Minhum: +17.95 to +21.12%RH, Moyhum: +12.11 to +14.41%RH), with less variation in humidity (DiffHum: -9.57 to -14.57%RH) (Table 2b) (Fig. 4.C) (Table 2b).

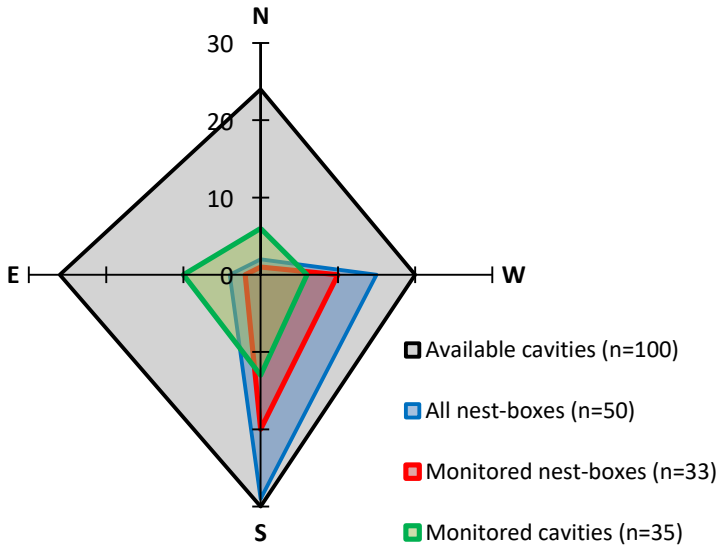


Figure 3: Orientation of cavities (n=35) and nest-boxes (n=33) monitored for microclimate, and of available cavities (n=100) and nest-boxes (n=50) for European roller reproduction in the Vallée des Baux (France) in 2017 (N: north, W: west, S: south, E: east).

In nest-boxes, we compared only the western and southern orientations (because of small sample size for northern (n=1) and eastern (n=2) orientations) and found no differences between the two, except for maximum and average buffering capacity, which was significantly lower in the southern direction (Dtmoyabs: -0.40°C; Dtmaxabs: -0.98°C) (Table A1.b).

For natural cavities only, maximum and average interior temperature decreased with the tree circumference at breast height (CBH) (MaxTint: β_x=-0.85, SE=0.42, *P*=0.05; MoyTint: β_x=-0.60, SE=0.33, *P*=0.08). Similarly, maximum interior temperature and interior temperature variation decreased with the tree circumference at cavity height (CCH) (MaxTint: β_x=-0.80, SE=0.37, *P*=0.04; DiffTint: β_x=-1.02, SE=0.35, *P*=0.01) (Fig. 5.A & B). Cavities in thicker trunks or branches tended to be more humid, with minimum and average humidity rates slightly increasing with CCH (Minhum: β_x=4.92, SE=2.61, *P*=0.07; Moyhum: β_x=3.71, SE=2.19, *P*=0.099) (Fig. 5.C) (Table A1.a).

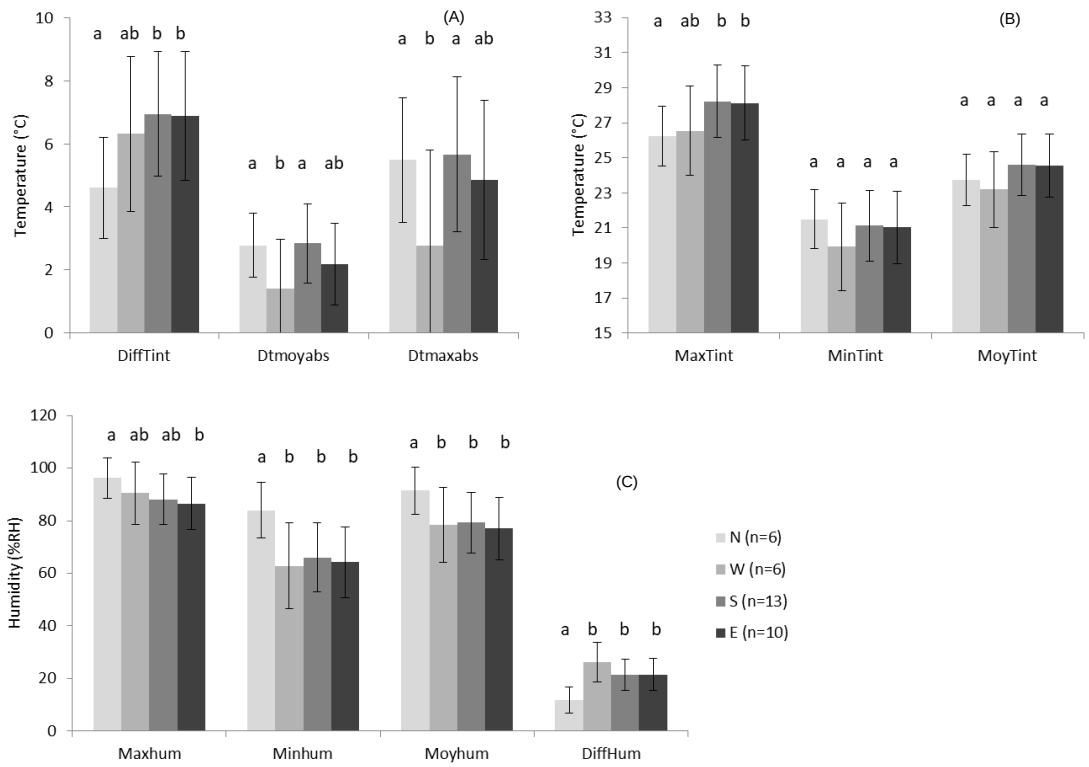


Figure 4: Estimates of microclimate parameters with their 95% confidence interval for different orientations (N: north, W: west, S: south, E: east) in natural cavities in the Vallée des Baux (France): (A) internal temperature variation (DiffTint), average buffering capacity (Dtmoyabs) and maximum delta between interior and ambient temperature (Dtmaxabs), (B) maximum, minimum and average interior temperature (MaxTint, MinTint and MoyTint respectively) and (C) maximum, minimum, average and interior variation in humidity (Maxhum, Minhum, Moyhum and DiffHum). a, b, c & d: for each parameter, different letters indicate significant differences between the estimates of the corresponding nest type.

Table 2.a: Correlations between nest characteristics and microclimate variables in nest-boxes and natural cavities available for European roller reproduction in the Vallée des Baux (France). CH: cavity height. CBH: circumference at breast height. CCH: circumference at cavity height. EH: entrance height. EW: entrance width. CL: cavity length. CD: cavity depth (=horizontal length). MaxTint: daily maximal temperature in the nest. MinTint: daily minimal temperature in the nest. MoyTint: daily mean temperature in the nest. DiffTint: difference between daily maximal and minimal temperature in the nest. Dtmaxabs: absolute value of the daily maximum delta between interior and exterior temperature. Dtmoyabs: mean over a day of the absolute delta between interior and exterior temperature. Maxhum: daily maximum humidity level in the nest. Minhum: daily minimum humidity level in the nest. Moyhum: daily mean humidity level in the nest. DiffHum: difference between daily maximal and minimal humidity level in the nest. "β_x": estimate of the slope of the correlation. "SE": standard error of the estimate. "t": t-value for the corresponding estimate. "*P*": p-value. "n": sample size. *P*-values lower than 0.10 are in bold.

Response variables	Both nest types (n=63)						Natural cavities only (n=35)																	
	CH						CBH			CCH			EH			EW			CL			CD		
	Natural cavities (n=35)			Nest-boxes (n=28)																				
	βx (SE)	t	*P*	βx (SE)	t	*P*	βx (SE)	t	*P*	βx (SE)	t	*P*	βx (SE)	t	*P*	βx (SE)	t	*P*	βx (SE)	t	*P*	βx (SE)	t	*P*
MaxTint	-0.04 (0.13)	-0.34	0.74	0.57 (0.62)	0.92	0.36	**-0.85 (0.42)**	**-2.02**	**0.05**	**-0.80 (0.37)**	**-2.13**	**0.04**	0.02 (0.39)	0.06	0.96	-0.24 (0.39)	-0.62	0.54	0.56 (0.40)	1.40	0.17	0.57 (0.44)	1.29	0.21
MinTint	-0.01 (0.11)	-0.14	0.89	-0.01 (0.51)	-0.03	0.98	-0.34 (0.34)	-1.01	0.32	0.23 (0.36)	0.63	0.53	0.39 (0.36)	1.11	0.28	-0.13 (0.36)	-0.36	0.72	0.48 (0.37)	1.28	0.21	0.28 (0.35)	0.81	0.42
MoyTint	0.01 (0.09)	0.16	0.88	0.17 (0.46)	0.38	0.71	**-0.60 (0.33)**	**-1.84**	**0.08**	-0.28 (0.32)	-0.85	0.40	0.21 (0.32)	0.66	0.51	-0.16 (0.32)	-0.52	0.61	0.46 (0.33)	1.39	0.17	0.44 (0.34)	1.28	0.21
DiffTint	-0.02 (0.13)	-0.19	0.85	0.59 (0.64)	0.93	0.36	-0.46 (0.41)	-1.14	0.26	**-1.02 (0.35)**	**-2.90**	**0.01**	-0.37 (0.38)	-0.99	0.33	-0.11 (0.38)	-0.29	0.77	0.10 (0.38)	0.28	0.78	0.27 (0.42)	0.66	0.51
Dtmoyabs	0.04 (0.06)	0.59	0.55	-0.03 (0.32)	-0.12	0.91	-0.05 (0.25)	-0.19	0.85	0.36 (0.23)	1.56	0.13	-0.01 (0.23)	-0.05	0.96	-0.27 (0.23)	-1.19	0.24	0.23 (0.24)	0.96	0.35	0.22 (0.26)	0.84	0.41
Dtmaxabs	0.02 (0.13)	0.20	0.85	0.12 (0.61)	0.21	0.84	-0.26 (0.52)	-0.51	0.61	0.59 (0.45)	1.30	0.20	0.10 (0.46)	0.24	0.82	-0.26 (0.46)	-0.57	0.57	0.64 (0.47)	1.35	0.19	0.52 (0.52)	0.99	0.33
Maxhum	-0.87 (0.58)	-1.48	0.14	1.18 (2.74)	0.43	0.67	1.99 (1.87)	1.07	0.29	2.91 (1.79)	1.63	0.11	-1.45 (1.81)	-0.80	0.43	-1.74 (1.81)	-0.97	0.34	-0.46 (1.86)	-0.25	0.80	-2.07 (1.90)	-1.09	0.28
Minhum	-1.12 (0.83)	-1.34	0.18	-1.04 (3.92)	-0.27	0.79	2.50 (2.73)	0.92	0.37	**4.92 (2.61)**	**1.89**	**0.07**	0.00 (2.69)	0.00	1.00	-2.28 (2.67)	-0.85	0.40	1.48 (2.71)	0.55	0.59	-1.02 (2.80)	-0.36	0.72
Moyhum	-0.98 (0.70)	-1.39	0.17	0.10 (3.30)	0.03	0.98	2.06 (2.30)	0.90	0.38	**3.71 (2.19)**	**1.69**	**0.10**	-1.01 (2.24)	-0.45	0.65	-2.30 (2.22)	-1.04	0.31	0.16 (2.27)	0.07	0.94	-1.88 (2.35)	-0.80	0.43
DiffHum	0.24 (0.45)	0.54	0.59	2.23 (2.11)	1.06	0.29	-0.61 (1.32)	-0.46	0.65	-2.04 (1.27)	-1.60	0.12	-1.40 (1.28)	-1.09	0.28	0.53 (1.30)	0.41	0.69	-1.72 (1.31)	-1.32	0.20	-0.87 (1.34)	-0.65	0.52

Table 2.b: Comparison of the estimates of microclimate variables between the main orientations (N: north, W: west, S: south, E: east) of natural and artificial nests available for European roller reproduction in the Vallée des Baux (France). MaxTint: daily maximal temperature in the nest. MinTint: daily minimal temperature in the nest. MoyTint: daily mean temperature in the nest. DiffTint: difference between daily maximal and minimal temperature in the nest. Dtmaxabs: absolute value of the daily maximum delta between interior and exterior temperature. Dtmoyabs: mean over a day of the absolute delta between interior and exterior temperature. Maxhum: daily maximum humidity level in the nest. Minhum: daily minimum humidity level in the nest. Moyhum: daily mean humidity level in the nest. DiffHum: difference between daily maximal and minimal humidity level in the nest. "SE": standard error of the estimate. "*P*": p-value. "n": sample size. *P*-values lower than 0.10 are in bold.

	Natural cavities (n=35)														Nest-boxes (n=30)				
Response variables	N (n=6)					E (n=10)				S (n=13)			W (n=6)		S (n=20)			W (n=10)	
	Estimate	SE	*P*			Estimate	SE	*P*		Estimate	SE	*P*	Estimate	SE	Estimate	SE	*P*	Estimate	SE
			S	E	W			S	W			W					W		
MaxTint	26.23	1.08	**0.07**	**0.09**	0.81	28.12	0.78	0.92	0.21	28.22	0.97	0.17	26.54	1.23	31.43	0.65	0.23	32.22	0.63
MinTint	21.49	1.05	0.72	0.66	0.22	21.03	0.76	0.93	0.36	21.12	0.94	0.31	19.92	1.20	19.27	0.27	0.30	19.55	0.40
MoyTint	23.73	0.92	0.33	0.38	0.63	24.55	0.67	0.93	0.20	24.62	0.83	0.17	23.18	1.05	25.23	0.25	0.44	25.42	0.34
DiffTint	4.61	1.04	**0.03**	**0.04**	0.18	6.89	0.72	0.95	0.63	6.95	0.93	0.59	6.31	1.19	12.16	0.74	0.54	12.62	0.70
Dtmoyabs	2.78	0.66	0.92	0.38	0.10	2.19	0.45	0.28	0.31	2.84	0.59	**0.06**	1.41	0.75	0.90	0.11	**0.00**	1.30	0.10
Dtmaxabs	5.48	1.29	0.89	0.63	**0.09**	4.85	0.88	0.48	0.17	5.66	1.15	**0.05**	2.76	1.47	2.34	0.36	**0.01**	3.32	0.31
Maxhum	96.25	5.06	0.10	**0.06**	0.35	86.50	3.41	0.73	0.50	88.08	4.52	0.68	90.45	5.76	69.45	1.71	0.57	70.44	1.83
Minhum	83.92	6.93	**0.01**	**0.01**	**0.02**	64.16	4.69	0.77	0.86	65.98	6.19	0.68	62.80	7.90	39.31	1.63	0.25	41.21	1.73
Moyhum	91.38	6.05	**0.05**	**0.02**	**0.08**	76.97	4.06	0.67	0.83	79.27	5.40	0.90	78.45	6.88	54.46	1.34	0.32	55.83	1.50
Diffhum	11.72	3.15	**0.00**	**0.00**	**0.00**	21.55	2.25	0.93	0.20	21.30	2.81	0.16	26.29	3.61	30.08	2.15	0.72	29.30	2.03

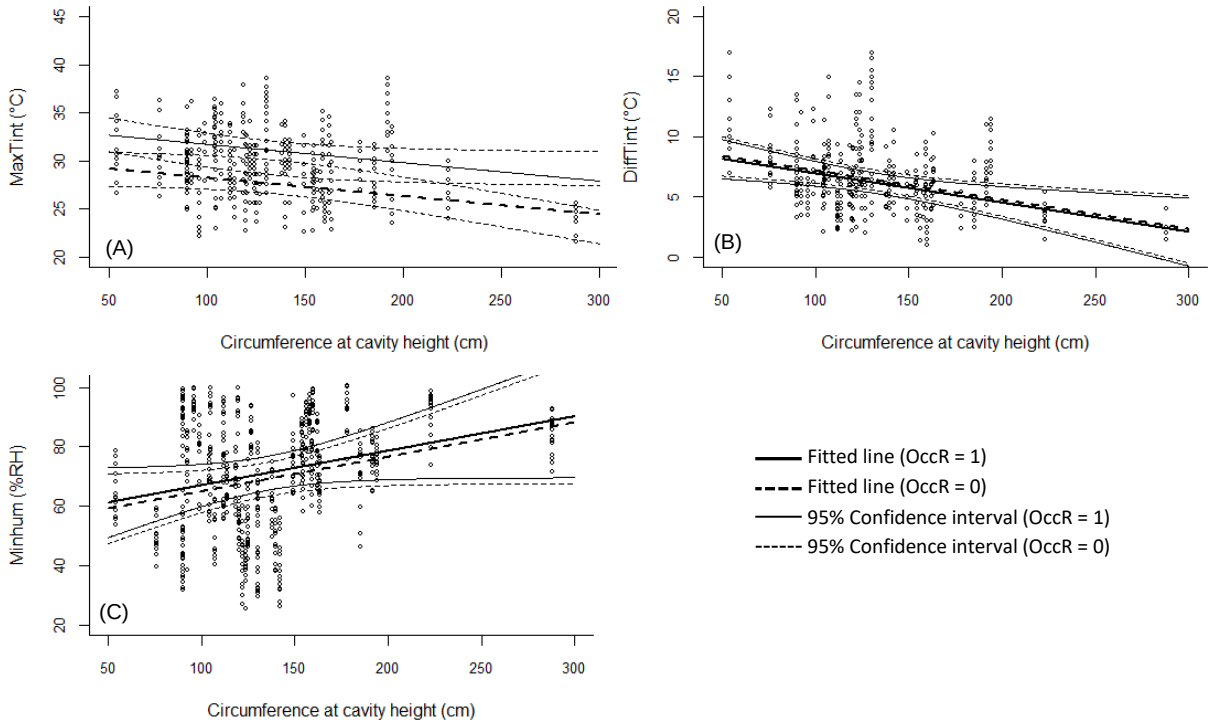


Figure 5: Correlation between circumference at cavity height and microclimate parameters in cavities available for European roller reproduction in the Vallée des Baux (France) with the additive effect of the occupation of nest during microclimate measurements (OccR): (A) maximum internal temperature (MaxTint); (B) internal temperature variation (DiffTint); (C) minimum humidity rate (Minhum). Dotted lines represent the 95% CI of the regression line.

4.4 Comparison of microclimate parameters between nest types and occupation status

Recorded interior and exterior temperatures for all nests ranged from 12.53°C to 43.45°C and 11.50°C to 45.50°C respectively (minimum and maximum values over the whole study period).

Empty nest-boxes had a higher maximum (MaxTint: +2.51°C, $P<0.01$), average (MoyTint: 1.14+°C, $P=0.01$) and lower minimum (MinTint: -1.50°C, $P<0.01$) interior temperature, higher temperature variations (DiffTint: +88%, $P<0.01$) and a lower average temperature buffering capacity (Dtmoyabs: -55%, $P<0.01$) than empty cavities. Empty nest-boxes also had a more variable (DiffHum: +47%, $P<0.01$) and lower humidity rate (Moyhum: -27.24%RH, $P<0.01$; Maxhum: -29.90%RH, $P<0.01$; Minhum: -27.87%RH, $P<0.01$) than empty cavities (Fig. 6.A). These differences were still significant and similar when birds were present in the nest during the monitoring period, except for average

interior temperature, which tended to be higher in occupied cavities than in occupied nest-boxes (MoyTint:+2.44°C, *P*<0.01) (Fig. 6.B) (Table 3).

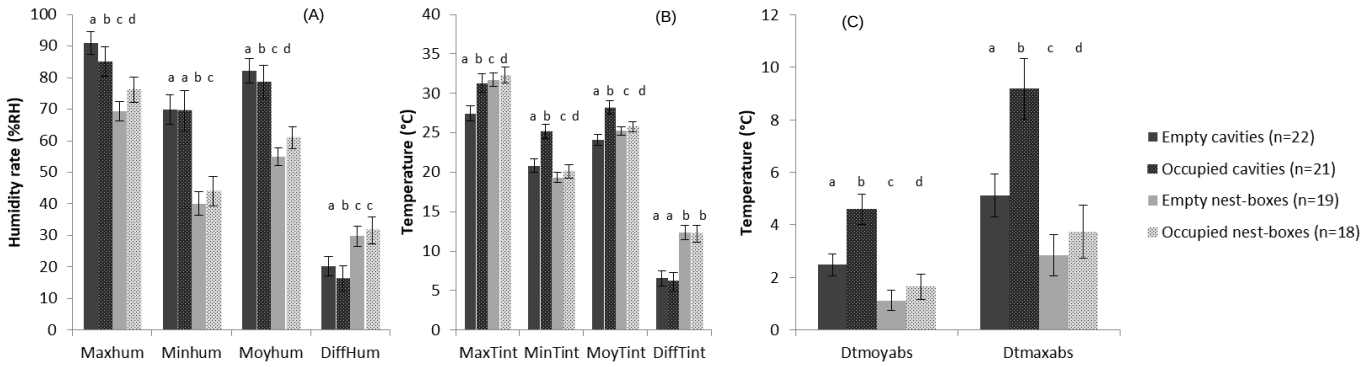


Figure 6: Comparison of the estimates of microclimate parameters (with their 95% confidence interval) between empty and occupied natural cavities and nest-boxes in the Vallée des Baux (France). (A) maximum, minimum, average and interior variation in humidity (Maxhum, Minhum, Moyhum and DiffHum), (B) maximum, minimum, average and interior variation in temperature (MaxTint, MinTint and MoyTint, DiffTint), and (C) maximum delta between interior and ambient temperature (Dtmaxabs) and average buffering capacity (Dtmoyabs). a, b, c & d: for each parameter, different letters indicate significant differences between the estimates of the corresponding nest type.

Maximum, average and minimum interior temperature were higher in occupied nests than in empty nests for both nest types (Nest-boxes: MaxTint:+0.6°C, *P*=0.06; MoyTint: +0.76°C, *P*<0.01; MinTint:+0.51°C,*P*=0.01 / Natural cavities: MaxTint:+3.82°C, *P*<0.01; MoyTint: +4.30°C, *P*<0.01; MinTint:+4.09°C,*P*<0.01). Similarly, occupation increased temperature buffering capacity in nests of both types (Nest-boxes: Dtmoyabs:+46%, *P*<0.01; Dtmaxabs: +32%, *P*=0.01; / Natural cavities: Dtmoyabs:+85%, *P*<0.01; Dtmaxabs: +80%, *P*<0.01) (Fig. 6.C), but it did not modified interior temperature variation (Nest-boxes: DiffTint: -7%, *P*=0.68; / Natural cavities: DiffTint: -1 %, *P*=0.34). However, occupied nest-boxes tended to be more humid than empty ones (Moyhum: +6%RH, *P*<0.01; Maxhum: +6.70%RH, *P*<0.01; Minhum: +3.97%RH, *P*=0.01), while occupied cavities were significantly drier than empty cavities (Moyhum: -3.61%RH, *P*<0.01; Maxhum: -5.96%RH, *P*<0.01). Humidity rates were more stable in occupied natural cavities than in empty cavities (DiffHum: -19%, *P*=0.02) but they had similar daily fluctuations in empty and occupied nest-boxes (Table 3).

4.5 Effect of microclimate on occupation probability and breeding success

Roller occupation probability increased slightly with average interior temperature (MOYTint) in nest-boxes (*P*=0.08) but not in natural cavities (Fig. 7.A). It increased marginally with maximum interior temperature for both nest types (MAXTint *P*=0.10) (Fig. 7.B) but significantly with buffering capacity of the nest (DTMAXabs *P*=0.05 and DTMOYabs *P*<0.01) for nest-boxes only (Fig. 7.C) (Table 4).

We found no effect of microclimate on clutch size, number of fledglings or fledging success per egg neither with nest type as an interaction factor (Table 4). However, in natural cavities, most microclimate variables were correlated with the probability that a nest was successful. This probability increased significantly with humidity rates (MOYhum *P*=0.02, MINhum *P*=0.02 and MAXhum *P*=0.03), slightly with average buffering capacity (DTMOYabs *P*=0.09) and minimum interior temperature (MINTint *P*=0.08) (Fig. 7.D), whereas it decreased marginally when interior temperature and humidity variation increased (DIFFTint *P*=0.06 and DIFFhum *P*=0.07 respectively) (Table 4).

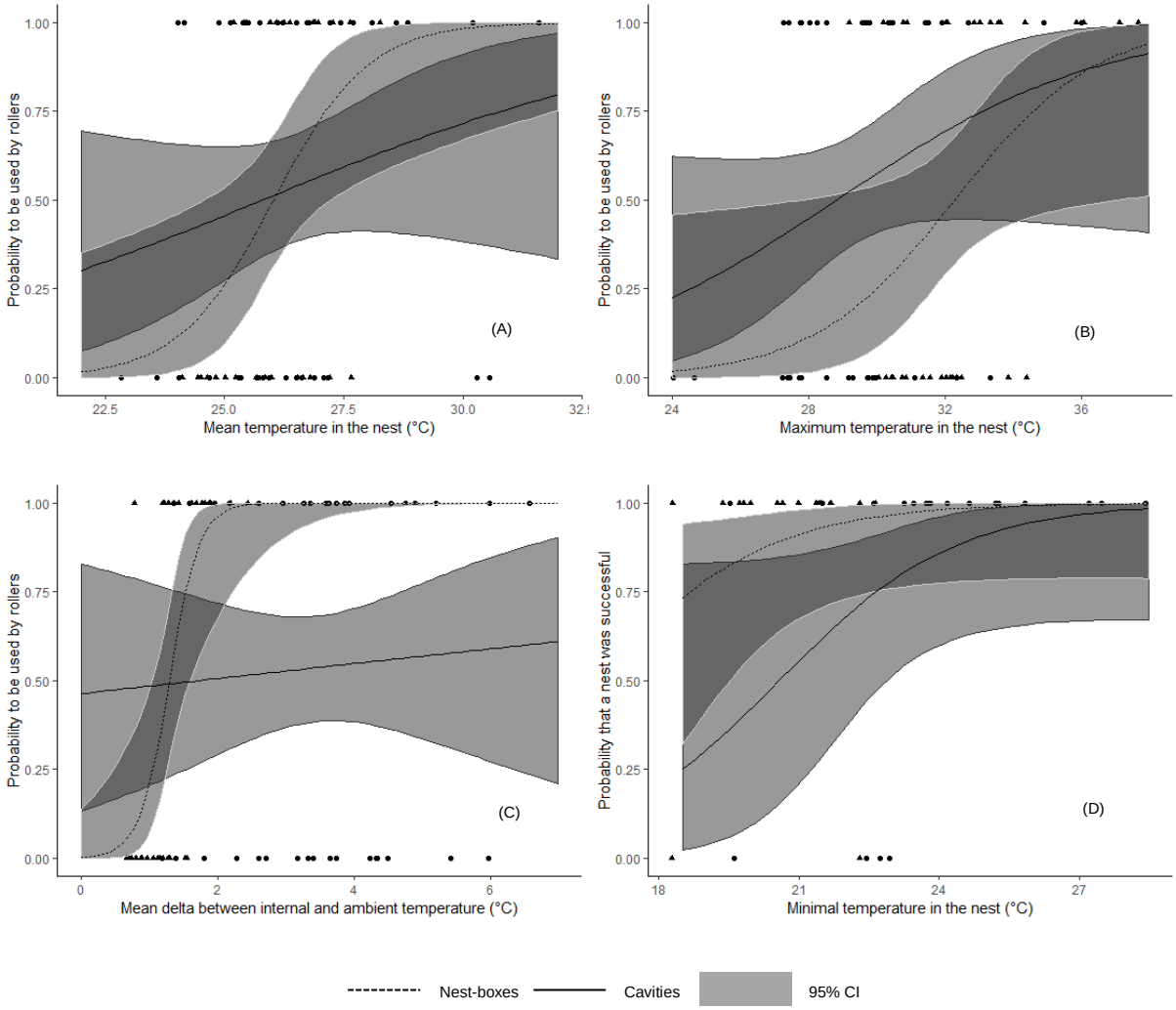


Figure 4: Correlation of different microclimate variables with occupation probability by the European roller (A: MOYTint, B: MAXTint and C: DTMOYABS) and with the probability that a roller nest was successful (D: MINTint) for nest-boxes (▲: dotted regression lines) and cavities (●: solid regression lines) in the Vallée des Baux (France). The 95% confidence intervals of regression lines are shown in grey, dark grey indicates overlaps between the intervals of the two nest types.

Table 3: Effect of cavity type and nest occupation during monitoring on different daily microclimate variables, in natural cavities and artificial nest-boxes available for European roller reproduction in the Vallée des Baux (France). MaxTint: daily maximal temperature in the nest. MinTint: daily minimal temperature in the nest. MoyTint: daily mean temperature in the nest. DiffTint: difference between daily maximal and minimal temperature in the nest. Dtmaxabs: absolute value of the daily maximum delta between interior and exterior temperature. Dtmoyabs: mean over a day of the absolute delta between interior and exterior temperature. Maxhum: daily maximum humidity level in the nest. Minhum: daily minimum humidity level in the nest. Moyhum: daily mean humidity level in the nest. DiffHum: difference between daily maximal and minimal humidity level in the nest. "SE": standard error of the estimate. "t": t-value for the corresponding estimate. "*P*": p-value. "n": sample size. *P*-values lower than 0.10 are in bold.

Response variable	Empty cavities (n=22)		Empty nest-boxes (n=19)		Occupied cavities (n=21)		Occupied nest-boxes (n=18)		Paired t-tests							
									Empty nest-boxes and cavities		Occupied nest-boxes and cavities		Occupied and empty nest-boxes		Occupied and empty cavities	
	Estimate	SE	Estimate	SE	Estimate	SE	Estimate	SE	t	*P*	t	*P*	t	*P*	t	*P*
MaxTint	27.47	0.49	31.74	0.59	31.29	0.41	32.34	0.51	7.23	**<0.01**	1.77	**0.08**	1.87	**0.06**	9.28	**<0.01**
MinTint	20.85	0.43	19.35	0.48	25.15	0.34	20.11	0.42	-3.13	**<0.01**	-10.48	**<0.01**	2.89	**<0.01**	12.71	**<0.01**
MoyTint	24.11	0.38	25.25	0.42	28.20	0.26	25.76	0.32	2.71	**0.01**	-5.78	**<0.01**	2.57	**0.01**	15.74	**<0.01**
DiffTint	6.56	0.47	12.36	0.60	6.13	0.44	12.21	0.56	9.63	**<0.01**	10.02	**<0.01**	-0.41	0.68	-0.96	0.34
Dtmoyabs	2.48	0.21	1.12	0.30	4.60	0.20	1.64	0.25	-4.60	**<0.01**	-9.92	**<0.01**	3.29	**<0.01**	10.73	**<0.01**
Dtmaxabs	5.11	0.42	2.85	0.59	9.18	0.41	3.75	0.52	-3.86	**<0.01**	-9.15	**<0.01**	2.74	**0.01**	10.00	**<0.01**
Maxhum	91.00	1.80	69.42	2.40	85.04	1.59	76.12	1.99	-8.99	**<0.01**	-3.69	**<0.01**	5.38	**<0.01**	-3.74	**<0.01**
Minhum	69.96	2.40	40.03	3.30	69.45	1.90	44.00	2.37	-9.07	**<0.01**	-7.66	**<0.01**	2.72	**0.01**	-0.27	0.79
Moyhum	82.21	1.99	54.97	2.73	78.60	1.47	60.97	1.82	-9.99	**<0.01**	-6.43	**<0.01**	5.38	**<0.01**	-2.46	**0.01**
DiffHum	20.21	1.56	29.71	2.03	16.32	1.67	31.59	2.14	4.68	**<0.01**	7.42	**<0.01**	1.33	0.18	-2.32	**0.02**

Table 4: Estimates of the interaction effect of mean microclimate variables over 15 consecutive days with nest type (natural cavities or artificial nest-boxes) on: breeding parameters (number of fledglings, clutch size, probability that a nest was successful and probability that an egg produced a fledging) and probability of a nest being used by rollers in the Vallée des Baux (France). MAXTint: mean of the daily maximal temperature in the nest. MINTint: mean of the daily minimal temperature in the nest. MOYTint: mean of the daily mean temperature in the nest. DIFFTint: mean of the difference between daily maximal and minimal temperature in the nest. DTMAXabs: mean of the absolute value of the daily maximum delta between interior and exterior temperature. DTMOYabs: mean of the mean over a day of the absolute delta between interior and exterior temperature. MAXHum: mean of the daily maximum humidity level in the nest. MINHum: mean of the daily minimum humidity level in the nest. MOYHum: mean of the daily mean humidity level in the nest. DIFFHum: mean of the difference between daily maximal and minimal humidity level in the nest. “n”: number of nest-boxes. “N”: number of natural cavities. “SE”: standard error of the estimate. “Z”: z-value for the corresponding estimate. “*P”*: p-value. “n”: sample size. *P*-values lower than 0.10 are in bold. a1, a2, b1 and b2 are the coefficients of the model equation $y = a_1 + a_2 * W + b_1 * X + b_2 * X * W$, for any response variable “y” and any microclimate variable “X” with W = 0 for natural cavities and W =1 for artificial nest-boxes.

Explanatory variables	Model coefficients	Response variables: Number of fledglings (n=15; N=16)				Clutch size (n=15; N=16)				Probability that a nest was successful (n=17; N=20)				Probability that an egg produced a fledgling (n=15; N=16)				Probability of use by rollers (n=33; N=41)			
		Estimate	SE	Z	*p*	Estimate	SE	Z	*p*	Estimate	SE	Z	*p*	Estimate	SE	Z	*p*	Estimate	SE	Z	*p*
MAXTint	a1	1.51	0.15	10.39	<0.01	1.64	0.14	11.99	<0.01	1.17	0.59	1.98	0.05	2.02	0.46	4.40	<0.01	-7.38	4.56	-1.62	0.11
	b1	0.17	0.18	0.96	0.34	0.11	0.17	0.66	0.51	-0.64	0.65	-0.98	0.33	0.51	0.56	0.92	0.36	0.26	0.16	1.65	**0.10**
	a2	-0.13	0.21	-0.63	0.53	-0.05	0.20	-0.27	0.78	1.66	1.45	1.14	0.26	-0.58	0.58	-1.00	0.32	-8.10	8.73	-0.93	0.35
	b2	-0.24	0.24	-1.00	0.32	-0.17	0.22	-0.77	0.44	-0.29	1.19	-0.25	0.81	-0.57	0.66	-0.85	0.39	0.22	0.28	0.80	0.42
MINTint	a1	1.39	0.18	7.76	<0.01	1.59	0.16	9.85	<0.01	0.94	0.64	1.47	0.14	1.54	0.41	3.76	<0.01	0.05	0.38	0.13	0.90
	b1	0.05	0.14	0.36	0.72	0.00	0.13	0.00	0.99	1.49	0.86	1.73	**0.08**	0.32	0.35	0.92	0.36	0.17	0.36	0.47	0.64
	a2	-0.06	0.29	-0.22	0.83	-0.06	0.26	-0.22	0.83	1.61	1.53	1.06	0.29	-0.07	0.66	-0.10	0.92	0.72	0.70	1.03	0.30
	b2	-0.06	0.31	-0.18	0.86	-0.03	0.28	-0.10	0.92	-0.78	1.63	-0.48	0.63	-0.22	0.72	-0.30	0.76	0.81	0.74	1.09	0.27
MOYTint	a1	1.41	0.14	10.08	<0.01	1.58	0.13	12.43	<0.01	1.38	0.57	2.42	0.02	1.70	0.35	4.90	<0.01	-5.68	4.72	-1.21	0.23
	b1	0.07	0.10	0.69	0.49	0.03	0.09	0.33	0.74	0.35	0.53	0.66	0.51	0.28	0.28	0.98	0.33	0.22	0.18	1.24	0.22
	a2	-0.08	0.20	-0.39	0.70	-0.03	0.18	-0.17	0.86	0.62	0.95	0.65	0.52	-0.30	0.46	-0.64	0.52	-20.55	11.91	-1.73	**0.08**
	b2	-0.10	0.26	-0.37	0.71	-0.05	0.23	-0.22	0.83	-1.00	1.53	-0.66	0.51	-0.31	0.58	-0.53	0.59	0.79	0.46	1.73	**0.08**
DIFFTint	a1	1.57	0.26	60.3	<0.01	1.75	0.24	7.27	<0.01	0.02	0.90	0.02	0.98	1.64	0.69	2.39	0.02	0.69	0.54	1.28	0.20
	b1	0.17	0.29	0.58	0.56	0.19	0.27	0.71	0.48	-3.01	1.58	-1.91	**0.06**	-0.17	0.80	-0.22	0.83	0.74	0.58	1.28	0.20
	a2	-0.18	0.33	-0.55	0.58	-0.15	0.30	-0.50	0.62	3.10	1.81	1.71	**0.09**	-0.17	0.82	-0.21	0.83	-1.19	0.84	-1.42	0.16
	b2	-0.24	0.35	-0.68	0.50	-0.25	0.32	-0.76	0.45	1.96	1.92	1.02	0.31	0.09	0.91	0.10	0.92	-0.10	0.85	-0.12	0.91
DTMAXabs	a1	1.43	0.15	9.43	<0.01	1.55	0.14	10.77	<0.01	1.20	0.59	2.04	0.04	2.10	0.49	4.32	<0.01	-0.60	1.05	-0.58	0.56
	b1	0.02	0.14	0.16	0.87	0.09	0.13	0.65	0.52	0.55	0.65	0.84	0.40	-0.45	0.40	-1.12	0.26	0.11	0.14	0.75	0.45
	a2	-0.05	0.22	-0.23	0.82	0.05	0.20	0.23	0.82	1.28	1.22	1.05	0.29	-0.69	0.60	-1.14	0.25	-3.21	1.92	-1.68	**0.09**
	b2	0.05	0.21	0.22	0.83	-0.02	0.19	-0.11	0.91	-1.51	1.31	-1.16	0.25	0.47	0.52	0.90	0.37	1.09	0.55	1.98	**0.05**
DTMOYabs	a1	1.41	0.18	7.89	<0.01	1.53	0.17	9.04	<0.01	0.88	0.64	1.39	0.17	2.10	0.54	3.89	<0.01	-0.15	0.88	-0.17	0.87
	b1	0.03	0.14	0.21	0.84	0.07	0.13	0.58	0.56	1.58	0.92	1.71	**0.09**	-0.32	0.37	-0.86	0.39	0.08	0.24	0.36	0.72
	a2	0.27	0.40	0.67	0.50	0.25	0.37	0.68	0.50	0.49	2.67	0.19	0.85	-0.07	1.02	-0.07	0.94	-5.78	2.26	-2.55	**0.01**
	b2	0.43	0.47	0.91	0.36	0.22	0.43	0.52	0.60	-3.49	3.87	-0.90	0.37	1.13	1.08	1.04	0.30	4.49	1.62	2.76	**<0.01**
MAXHum	a1	1.44	0.21	6.81	<0.01	1.64	0.19	8.61	<0.01	0.84	0.78	1.08	0.28	1.48	0.51	2.91	<0.01	0.39	0.39	0.99	0.32
	b1	-0.00	0.19	-0.01	0.99	-0.05	0.17	-0.30	0.77	2.19	0.98	2.24	**0.03**	0.36	0.49	0.74	0.46	-0.39	0.36	-1.09	0.28
	a2	-0.15	0.32	-0.47	0.64	-0.10	0.29	-0.35	0.72	1.74	1.84	0.95	0.34	-0.21	0.72	-0.30	0.77	-0.09	0.81	-0.11	0.91
	b2	-0.06	0.34	-0.19	0.85	0.03	0.31	0.08	0.93	-1.41	2.11	-0.67	0.50	-0.57	0.81	-0.70	0.48	0.71	0.89	0.80	0.42
MINHum	a1	1.42	0.22	6.34	<0.01	1.60	0.20	7.86	<0.01	0.68	0.79	0.86	0.39	1.58	0.56	2.81	<0.01	0.25	0.40	0.62	0.53
	b1	0.02	0.19	0.12	0.91	-0.01	0.18	-0.05	0.96	2.43	1.07	2.27	**0.02**	0.22	0.52	0.43	0.66	-0.16	0.37	-0.42	0.68
	a2	0.21	0.43	0.49	0.62	0.12	0.40	0.30	0.76	3.07	2.55	1.21	0.23	0.50	1.07	0.47	0.64	1.61	1.23	1.31	0.19
	b2	0.38	0.52	0.73	0.47	0.23	0.47	0.50	0.62	-0.38	2.72	-0.14	0.89	0.67	1.22	0.55	0.58	2.31	1.36	1.70	**0.09**
DIFFHum	a1	1.40	0.21	6.73	<0.01	1.54	0.19	8.03	<0.01	0.78	0.67	1.17	0.24	1.51	0.56	2.72	<0.01	-0.01	0.38	-0.04	0.97
	b1	-0.05	0.20	-0.27	0.79	-0.06	0.18	-0.34	0.73	-1.59	0.86	-1.84	**0.07**	0.30	0.52	0.58	0.56	-0.28	0.38	-0.74	0.46
	a2	0.16	0.30	0.54	0.59	0.13	0.27	0.46	0.65	1.77	1.51	1.17	0.24	0.00	0.94	0.00	1.00	0.59	0.66	0.90	0.37
	b2	-0.30	0.33	-0.84	0.40	-0.11	0.30	-0.35	0.72	0.94	1.49	0.63	0.53	-0.17	1.08	-0.15	0.88	-0.44	0.68	-0.64	0.52
MOYHum	a1	1.43	0.22	6.37	<0.01	1.63	0.20	7.98	<0.01	0.75	0.82	0.91	0.36	1.83	0.56	3.29	<0.01	0.36	0.41	0.88	0.38
	b1	0.00	0.19	0.02	0.98	-0.04	0.18	-0.21	0.84	2.43	1.04	2.34	**0.02**	0.06	0.53	0.12	0.90	-0.31	0.38	-0.83	0.40
	a2	-0.07	0.41	-0.18	0.86	-0.07	0.37	-0.19	0.85	2.88	2.65	1.09	0.28	0.24	0.80	0.30	0.76	1.17	1.19	0.99	0.32
	b2	0.03	0.47	0.07	0.94	0.04	0.42	0.11	0.92	-0.47	2.89	-0.16	0.87	-0.98	0.82	-1.20	0.23	2.10	1.32	1.58	0.11

5 Discussion

Our results showed a strong contrast between nest types in terms of microclimatic conditions. Natural cavities had higher humidity on average and buffered ambient temperature much better than nest-boxes. Our results showed an impact of different microclimate parameters on occupation probability by rollers, which selected the warmest and better buffered artificial nests. The higher occupation rates of nest-boxes and similar egg-laying dates showed that artificial devices were preferred or equally selected by rollers compared to natural cavities, but we did not find any significant differences in roller breeding success between the two nest types. This suggests that nest-boxes are not ecological traps for European rollers at this study site.

5.1 Microclimate differs significantly between nest types

Nest orientation was correlated with several microclimate parameters (Table A1.b), confirming other studies that showed that this nest characteristic is an important microclimatic driver in both cavities and nest-boxes (Ardia et al. 2006). North-facing nests are less exposed to sunlight – and hence to heat – compared to other orientations, and thus tend to have lower interior maximum temperatures (Wiebe 2001) and higher humidity rates (Di Maggio et al. 2015).

Due to the deployment strategy of the nest-boxes, they differ significantly from natural cavities in terms of nest height and orientation, with cavities being averagely 1.63m higher and nest-boxes being oriented mostly to the West or to the South. These differences could act as confounding factors for potential microclimate differences between nest types. However, nest height was not correlated to any microclimate parameter. Furthermore, even after controlling for nest orientation, we found strong microclimate differences between nest types, both for temperature and humidity rate. In contrast to natural nests, the interior temperature of nest-boxes was closely linked to ambient temperature: interior temperatures were on average less than 1.2°C above or below the ambient temperature in nest-boxes, compared to 2.5°C in natural nests. Average interior temperature variations were also twice as high in artificial nests compared to natural cavities. Hence, artificial nests had more than 4°C higher maximal and 1.5°C lower minimal temperatures compared to natural cavities. Furthermore, nest-boxes were dryer, with 27% lower average humidity rate, varying of over 47% more on average. This suggests that humidity inside nest-boxes was closely linked to ambient humidity rates, while natural cavities

were better buffered. Taken together, these results confirm the poor temperature and humidity buffering capacity of plywood nest-boxes compared to natural tree cavities, as tree trunks provide much better climatic insulation compared to the thin walls of nest-boxes (Rowland et al. 2017). Similar results were found in another study in the European roller between wooden nest-boxes and natural or semi-natural cavities in sand-cliffs, bridges and buildings (Amat-Valero et al. 2014; I. Catry et al. 2015). Combined with our results, this demonstrates that wooden nest-boxes are not reproducing the microclimate of any of the most common natural or semi-natural nest types of the European roller throughout its breeding range (Cramp 1985a), and thus cannot be treated as an equivalent substitute of natural nesting sites.

The presence of birds in the nest (both European roller and Common starling) during sensor deployment affected microclimate significantly, increasing interior temperature and temperature buffering capacity in both natural cavities and nest-boxes. However, we found similar differences between nest-types in both empty and occupied nests. These results are in line with previous studies that found that even a much smaller bird, great tits *Parus major,* increased interior temperature and temperature buffering capacity in nest-boxes (Veľký et al. 2010; Maziarz & Wesołowski 2013) as well as marsh tits *Poecile palustris* in natural cavities (Maziarz 2019). Similarly to Maziarz 2019, and Maziarz and Wesołowski (2013), we found that humidity rates were lower in occupied compared to empty cavities. However, we found a reverse relationship in nest-boxes. This result could be explained by the huge difference of humidity rates between nest types: the presence of birds in the nest could buffer the humidity level to a medium level, in between the dry empty nest-boxes and the humid empty cavities. The effect of the presence of birds in the nest on microclimate underlines the greater energetic cost for birds using nest-boxes which showed greater microclimatic variations compared to natural cavities in our study site (Maziarz 2019).

5.2 Rollers prefer artificial over natural nests despite more stressful microclimatic conditions

We found that nest-boxes had higher occupation rates compared to natural cavities, suggesting their strong attractiveness. This observed preference could be due to a better protection against predators in nest-boxes than in natural cavities, a benefit which has been identified for other species e.g. in the

Madeiran storm petrel *Oceanodroma castro* (Bolton et al. 2004). In our study, we found a slightly higher frequency of predation (excluding unknown failure events) in natural nests compared to nest-boxes (n=6 and n=4 respectively, 8.7% and 5.7% of recorded breeding attempts in respective nest type in our study site between 2016 and 2019). Although this difference is not significant on our study site, the reduced intensity in the monitoring of cavities compared to nest-boxes (see Methods) could mean that we could have not detected some predation events at the early stage of the reproduction (e.g. during egg-laying or incubation period). The real frequency of predation events in natural cavities might hence be higher than the one we observed. Long term breeding monitoring and more intensive surveys of natural cavities would give more insights to validate this hypothesis in the future.

Observed predation rates were however extremely low in both nest types and support the findings of Parejo and Avilés (2011) showing that rollers are able to assess predation risk in nest site selection, similarly to several cavity nesting birds (see e.g. Fontaine & Martin, 2006; Mönkkönen, Forsman, Kananoja, & Ylönen, 2009; Wesołowski, 2002). It would thus be possible that preference for safe nesting sites could lead rollers to select for less suitable thermal or humidity conditions in order to reduce the nest predation risk, as suggested in the great tit (Maziarz et al. 2016). However, this hypothesis is not supported by our findings for the roller: Of the available nest-boxes, rollers selected the warmest ones, with high maximal (MAXTint) and average interior temperature (MOYTint). Warmer nests may be especially attractive to cavity-nesting altricial birds, as they could reduce energetic costs and improve hatching success, especially at the beginning of the breeding season, when minimal ambient temperatures are still low (Reid et al. 2000). Early-season microclimatic conditions in nest-boxes could lead rollers to select these warmer artificial nests at the risk of exposing their chicks to more stressful extremely high temperatures in the following weeks (Catry et al., 2015). However, when selecting a nest-box, rollers also tended to occupy the nests with better temperature buffering capacity (DTMAXabs and DTMOYabs). This result suggests that rollers could be able to avoid the most stressful microclimatic conditions among the available nest-boxes, independently from nest predation risk.

5.3 Roller breeding success does not differ between nest types

Contrary to our prediction, we found no significant difference in breeding success parameters between artificial and natural nests.

The probability of a breeding pair bringing at least one chick to fledging in occupied natural nests was significantly positively correlated with humidity rates (MAXhum, MINhum, MOYhum), marginally negatively correlated with humidity and temperature variation (DIFFHum, DIFFTint) and marginally positively correlated with buffering capacity (DTMOYabs) and minimum temperature (MINTint) in the nest. These results confirm that dry and poorly buffered microclimatic conditions negatively impact fitness. However, all these parameters were significantly more favourable in natural cavities than in nest-boxes. Thus we would have expected higher breeding success in natural nests, as demonstrated in other bird species, e.g. in the African penguin *Speniscus demersus* (Lei et al. 2014) or in the Lesser kestrel *Falco naumanii* (I. Catry et al. 2015).

The absence of significant disparities between nest types could be explained by roller occupation strategy. As rollers avoided the nest-boxes with the least favourable microclimates (see section 5.2), the induced stress in the selected artificial nests may have been sufficiently reduced as to not significantly impact the individual fitness. The positive impact of this strategy may have been additionally strengthened by the particular heat tolerance of rollers compared to other bird species. Catry et al. (2015) found that in nest-boxes in Portugal roller chicks suffer much less from extreme heat conditions than those of the Lesser kestrel. It is possible that rollers have sufficient plasticity to tolerate a certain amount of microclimatic stress. Furthermore, Catry et al. (2015) showed that roller chicks could survive interior maximum temperatures of more than 50°C, which largely exceeds maximum interior temperatures recorded in our study (43.5°C), despite similar heat waves with days exceeding 37°C of maximum exterior temperature in June, July and August 2017 (www.meteofrance.fr). Nest-boxes directly exposed to sunlight can have interior maximum temperature that largely exceeds ambient temperature (Ellis 2016). All the nest-boxes in our study area are placed on tree trunks and therefore benefit from the shade of branches and foliage, which is not the case in nest-boxes placed on poles and buildings in the study site described by Catry et al. (2015). This could explain the lower maximum temperatures found in the nest-boxes on our study site.

In southern Spain, Valera et al. (2019) also did not find breeding success disparities in the European roller between wooden nest-boxes and natural and semi-natural cavities, despite microclimatic disparities between nest types similar than found in our study (Amat-Valero et al. 2014). However, to our knowledge, they did not explore the link between the two.

Overall, our results found that roller fitness was not negatively impacted in the nest-boxes they selected, at least in terms of breeding success. However, the least favourable microclimate in nestboxes probably increases energy expenditure of rollers, as also suggested in the great tit (Maziarz 2019), which could have other fitness consequences, and affect traits such as chick growth (Andreasson, Nord & Nilsson, 2018), body condition (Catry, Franco et al., 2011), or post-fledging survival (Greño, Belda & Barba, 2008), which would be valuable to explore in future studies. Nonetheless, according to our conceptual framework, in our study site, nest-boxes for rollers must be considered successful devices for reproduction. By avoiding the nest-boxes with the worst microclimate, it is possible that rollers avoid potential ecological traps, contrary to our initial hypothesis. It would be necessary to test this hypothesis in the future by comparing the influence of microclimate on occupancy in the roller between artificial and natural nests, over a climatic and geographical gradient.

5.4 Recommendations for nest-boxes placement

In southern France, roller breeding density is limited by nest availability (Finch et al. 2019). In our study site, nest-boxes were more attractive than natural cavities and did not deter breeding success of rollers. Therefore, providing nest-boxes as additional available nesting places could be beneficial to conservation of the species.

While we found that rollers seem to be able to avoid the least favourable nest-boxes among those available, this choice was only possible because these were located in different settings, under tree canopy, which created a variety of microclimates. This might not always be the case: for instance, in open habitats, nest-boxes are usually placed on electricity poles (see e.g. Aleman & Laurens, 2013; Monti et al., 2019) and hence directly exposed to sunlight. To avoid extreme microclimatic conditions in nest-boxes for cavity breeders such as rollers, we recommend the following:

(1) In Mediterranean and tropical regions, place nest-boxes in shaded conditions and oriented northwest to northeast (southwest to southeast in Southern hemisphere). This reduces both maximum temperatures and temperature variation (see also Catry, Franco & Sutherland, 2011). However, in colder regions of the northern hemisphere, nest-boxes should be south-facing in order to favour early-breeding species, especially at the beginning of the breeding season (see e.g. Ardia et al., 2006; Dawson, Lawrie, & O'Brien, 2005). Similarly, we recommend avoiding placing nest-boxes on electricity or telephone poles, as these provide no shade. This is especially important in warm regions, where birds can suffer from overheating, but cold nights can also affect bird survival in every part of the world in such poorly buffered microclimatic conditions.

(2) Build nest-boxes using materials with good insulation properties, such as carved logs or tree trunks (Griffiths et al. 2018), as it will reduce maximal and increase minimal temperature in the nest, as well as daily fluctuations, and increase humidity rate, and hence improve attractivity of the nest and the probability of laid eggs to produce fledglings.

These measures should reduce the probability of nest-boxes creating deleterious microclimatic conditions for their occupants. Our findings also confirm previous studies showing that nest boxes poorly replicate the microclimate of tree cavities. Therefore, we highlight the need to focus on protecting cavity trees, while treating nest boxes as temporary solution in species conservation, whose significant installation and maintenance costs could be difficult to sustain in the long term (Lindenmayer et al. 2009; Lindenmayer et al. 2017; Goldingay et al. 2018).

6 Conclusion

Our findings demonstrated that for the European roller in our study site, nest-boxes were more attractive than natural cavities and that breeding success between the two nest types was not significantly different. The rollers seemed to be able to avoid the least favourable nest-boxes, and while the microclimatic conditions of artificial nests were more variable, this neither deterred occupation nor translated into lower breeding success. However, the large microclimate differences

observed between nest types might affect energy expenditure of birds and could hence deter other bird fitness parameters or proxies which would be valuable to explore in future studies.

Using the framework of the ecological trap hypothesis enabled us to compare preference and fitness between a natural habitat – tree cavities – and nest-boxes in order to evaluate the effectiveness of the latter for the conservation of a secondary cavity breeder. This framework is potentially applicable to any species in which some populations use restored or artificial habitats as well as unmodified or natural habitats at a given stage of their life history.

However, this framework focuses solely on the ecology of the target species, while evaluating habitat restoration programs should take other considerations into account. A more holistic approach could include an evaluation of (i) the durability or resilience of the restored or artificial habitat in comparison to the natural or unmodified habitat, (ii) the social and economic costs of restoration compared to conservation outcomes, and (iii) ecosystem functionality, i.e. placing restored habitats and target species in a broader ecological network, taking into account the relationship between landscape elements and their structuration, and the fitness of the target species, which would enable finer-scale recommendations.

7 Data Accessibility

All data will be archived in appropriate long term and public data repository (e.g. Dryad)

8 Author's contribution

TS and AB conceived the ideas and designed methodology; TS and AG collected and analysed the data; TS and AB led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

9 Acknowledgements

We are grateful to the numerous volunteers and interns from A Rocha France who participated in data collection: Anthony Bahuaud, Mélanie Dasse, Lisa Gili, Armelle Hege, Alice Goerger, Vincent Robert, Romain Maillet and Pierre Paulhiac. We thank the private landowners and farmers, who have given access to their land for this study.

Discussion

Cette étude compare pour la première fois la préférence entre cavités naturelles et nichoirs chez le rollier d'Europe. Pour cela, la mesure utilisée est celle de la probabilité d'occupation. Les cavités naturelles utilisées pour cette étude ont été choisies sur la base de notre expérience de terrain et de la taille du trou d'entrée (cavités de Pic vert mesurant en moyenne 60mm de diamètre (Cramp 1985b)), mais nous ne pouvons être certains que toutes les cavités incluses dans l'étude sont potentiellement utilisables par les rolliers, au contraire des nichoirs. En effet, certaines d'entre elles pourraient être inondées (Wesolowski et al. 2002) ou trop profondes pour une occupation par le rollier. Cependant il n'existe aucune étude permettant de connaître avec précision les éventuelles caractéristiques intérieures des cavités recherchées par le rollier. Le risque est cependant réel d'avoir pu inclure des cavités inutilisables, et donc de sous-estimer la probabilité d'occupation des cavités naturelles par le rollier. Cependant, à l'inverse, il est certain que nous n'avons pas inclus toutes les cavités naturelles présentes et donc disponibles pour la nidification du rollier sur la zone d'étude dans l'analyse. En effet, certains secteurs de la zone d'étude ne nous étaient pas accessibles, et certaines cavités étaient situées trop en hauteur pour pouvoir y accéder. Ce biais tend donc au contraire à surestimer la probabilité d'occupation des cavités naturelles par le rollier. Au final, nous estimons que notre mesure de la probabilité d'occupation des cavités est au mieux proche de la probabilité réelle, mais surestime sans doute largement la réalité. La préférence des rolliers pour les nichoirs nous semble donc indéniable sur la zone d'étude.

Contrairement aux deux autres sites étudiés dans le chapitre précédent (Roussillon et Canal du Midi), les cavités naturelles ne sont pas un facteur limitant dans la Vallée des Baux, et de nombreux nichoirs et cavités demeurent inoccupés chaque année, et ce non seulement par le rollier mais également par les espèces concurrentes présentes sur la zone (Etourneau sansonnet, Petit duc Scops, Mésange charbonnière *Parus major*, Huppe fasciée). Dans ce contexte, le taux d'occupation relativement élevé des nichoirs sur la zone d'étude par les rolliers (entre 30 et 40% chaque année, *données A Rocha France non publiées*) est donc également un indice supplémentaire de la préférence des rolliers pour ce type de nid. L'une des raisons pour cette préférence pourrait être la facilité à repérer ces structures

massives dans le paysage, au contraire des cavités naturelles. Cette visibilité peut présenter un risque pour l'espèce. Rodriguez-Ruiz et al. (2011) ont en effet montré que les nichoirs les plus visibles sont plus sujets à la prédation que les autres nichoirs. Sur notre zone d'étude, tous les nichoirs sont situés dans des arbres possédant un houppier fourni, mais ils sont tous largement visibles car situés sur une section du tronc apparente et non, ou peu, ramifiée. Nous n'avons pas mesuré ni observé de prédation particulière d'un nichoir plus qu'un autre sur notre zone d'étude, et ne pouvons confirmer les résultats de Rodriguez-Ruiz et al. (2011).

L'absence de limite dans le nombre de sites de nidification disponible signifie par ailleurs que la sélection des nids par les rolliers peut se faire sur la base de caractéristiques environnementales comme la distance aux autres territoires de rollier (Eltabet 2013) ou aux territoires d'alimentation (Kiss et al. 2014), ou encore le microclimat au sein des nids, ce qui ne serait sans doute pas le cas si cette ressource était limitante localement. Alors que les deux premiers critères nécessiteraient des études supplémentaires à l'avenir afin d'étudier leur effet sur la sélection des nids par le rollier, notre étude permet d'explorer l'effet du microclimat. Ce paramètre a été bien étudié au sein des cavités naturelles et des nichoirs artificiels chez plusieurs espèces d'oiseaux cavicoles (Wiebe 2001; Dawson et al. 2005; Rhodes et al. 2009; Maziarz & Wesołowski 2013; I Catry et al. 2015; Maziarz et al. 2017), dont le rollier (Amat-Valero et al. 2014), et plusieurs études ont déjà décrit son lien avec les caractéristiques physiques du nid (Ardia et al. 2006; Maziarz et al. 2017). Plusieurs études ont également étudié le lien entre microclimat et valeur sélective des individus (Dawson et al. 2005; Ardia 2005a; Andreasson et al. 2018), et certaines ont identifié les mécanismes fins pouvant conduire des valeurs extrêmes du microclimat à influer négativement sur certains traits vitaux des individus (Ardia 2005a; Fairhurst et al. 2012; I Catry et al. 2015; Harris et al. 2017; Newberry & Swanson 2018). Cependant à notre connaissance, notre étude est l'une des premières qui montre une sélection préférentielle des sites de nidification en fonction du microclimat intérieur, permettant donc potentiellement d'éviter de potentiels pièges écologiques. L'étude des mécanismes permettant l'évitement des pièges par les espèces cibles est un enjeu crucial pour le développement et l'amélioration de l'usage des dispositifs artificiels pour la conservation.

Finalement, notre étude constitue à notre connaissance l'un des premiers tests formels de l'hypothèse de piège écologique pour évaluer le succès d'un dispositif artificiel pour la conservation d'une espèce (voir Sutherland et al. (2014) également). L'évaluation du succès d'une mesure de conservation est un processus complexe dont les modalités font encore largement débat (Usher 1986; Salafsky & Margoluis 1999; Kleiman et al. 2000; Akçakaya et al. 2018). L'évaluation peut être en effet interne ou externe, prendre en compte les relations entre acteurs ou pas, se focaliser sur l'espèce ou sur l'écosystème, considérer la durée du programme uniquement ou le long terme, pour ne citer que quelques éléments débattus sur le contenu idéal d'un programme d'évaluation d'une mesure de conservation. Même si ce débat permet d'améliorer les réflexions et le regard critique sur la qualité des programmes de conservation, il demeure inaudible pour la plupart des gestionnaires qui recherchent des réponses claires à la question du succès des mesures mises en œuvre. Cependant, lorsqu'elle vise une espèce ou une population ciblée, toute évaluation d'une mesure de conservation repose essentiellement et à minima sur l'identification de son effet sur les individus de l'espèce ciblée (Noss 1990; Salafsky & Margoluis 1999; Spellerberg 2005; Kapos et al. 2009) : l'action mise en œuvre parvient elle à les atteindre, et si oui leur est-elle favorable du point de vue de leur valeur sélective, c'est-à-dire permet-elle d'améliorer la pérennité de la population ou de l'espèce ? Dans le contexte de l'utilisation des dispositifs artificiels, les questions sont donc (1) sont-ils occupés par des individus de l'espèce ciblée et (2) les individus qui les utilisent ont-ils une valeur sélective supérieure ou égale à ceux qui ne les utilisent pas ? Cette deuxième question inclut donc la problématique de la comparaison de la valeur sélective entre individus concernés par la mesure de conservation d'une part, et individus non concernés d'autre part. Le test de l'hypothèse de piège écologique nécessite justement de répondre à ces deux questions, et requiert la comparaison de l'occupation et de la valeur sélective entre individus utilisant l'habitat modifié et ceux utilisant l'habitat non-modifié (Kokko & Sutherland 2001; Battin 2004; Robertson & Hutto 2006). Il s'agit donc d'un cadre théorique pertinent pour procéder à l'évaluation des dispositifs artificiels, transposable à d'autres situations et modèles d'étude comme nous allons le voir dans le Chapitre 5.

Chapitre 5

Risky attraction? Colonial Laridae prefer managed nesting sites over unmanaged ones but show species specific fitness responses in South of France

---

Sternes Caugek ©Thomas Blanchon

Schwartz T.[1,2,3], Besnard A.[3], Sadoul N.[4], Pin C.[4], Scher O.[5], Blanchon T.[2], Béchet A.[2] (*in prep*.)

Risky attraction? Colonial Laridae prefer managed nesting sites over unmanaged ones but show species specific fitness responses in South of France.

[1]A Rocha France, Domaine des Courmettes, 06140 Tourrettes-sur-Loup, France

[2]Institut de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

[3]PSL Research University, CEFE UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, EPHE, 1919, route de Mende, 34293 Montpellier, France

[4]Amis des Marais du Vigueirat, Chemin de l'Etourneau, 13104 Mas-Thibert, France

[5]Conservatoire d'Espaces Naturels Languedoc-Roussillon, 26 Allée de Mycènes 34000 Montpellier, France

Résumé :

Dans le contexte de la crise actuelle de la biodiversité, la protection et la restauration d'éléments clés de l'habitat sont de plus en plus importantes pour la conservation de nombreuses espèces de vertébrés. Des dispositifs artificiels sont donc de plus en plus utilisés pour créer des habitats alternatifs, tels que des sites de nidification pour les oiseaux. Cependant, peu d'études évaluent le succès de ces outils de conservation, alors qu'ils pourraient constituer des pièges écologiques pour les espèces cibles. Dans le sud de la France, 157 îlots artificiels ont été créés et gérés entre 2007 et 2016 afin d'améliorer le statut de conservation de sept espèces coloniales de Laridés. Dans cette étude, nous comparons la dynamique de l'occupation et les paramètres de reproduction de ces espèces entre les 157 sites gérés et 862 sites de nidification naturels ou non gérés au cours de la période d'étude afin d'évaluer le succès de la création des sites artificiels pour chacune des espèces ciblées. Nous explorons également les préférences des espèces pour différentes caractéristiques des sites de nidification et leur impact respectif sur les paramètres de reproduction. Nous avons constaté que les sites de nidification gérés étaient plus attractifs que les sites non gérés pour toutes les espèces, à l'exception de la mouette rieuse. La probabilité de colonisation était plus élevée lorsque les sites avaient été utilisés par d'autres espèces l'année précédente. La probabilité d'abandon était également plus faible lorsque la reproduction avait été réussie l'année précédente chez toutes les espèces sauf la sterne pierregarin, et diminuait avec la taille de la colonie l'année précédente chez toutes les espèces sauf le goéland railleur. Les paramètres de reproduction étaient similaires entre les deux types de sites de nidification, sauf pour la Sterne hansel qui avait une productivité plus faible sur les sites gérés. La distance par rapport au rivage était une caractéristique attractive importante des sites de nidification artificiels chez toutes les espèces. Les autres caractéristiques des sites de nidification ont eu des effets divers sur la colonisation, l'abandon et la valeur sélective. Nos résultats soulignent que les sites de nidification artificiels peuvent être des outils de conservation efficaces pour tous les Laridés coloniaux qui se reproduisent dans le sud de la France, à l'exception de la sterne hansel pour laquelle ils pourraient être des pièges écologiques. Nos résultats sur les caractéristiques des îlots peuvent être utiles pour la conception de futurs projets de création d'îlots artificiels.

Mots clés : piège écologique ; îlot artificiel ; site de reproduction naturel ; succès reproducteur ; productivité ; Goéland railleur *Chroicocephalus genei*; Mouette mélanocéphale *Ichthyaetus melanocephalus* ; Mouette rieuse *Chroicocephalus ridibundus* ; Sterne naine *Sternula albifrons* ; Sterne pierregarin *Sterna hirundo*; Sterne hansel *Gelochelidon nilotica*; Sterne caugek *Thalasseus sandvicensis*

Abstract:

In the context of the current biodiversity crisis, the protection and restoration of key habitat features is increasingly important for numerous vertebrate species. Artificial devices are thus increasingly used to create alternative habitats, such as nesting sites for birds. However, few studies evaluate the success of these conservation tools, while they could act as ecological traps for the target species. In the south of France, 157 artificial islands were created and managed between 2007 and 2016 in order to improve the conservation status of seven colonial Laridae species. Here, we compare the dynamic of occupancy and breeding parameters of these species between the 157 managed sites and 862 natural or unmanaged nesting sites during the 10 years of the study period in order to evaluate the success of the creation of the artificial sites for each of the targeted species. We also explore species preference for different characteristics of the nesting sites and their respective impact on breeding parameters. We found that managed nesting sites were more attractive than unmanaged sites in all species except the Black-headed gull. Colonization probability was higher when the sites had been used by other species the previous year. Abandonment probability was also lower when breeding was successful the previous year in all species but the Sandwich tern, and decreased with the size of the colony the previous year in all species except the Slender-billed gull. Breeding parameters were similar between the two nesting site types, except for the Gull-billed tern which had lower productivity on managed sites. Distance to the shore was an important attractive characteristic of artificial nesting sites in all species. Other nesting site characteristics had species-specific effects on colonization, abandonment and fitness. Our results highlight that artificial nesting sites can be successful conservation tools for all the colonial Laridae breeding in the south of France, except for the Gull-billed tern for which they could act as ecological traps. Our results on island characteristics can be useful for the design of future artificial islands creation projects.

Keywords: ecological trap; artificial island; natural nesting site; breeding success; productivity; Slender-billed gull Chroicocephalus genei; Mediterranean gull Ichthyaetus melanocephalus; Black-headed gull Chroicocephalus ridibundus; Little tern Sternula albifrons; Common tern Sterna hirundo; Gull-billed tern Gelochelidon nilotica; Sandwich tern Thalasseus sandvicensis

Introduction

Ecological restoration has largely expanded in recent decades, following the current rapid decline of biodiversity worldwide (Dobson 1997). This expansion has resulted for a large part in the raise of biodiversity offsetting programmes (Maron et al. 2015). Numerous methods to restore or recreate habitats damaged or destroyed by human activities have been developed. Among these methods, the use of artificial devices mimicking natural habitats has been increasingly implemented, targeting especially endangered vertebrates: shelters for reptiles (Grillet et al. 2010), boxes for wintering and nesting bats (Flaquer, Torre & Ruiz-Jarillo, 2006), nest-boxes for birds and mammals (Goldingay & Stevens 2009) and artificial islands for colonial waterbirds and seabirds (Burgess & Hirons 1992; Perennou et al. 1996). Yet robust evaluations of the benefit of these substitute habitats in terms of individual fitness and population viability of the target species remain scarce (Goldingay & Stevens 2009; Wesołowski 2011, but see Sutherland et al. 2014; Bourgeois et al. 2015; Schwartz et al. 2020). While many studies evaluate occupancy of artificial devices (Goldingay & Stevens 2009; Lindenmayer et al. 2009), a fundamental issue is that colonization by the target species does not necessarily demonstrate any benefit for individuals or populations, as the new site may have a deleterious impact on reproduction or survival: for instance, by increasing nest predation risk (Robertson & Hutto 2006; Ward et al. 2011). If individual fitness or population growth rate of the target species decrease due to its colonization of artificial devices, the artificial device can become an ecological trap (Kokko & Sutherland 2001; Schlaepfer et al. 2002; Battin 2004; Robertson & Hutto 2006).

Ecological traps occur when perceived habitat quality does not match its actual quality (Schlaepfer, Runge & Sherman, 2002). This mismatch between perception and quality may occur especially in the context of human-induced rapid environmental changes (Sih 2013; Robertson et al. 2013). As such, man-made habitats such as artificial devices are especially susceptible to create ecological traps (Robertson & Hutto 2006; Hale & Swearer 2017). Evaluation of the benefits of artificial devices for ecological restoration of biodiversity may thus benefit from the framework used to test the ecological

trap hypothesis. In this framework, artificial sites become ecological traps if they are (i) preferred over natural ones and (ii) individual fitness or population demographic parameters are lower than in the natural ones (see an example of this approach in Schwartz, Genouville & Besnard (2020)).

Six of the seven species of colonial Laridae breeding in the south of France (i.e. Slender-billed gull *Chroicocephalus genei*, Mediterranean gull *Ichthyaetus melanocephalus*, Little tern *Sternula albifrons*, Sandwich tern *Thalasseus sandvicensis*, Gull-billed tern *Gelochelidon nilotica* and Common tern *Sterna hirundo*, but not Black-headed gull *Chroicocephalus ridibundus*) are listed in international texts (annexe 1 of the EU Bird directive, Bern convention, Bonn convention, AEWA), and four of these species have unfavourable conservation status in France (i.e. Slender-billed gull, Black-headed gull, Sandwich tern and Gull-billed tern). On the French Mediterranean coast, their reproductive success was shown to be most often well below 0.5 chicks per pair, a productivity that does not allow self-sustaining populations (Sadoul 1996; Sadoul 2011; Life+ ENVOLL Project 2018). Some of these species showed a decline in their population on the French Mediterranean coast (Sadoul 1997). The poor quality of breeding sites stands out as the most likely cause to explain this poor productivity (Sadoul 1996). Indeed, colonies often settle on dykes or islands easily accessible to terrestrial predators such as foxes, dogs, rats or wild boars. Also colonies may be flooded where water level fluctuates. Hence, restoring and creating high quality breeding sites was identified as a potential leverage for the conservation of these species (Perennou et al. 1996). Unlike most colonial seabirds, colonial Laridae show relatively low fidelity to the breeding site, generally leading to moderate to strong spatial dynamics of the colonies within and among years (Scarton et al. 1994; Sadoul 1996). However, the choice of breeding site can strongly influence breeding success and condition the maintenance of a population in a favourable conservation status.

Several physical characteristics are suspected to play a significant role in breeding sites selection by colonial Laridae. With the exception of the Black-headed gull, these species are known to nest on the ground and look for bare soil to lay their eggs (Hanssen 1984; Burger & Gochfeld 1988; Fasola & Canova 1992; Medeiros et al. 2012; Lopes et al. 2015). However, the type of substrate seems to also

influence the choice of nesting location, for instance in the Little terns which prefers breeding on shells or coarse sand (Goutner 1990; Medeiros et al. 2012). The distance between the nesting site and the nearest shore edge or the water level around it, are also important selection cues for colonial Laridae (Fasola & Bogliani 1984; Hanssen 1984; Catry et al. 2004; Ratcliffe et al. 2008; Chokri et al. 2011) as they have a strong impact on the accessibility of the colony by terrestrial predators. Other potential cues include the area and the shape of the island. Large islands could attract species breeding in large colonies such as the Sandwich tern (Cramp 1985c), while species breeding in smaller groups such as the Little tern and the Common tern prefer smaller islands (Burger & Lesser 1978; Hanssen 1984; Fasola & Canova 1991; Eason et al. 2012) and elongated shapes might attract species which breed close to the edge of the islands such as the Little tern, because of their high perimeter/area ratio (Eason et al. 2012).

These criteria have been used by managers to build attractive artificial nesting in the south of France (Perennou et al. 1996; Life+ ENVOLL Project 2018), where colonial Laridae have benefited from the creation and restoration of over 157 nesting sites between 2006 and 2015, as part of a Mediterranean conservation action plan for these species (http://life-envoll.eu/layman-s-report-version-francaise). However, little is known about the benefits of artificial nesting sites for the target species (but see Pakanen et al. 2014 for the Little tern), and the selection of such sites by birds does not necessarily translate into good reproductive success. The risk exists of creating ecological traps, by attracting individuals on sites that do not fully match their needs, and hence reducing individual fitness compared to natural sites (Robertson et al. 2013; Hale & Swearer 2017; Robertson & Blumstein 2019).

Here we took advantage of the intensive monitoring of seven colonial laridae species over a 10-year period in the South of France. We compared nesting on managed sites, i.e. artificial islands built specifically or restored to accommodate these species, to unmanaged sites, i.e. natural islands or dykes that were not managed purposely for them. In this study, we aimed to (1) test whether these modified nesting sites (hereafter “managed sites”) were ecological traps or not by comparing colonization

probability and breeding success between managed and unmanaged sites; and (2) understand how the physical characteristics of managed sites influence habitat selection and breeding success for the different species, in order to define the best practices in breeding site restoration for colonial Laridae conservation. Because managed sites were created by taking into account field knowledge about ecological requirements of the target species, we hypothesised that they were not ecological traps. Therefore, we predicted that managed sites would be more attractive than unmanaged sites, and that reproduction levels would be similar or better on these restored sites, for each of the target species.

Material and methods

The study took place between 2007 and 2016 along the entire French Mediterranean coast (Figure 1). 862 unmanaged breeding sites used at least once by at least one of the seven Laridae species or by the Pied avocet *Recurvirostra avosetta* – which has similar ecological requirements and often form multispecies colonies with the other Laridae species – were recorded during the study period. A total of 157 islands were created or restored during the period. Physical characteristics of each managed site were recorded the year they were created or modified: water depth around the island (in 2 categories: shallow if less than 0.30m and deep otherwise), distance to the closest shore edge (in meters), area (in m²), shape (compact if the ratio between length and width of the site is below 1.3 and stretched otherwise), type of substrate (clay, sand or shell) and vegetation cover (in %).

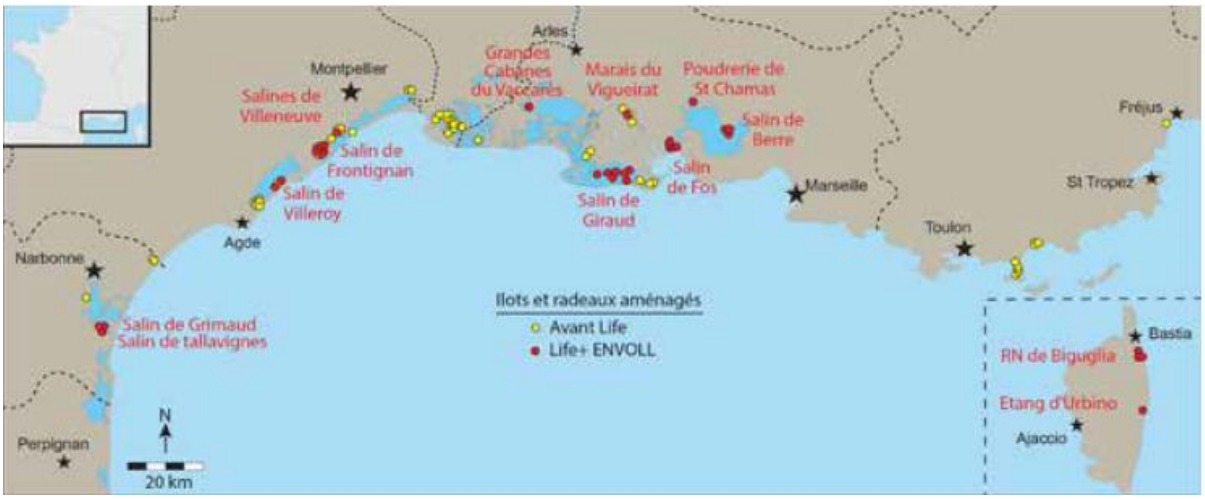


Figure 1: Map of managed nesting sites monitored during the study period

A standardized monitoring protocol was used throughout the study area to record and monitor every breeding event of Laridae on both managed and unmanaged nesting sites from 2011 to 2016 (Appendix 1). Although the protocol was not yet standardized for all sites from 2007 to 2010, breeding events and breeding parameters were recorded as precisely as possible during this period on most sites. Measured parameters included maximum number of breeding pairs, number of fledglings per nesting site, and success probability (at least one fledgling per site) and were recorded each year for each species on each occupied site.

Statistical analyses

We first compiled occupation histories of each nesting site by each of the seven species for each year between 2007 and 2016. Because of intensive field work enhanced by aerial surveys in areas of low terrestrial accessibility (e.g. a few private marshes in the Camargue), we are confident that we detected all colonies of the species during the breeding season. We thus considered that the probability of detecting the occupation of a nesting site was equal to 1. Availability of nesting sites changes over time as new sites are created and others disappear. When they are available, sites can be colonized or not, and once occupied they can be abandoned or not the following year. Therefore, we developed a multi-state model in order to model site occupancy dynamics of nesting sites over years. We considered three states for each site for each year: (1) non available, (2) available but not occupied and (3) available and occupied. Transitions between states between two successive breeding seasons were modelled using the following matrix A:

$$A \quad \begin{array}{c} \\ (1) \\ (2) \\ (3) \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{ccc} (1) & (2) & (3) \end{array} \\ \begin{bmatrix} 1-pba & pba*(1-clz) & pba*clz \\ pbna & (1-pbna)*(1-clz) & (1-pbna)*clz \\ pbna & (1-pbna)*abd & (1-pbna)*(1-abd) \end{bmatrix} \end{array}$$

pba is the probability for an unavailable nesting site to become available the following year. *pbna* is the probability for an available nesting site to become unavailable the following year. *clz* is the probability for an available and unoccupied nesting site to be colonized by a species the following

year. *abd* is the probability for an available and occupied nesting site to be abandoned the following year.

We first tested the effect of the type of nesting site (categorical covariate with two levels: managed/unmanaged) on the colonization and abandonment probabilities for all species, by compiling occupation histories of each site by any of the seven species, in the model A1 (described in Appendix 2). We included the size of the colony (sum of the maximum number of pairs of all species breeding on the site the year before) in the model for the abandonment probability, as the size of the colony is thought to be a good predictor of colony persistence in colonial waterbirds (Wyman et al. 2014).

We included all covariates together in a single model (A2) (described in Appendix 2).

In a second step, we used the same model structure to explore the effect of physical characteristics on colonization probability of managed sites by each individual species alone. Because none of the managed sites became unavailable during the study period (*pbna*=0), we simplified the matrix A into the following matrix B:

$$B \quad \begin{array}{c} \\ (1) \\ (2) \\ (3) \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{ccc} (1) & (2) & (3) \end{array} \\ \begin{bmatrix} 1-pba & pba*(1-clz) & pba*clz \\ 0 & 1-clz & clz \\ 0 & abd & 1-abd \end{bmatrix} \end{array}$$

We included all the different physical characteristics described above as covariates in a single model. The continuous variables were scaled (i.e. distance to the closest shore edge, area and vegetation cover etc.).

This third model (B1) is detailed in Appendix 2. The model with all covariates did not converge for the Gull-billed tern probably because the species occupy too few managed nesting sites (n=9). Excluding the substrate covariate allowed running a simplified model for this species (B2, cf. Appendix 2).

Models were fitted within a Bayesian framework using Markov chain Monte Carlo (MCMC) simulations run in Jags v4.1.0 (Plummer 2003) within the R environment (v3.4.3) (R Core Team,

2017) with the package R2jags (Su & Yajima 2012) .. We used vague prior for all parameters, (normal distribution for the priors of all slope parameters with mean = 0 and sd = 100 and uniform distribution in the range of 0 to 1 for *pba* and *pbna* in the models A1 and A2, and for *pba* and *abd* in the models B1 and B2).

We ran two chains simultaneously with 50,000 iterations. The first 10,000 iterations of each chain ("burn-in" period) were discarded and chains were thinned by 10 iterations. We checked convergence of the MCMC chains for each parameter both visually and using the R-hat statistics, with a threshold value of 1.02 over which we considered no convergence. All estimates are medians of the posterior distribution and their 95% credibility interval (CRI).

Finally we tested the effect of nesting site type, and of physical characteristics of managed sites, on breeding parameters for each individual species using generalized linear mixed models. We considered nesting site identity and the year as random factors. For the managed sites, we modelled the effect of each nesting site characteristic individually on (1) the probability to have at least one fledgling per nesting site (success probability) (with the log-transformed maximum number of breeding pairs as an offset) using a binomial distribution and logit link function, (2) the number of fledglings (with the maximum number of breeding pairs as an offset, log-transformed) per successful nesting site using a truncated Poisson distribution and a log link function, and (3) the maximum number of breeding pairs (with the log-transformed nesting site area as an offset) using a Poisson distribution and a log link function. Similarly, we modelled the effect of the type of nesting site (managed or unmanaged) on the two first breeding parameters listed above, but we used a negative binomial distribution and a log link function for the number of fledglings, in order to take into account overdispersion of the residuals. We checked for overdispersion in the residuals when using a Poisson or truncated Poisson distribution and none was detected.

All statistical analysis were performed with R environment version 3.4.3 (R Core Team, 2017) using the package glmmTMB (Brooks et al. 2017).

Results

Among the 157 managed sites considered, 104 were occupied at least once during the study period by one or more of the studied species. The number of occupied sites increased from 2 to 70 over time. Annual occupancy rate was 0.34 on average and ranged from 0.11 (2007-2008) to 0.53 (2009) (Figure 2a). The number of nesting sites occupied by each species increased for all species during the study period, and all species bred at least once on a managed site from 2012 to 2016. The proportion of managed sites also increased for all species during the study period, and ranged from 0.10 (Common tern) to 0.73 (Sandwich tern) of all breeding sites in 2016 (Figure 2c).

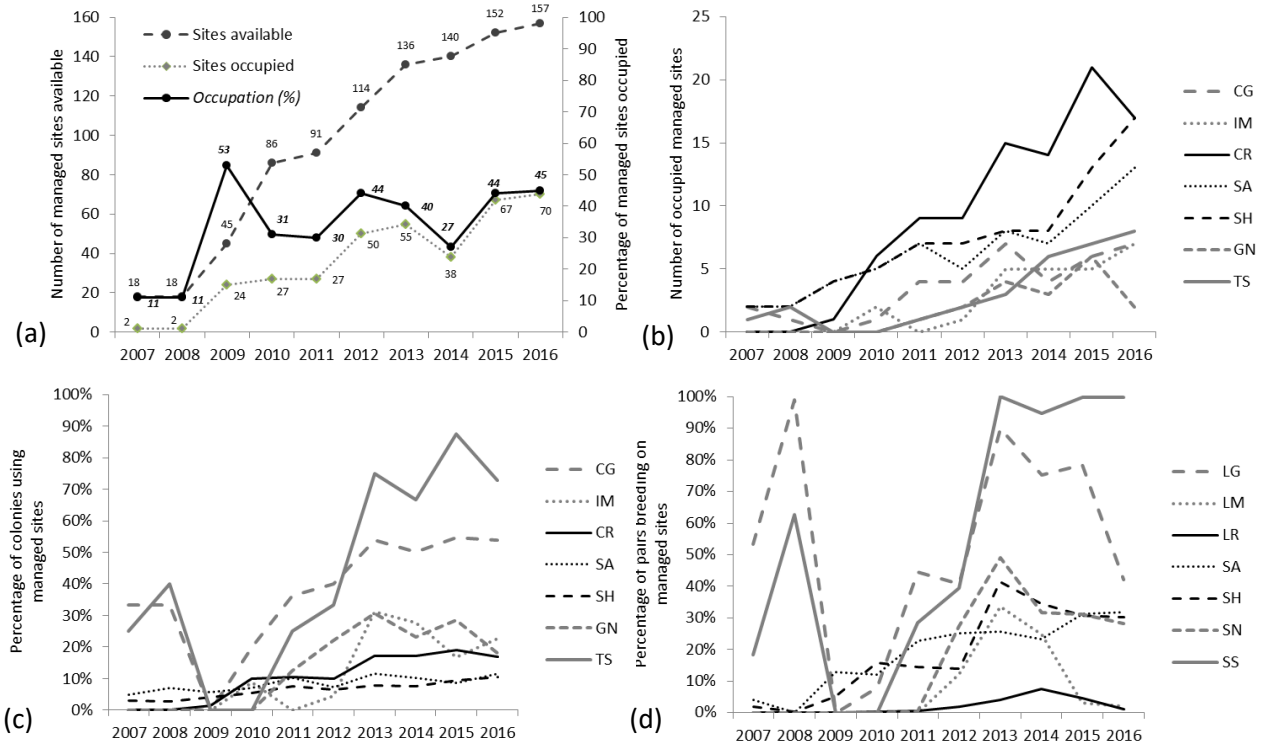


Figure 2: Evolution of (a) the number of available managed sites and occupation rate by at least one of seven Laridae species (b) the number of managed sites occupied by each species, (c) the percentage of artificial sites among all breeding sites for each species, and (d) the percentage of breeding pairs using artificial sites for each species, during the 2007 to 2016 breeding seasons along the French Mediterranean coast. (CG: Slender-billed gull ; IM: Mediterranean gull ; CR: Black-headed gull ; SA: Little tern ; SH: Common tern ; GN: Gull-billed tern ; TS: Sandwich tern)

1- Modelling of colonization and abandonment probabilities

a- for all species together

Colonization probability was twice higher on managed than on unmanaged nesting sites (0.312, 95% CRI [0.275; 0.354] vs. 0.161, 95% CRI [0.152; 0.171]). Abandonment probability was 19% higher on occupied unmanaged sites than on managed ones (0.526, 95% CRI [0.503; 0.551] vs. 0.344, 95% CRI [0.289; 0.402]). Abandonment probability decreased significantly with the size of the colony on the site the previous year (β=-0.426, 95% CRI [-0.548;-0.320])

b- for each individual species

Both the types of nesting sites and the previous occupancy status were correlated to colonization probability. More specifically, colonization probability was higher on managed sites for all species (ranging from twice higher for Mediterranean gull and Common tern to nine times higher for Sandwich tern), except the Black-headed gull for which it was 57% higher on unmanaged nesting sites (Figure 3b). Colonization probability was also strongly higher for all species (up to over hundred times higher for the Slender-billed gull and the Sandwich tern) when nesting sites were occupied the previous year by another species (Figure 3d).

Abandonment probability ranged between 0.385 and 0.879 depending on the species and the type of nesting site. The effect of the type of nesting site on abandonment differed among the studied species. Abandonment probability was similar between types of site for the Slender-billed gull and the Gull-billed tern. It was higher on unmanaged sites for the Sandwich tern (+29%), the common tern (+24%) and the little tern (+9%) and slightly higher for the Black-headed gull (+11% but overlap of the 95% credibility intervals of the estimates of abandonment probabilities). Abandonment was in contrast slightly lower on unmanaged nesting sites for the Mediterranean gull (-13%, overlap of the 95% CRIs) (Figure 3a). Abandonment probability was significantly and negatively correlated to previous breeding success (at least one fledgling for the species on the nesting site) in every species except the Sandwich tern (up to 4 times for the Gull-billed tern) (Figure 3c) (Table 1). Abandonment probability either decreased or was stable with the number of breeding pairs the year before in every species except the

Slender-billed gull, for which abandonment probability was close to one whatever the size of the colony the previous year (Table 1, Figure 3e).

Table 1: Colonization and abandonment probabilities of managed and unmanaged nesting sites by 7 Laridae species in the south of France according to different covariates. “y-1” = breeding season of previous year. The intercept gathers the following covariates levels: For colonization probability, no occupation by any other species in the previous year; unmanaged site / For abandonment probability, breeding failure in previous year; unmanaged site. For the colony size in previous year, the values correspond to the slope of the linear regression between the covariate and abandonment probability. Values in brackets are 95% credibility intervals (CRI). Estimates in bold have a CRI that either does not include the intercept (for categorical covariates) or does not include zero (for slopes).

		Chroicocephalus genei	Ichthyaetus melanocephalus	Chroicocephalus ridibundus	Sternula albifrons	Sterna hirundo	Gelochelidon nilotica	Thalasseus sandvicensis
Colonization probability	**Intercept**	0.002 [0.001; 0.003]	0.006 [0.005; 0.008]	0.038 [0.034; 0.043]	0.040 [0.035; 0.045]	0.051 [0.046; 0.056]	0.002 [0.001; 0.003]	0.001 [0.001; 0.002]
	Site occupied by other species at y-1	**0.201 [0.129; 0.288]**	**0.280 [0.226; 0.342]**	**0.411 [0.324; 0.498]**	**0.197 [0.159; 0.242]**	**0.308 [0.262; 0.358]**	**0.224 [0.152; 0.318]**	**0.177 [0.099; 0.288]**
	Managed site	**0.009 [0.005; 0.016]**	**0.012 [0.007; 0.019]**	**0.024 [0.015; 0.035]**	**0.144 [0.118; 0.174]**	**0.107 [0.086; 0.132]**	**0.005 [0.002; 0.011]**	**0.009 [0.004; 0.016]**
Abandonment probability	**Intercept**	0.879 [0.724; 0.962]	0.678 [0.574; 0.767]	0.542 [0.486; 0.596]	0.754 [0.705; 0.798]	0.623 [0.582; 0.663]	0.782 [0.626; 0.896]	0.847 [0.602; 0.962]
	Breeding success at y-1	**0.312 [0.107; 0.623]**	**0.456 [0.304; 0.620]**	**0.387 [0.303; 0.477]**	**0.461 [0.351; 0.573]**	**0.405 [0.322; 0.491]**	**0.229 [0.061; 0.552]**	0.888 [0.644; 0.979]
	Colony size at y-1	**0.089 [0.003; 0.192]**	-0.018 [-0.073; 0.036]	**-0.205 [-0.296; -0.128]**	**-0.091 [-0.160; -0.029]**	**-0.099 [-0.165; -0.038]**	-0.059 [-0.167; 0.030]	-0.057 [-0.145; 0.019]
	Managed site	0.835 [0.572; 0.960]	0.806 [0.573; 0.933]	0.430 [0.276; 0.597]	**0.666 [0.578; 0.745]**	**0.385 [0.298; 0.482]**	0.867 [0.602; 0.971]	**0.536 [0.222; 0.831]**

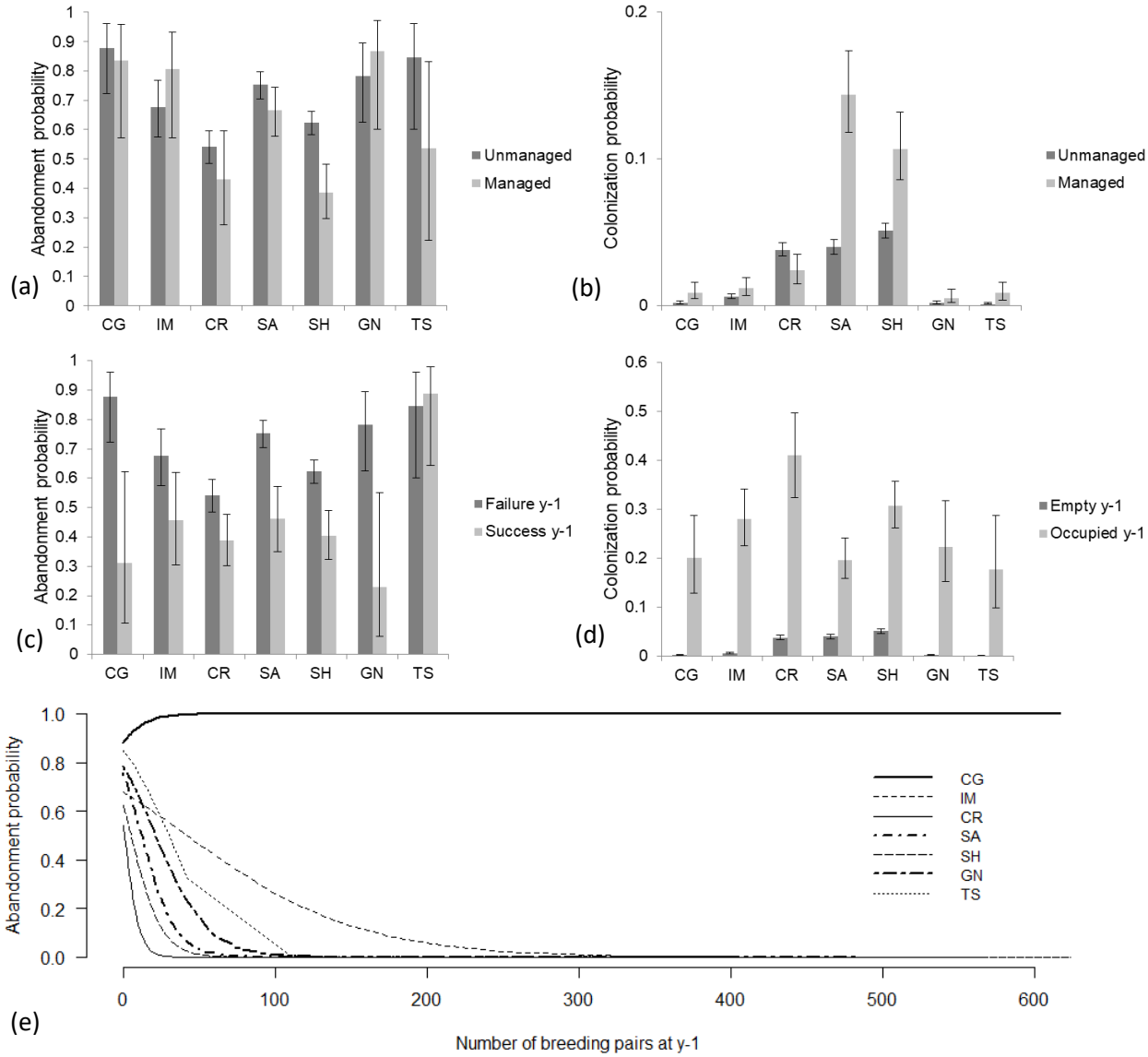


Figure 3 : Colonization and abandonment probabilities of nesting sites by 7 Laridae species in South of France according to different covariates (CG: Slender-billed gull; IM: Mediterranean gull; CR: Black-headed gull; SA: Little tern ; SH: Common tern; GN: Gull-billed tern; TS; Sandwich tern). "y-1" = breeding season of previous year. (a) Abandonment probability according to the type of nesting site; (b) Colonization probability according to the type of nesting site; (c) Abandonment probability according to the breeding success on the site the previous year; (d) Colonization probability according to the presence of other bird species on site the year before; and (e) Abandonment probability according to the size of the colony (number of breeding pairs of the species) on the nesting site the year before.

2- Effect of managed sites characteristics on colonization probability

Colonization probability was positively correlated with distance to the shore for all species, and was over 0.2 for all species when distance was over 250m, except for the Little tern (Figure 4a). Colonization probability was negatively correlated to vegetation cover in the Mediterranean gull and the Gull-billed tern. In contrast, the surface area of the nesting site was not correlated to colonization probability (Table 2). This probability was higher on shell substrate for the Black-headed gull (three times more attractive than clay and nine times more attractive than sand) and the Little tern (more attractive than clay but equally attractive to sand) but it was higher on clay substrate over sand and shell fragment for the Slender-billed gull (four times more attractive), and higher on clay and shell substrates compared to sand for the Mediterranean gull (Figure 4b). Colonization probability tended to be higher on nesting sites with a compact shape over those with a stretched shape for the Mediterranean gulls and Black-headed gulls but 95% CRI slightly overlapped between the two shape types. Finally, colonization probability was not correlated to the class of water depth surrounding the nesting site (shallow or deep) (Table 2).

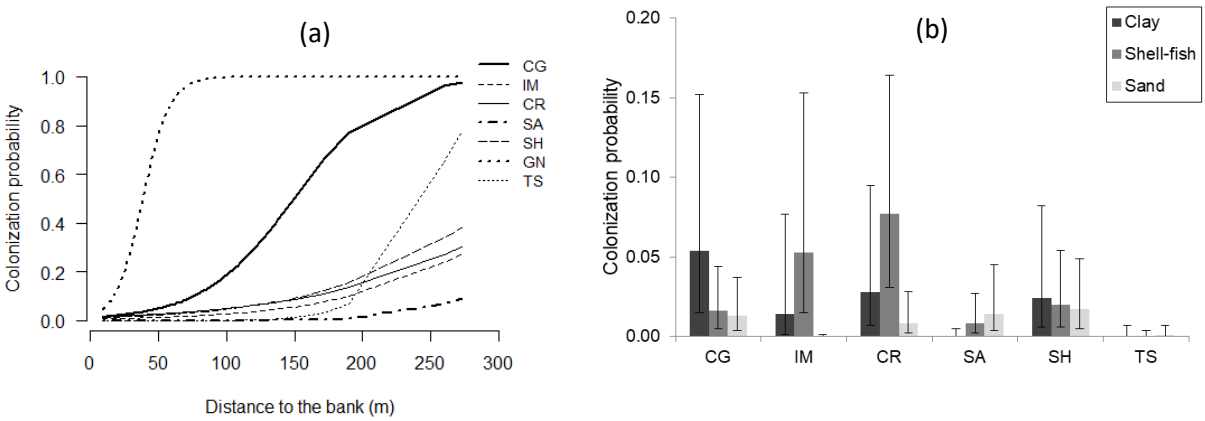


Figure 4: Colonization probability of artificial nesting sites by 7 Laridae species in south of France according to different environmental and physical covariates (CG: Slender-billed gull; IM: Mediterranean gull; CR: Black-headed gull; SA: Little tern; SH: Common tern; GN: Gull-billed tern; TS: Sandwich tern); (a) effect of the distance of the nesting site to the shore on colonization probability; (b) effect of the type of substrate (clay, shell or sand) on colonization probability. For (b), bars indicate 95% credibility interval of the estimate.

Table 2: Colonization probability of artificial nesting sites by 7 Laridae species in the south of France according to different environmental and physical covariates. The intercept gathers the following covariates levels: Shape:compact; Depth:<0.30m; Substrate:clay. For vegetation cover, area of the nesting site and distance to the shore, the values correspond to the slope of the correlation between the individual covariate and colonization probability. Values in brackets are 95% credibility intervals (CRI). Estimates in bold have a CRI that either does not include the intercept (for categorical covariates) or does not include zero (for slopes).

	Chroicocephalus genei	**Ichthyaetus melanocephalus**	**Chroicocephalus ridibundus**	**Sternula albifrons**	**Sterna hirundo**	**Gelochelidon nilotica**	**Thalasseus sandvicensis**
Intercept	0.054 [0.015; 0.152]	0.014 [0.001; 0.077]	0.028 [0.007; 0.095]	0.000 [0.000; 0.005]	0.024 [0.006; 0.082]	0.000 [0.000; 0.000]	0.000 [0.000; 0.007]
Stretched shape	0.037 [0.007; 0.138]	0.002 [0.000; 0.019]	0.006 [0.001; 0.030]	0.000 [0.000; 0.004]	0.024 [0.004; 0.107]	0.000 [0.000; 0.000]	0.000 [0.000; 0.009]
Depth of water > 0.30m	0.081 [0.017; 0.268]	0.026 [0.003; 0.139]	0.055 [0.013; 0.177]	0.000 [0.000; 0.008]	0.025 [0.005; 0.094]	0.000 [0.000; 0.000]	0.003 [0.000; 0.142]
Substrate made with shell	**0.016 [0.005; 0.044]**	0.053 [0.015; 0.153]	**0.077 [0.031; 0.164]**	**0.008 [0.002; 0.027]**	0.020 [0.006; 0.054]	NA	0.000 [0.000; 0.004]
Substrate made with sand	**0.013 [0.004; 0.037]**	**0.000 [0.000; 0.001]**	**0.008 [0.002; 0.028]**	**0.014 [0.004; 0.045]**	0.017 [0.005; 0.049]	NA	0.001 [0.000; 0.007]
Vegetation cover	-0.116 [-0.605; 0.336]	**-0.559 [-1.256; -0.009]**	-0.189 [-0.639; 0.214]	0.358 [-0.21; 0.89]	0.011 [-0.468; 0.444]	**-26.972 [-62.089; -5.275]**	-0.310 [-1.239; 0.537]
Area of the nesting site	-0.458 [-1.169; 0.170]	-0.201 [-0.698; 0.220]	0.18 [-0.203; 0.544]	-0.218 [-1.030; 0.465]	0.067 [-0.498; 0.563]	1.469 [-0.810; 3.908]	-0.411 [-1.395; 0.453]
Distance to the shore	**1.229 [0.708; 1.798]**	**0.618 [0.157; 1.093]**	**0.504 [0.109; 0.903]**	**1.161 [0.593; 1.791]**	**0.601 [0.229; 0.973]**	**4.173 [1.645; 8.524]**	**1.896 [1.121; 2.789]**

3- Effect of managed site characteristics on species breeding parameters

Models with the probability to bring at least one chick to fledging did not converge for the Gull-billed tern, probably because of small sample size. We found no difference of success probability for all species for substrate (clay, shell or sand). This probability was also not correlated to vegetation cover, nor to the surface area of the nesting site or to the distance to the shore for all species (Table 3). Surrounding water depth had contrasting effects on the probability to bring at least one chick to fledging on two species: shallow waters increased success probability more than 5 times for the Mediterranean gull, but deep waters increased success probability by 5 times for the Little tern (Table 3). Two tern species had greater success probability on elongated nesting sites than on compact ones: success probability was 4 times higher for the Little tern, and 3 times higher for the Common tern (Table 3).

We found no difference of number of chicks produced by breeding pair for all species for any type of substrate (clay, shell or sand), nor for the depth of the surrounding waters (deep or shallow). Chick numbers were also not correlated to the cover of vegetation for all species (Table 4). Sandwich terns produced also 0.2 more chicks on elongated compared to compact nesting sites. Productivity of Sandwich terns was also positively correlated to the surface area of the nesting site. Distance to the shore had contrasting effects on productivity according to the species: it was positively correlated for the Mediterranean gull but had a negative effect in the Common tern and the Gull-billed tern (Table 4).

We found no difference of the maximum number of breeding pairs for all species for any shape of nesting site (elongated or compact). It was also not correlated to the distance to the shore for all species (Table 5). The substrate on the site was correlated to the number of breeding pairs only for the Common tern, for which they were in higher densities on shell over clay. Water depth around the site only affected pair density in the Little tern, with more than 2 times more pairs when water levels were high. Finally, vegetation cover was negatively correlated to maximum breeding pair density in three species: the Black-headed gull, the Gull-billed tern and the Sandwich tern (Table 5).

Table 3: Probability of bringing at least one chick to fledging in colonies of six species of colonial Laridae breeding on managed sites in the south of France, according to different physical characteristics of the nesting sites. Estimates are given for the different modalities of 3 categorical variables (Substrate of the nesting site; Water depth around the nesting site; Shape of the nesting site). For vegetation cover, area of the nesting site and distance to the shore, the values correspond to the slope of the correlation between the individual covariate and colonization probability. Values in brackets are 95% credibility intervals. Estimates in bold are modalities of a variable significantly different to the first modality (for categorical covariates) and slopes significantly different to zero.

		Chroicocephalus genei (n=25)			Ichthyaetus melanocephalus (n=21)			Chroicocephalus ridibundus (n=47)			Sternula albifrons (n=37)			Sterna hirundo (n=155)			Thalasseus sandvicensis (n=30)		
		Estimate (95% CI)	z-value	*P*	Estimate (95% CI)	z-value	*P*	Estimate (95% CI)	z-value	*P*	Estimate (95% CI)	z-value	*P*	Estimate (95% CI)	z-value	*P*	Estimate (95% CI)	z-value	*P*
Substrate on the nesting site	**Clay**	0.49 [0.10;0.88]			NA	NA	NA	0.59 [0.20;0.89]			0.07 [0.00;0.67]			0.17 [0.02;0.62]			0.79 [0.04;0.99]		
	Shell	0.58 [0.12;0.93]	0.319	0.750	NA	NA	NA	0.37 [0.08;0.80]	-0.945	0.345	0.15 [0.00;0.82]	0.507	0.612	0.39 [0.07;0.83]	1.056	0.291	0.63 [0.01;0.99]	-0.340	0.734
	Sand	0.75 [0.10;0.98]	0.691	0.489	NA	NA	NA	0 [0;1]	0.000	1.000	0.12 [0.00;0.79]	0.377	0.706	0.05 [0.00;0.37]	-1.103	0.270	0.69 [0.01;0.99]	-0.196	0.845
Depth of surrounding waters	**Deep**	0.69 [0.47;0.85]			0.17 [0.02;0.62]			0.38 [0.24;0.54]			0.20 [0.09;0.38]			0.22 [0.11;0.41]			0.67 [0.28;0.91]		
	Shallow	0.20 [0.02;0.73]	-1.831	0.067	**0.88 [0.19;0.99]**	**2.042**	**0.041**	0.37 [0.11;0.74]	-0.051	0.959	**0.04 [0.00;0.17]**	**-2.155**	**0.031**	0.15 [0.04;0.39]	-0.788	0.430	0.52 [0.02;0.97]	-0.349	0.727
Shape of the nesting site	**Stretched**	0.53 [0.29;0.75]			0.26 [0.04;0.72]			0.41 [0.27;0.56]			0.24 [0.10;0.45]			0.30 [0.15;0.50]			0.49 [0.18;0.81]		
	Compact	0.69 [0.30;0.92]	0.827	0.408	0.75 [0.09;0.98]	1.263	0.207	0.16 [0.02;0.65]	-1.109	0.267	**0.06 [0.01;0.21]**	**-2.207**	**0.027**	**0.10 [0.02;0.30]**	**-1.976**	**0.048**	0.80 [0.26;0.97]	1.141	0.254
Vegetation cover	***Intercept***	0.61 [0.36;0.81]			0.39 [0.07;0.83]			0.44 [0.28;0.61]			0.18 [0.07;0.36]			0.22 [0.10;0.40]			0.75 [0.24;0.96]		
	Slope	-0.0 [-0.0;0.02]	-0.244	0.807	-0.0 [-0.0;0.05]	-0.589	0.556	-0.0 [-0.0;0.01]	-1.284	0.199	-0.0 [-0.0;0.00]	-1.549	0.121	-0.0 [-0.0;0.02]	-0.397	0.691	-0.0 [-0.1;0.03]	-0.936	0.350
Area (scaled)	***Intercept***	0.60 [0.40;0.76]			0 [0;0.99]			0.38 [0.25;0.52]			0.11 [0.03;0.33]			0.20 [0.09;0.37]			0.72 [0.16;0.97]		
	Slope	0.08 [-0.7;0.92]	0.196	0.845	7.82 [-4.2;19.8]	1.272	0.203	0.03 [-0.5;0.62]	0.120	0.904	0.57 [-0.3;1.51]	1.181	0.238	0.43 [-0.1;1.05]	1.376	0.169	1.08 [-1.4;3.64]	0.834	0.404
Distance to the shore	***Intercept***	0.50 [0.19;0.81]			0.05 [0.00;0.89]			0.32 [0.15;0.57]			0.07 [0.01;0.26]			0.12 [0.04;0.33]			0.21 [0.00;0.90]		
	Slope	0.00 [-0.0;0.01]	0.583	0.560	0.03 [-0.0;0.09]	1.019	0.308	0.00 [-0.0;0.01]	0.579	0.563	0.01 [-0.0;0.02]	1.664	0.096	0.00 [-0.0;0.02]	1.515	0.130	0.01 [-0.0;0.04]	1.128	0.259

Table 4: Average number of chicks per breeding pair produced in colonies of seven species of colonial Laridae breeding on managed sites in the south of France, according to different physical characteristics of the nesting sites. Estimates are given for the different modalities of 3 categorical variables (Substrate of the nesting site; Water depth around the nesting site; Shape of the nesting site). For vegetation cover, area of the nesting site and distance to the shore, the values correspond to the slope of the correlation between the individual covariate and colonization probability. Values in brackets are 95% credibility intervals. Estimates in bold are modalities of a variable significantly different to the first modality (for categorical covariates) and slopes significantly different to zero

		Chroicocephalus genei (n=15)			Ichthyaetus melanocephalus (n=8)			Chroicocephalus ridibundus (n=18)			Sternula albifrons (n=37)			Sterna hirundo (n=48)			Gelochelidon nilotica (n=10)			Thalasseus sandvicensis (n=19)		
		Estimate (95% CI)	z value	*P*	Estimate (95% CI)	z value	*P*	Estimate (95% CI)	z value	*P*	Estimate (95% CI)	z value	*P*	Estimate (95% CI)	z value	*P*	Estimate (95% CI)	z value	*P*	Estimate (95% CI)	z value	*P*
Substrate on the nesting site	Clay	0.67 [0.03;12.4]			NA	NA	NA	0.86 [0.24;3.09]			0.09 [0.00;1.48]			0.30 [0.04;2.03]			0.17 [0.07;0.42]			0.79 [0.53;1.18]		
	Shell	0.52 [0.02;12.7]	-0.157	0.876	NA	NA	NA	0.24 [0.06;0.92]	-1.857	0.063	0.25 [0.01;4.43]	0.728	0.467	0.31 [0.04;2.15]	0.055	0.956	0.94 [0.51;1.74]	5.328	0.000	0.57 [0.37;0.88]	-1.482	0.138
	Sand	0.75 [0.02;22.0]	0.068	0.946	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.55 [0.03;9.42]	1.251	0.211	0.30 [0.03;2.65]	0.004	0.997	NA	NA	NA	0.50 [0.29;0.87]	-1.604	0.109
Depth of surrounding waters	Deep	0.58 [0.20;1.66]			NA	NA	NA	0.23 [0.10;0.50]			0.34 [0.18;0.63]			0.26 [0.15;0.45]			0.17 [0.07;0.42]			0.59 [0.46;0.75]		
	Shallow	0.86 [0.03;19.0]	0.251	0.802	NA	NA	NA	0.64 [0.22;1.85]	1.890	0.059	0.37 [0.09;1.53]	0.146	0.884	0.56 [0.24;1.30]	1.753	0.080	0.94 [0.51;1.74]	5.328	0.000	0.56 [0.32;0.96]	-0.223	0.823
Shape of the nesting site	Long	0.42 [0.13;1.34]			0.31 [0.07;1.25]			-1.3 [-1.9;-0.6]			0.35 [0.18;0.68]			0.33 [0.19;0.57]			NA	NA	NA	0.68 [0.54;0.87]		
	Compact	1.24 [0.17;8.70]	1.071	0.284	0.85 [0.05;14.4]	0.691	0.489	0.96 [0.22;4.18]	1.708	0.088	0.31 [0.11;0.89]	-0.219	0.826	0.26 [0.11;0.61]	-0.528	0.597	NA	NA	NA	**0.49 [0.36;0.67]**	**-2.086**	**0.037**
Vegetation cover	*Intercept*	0.46 [0.16;1.32]			0.53 [0.15;1.78]			0.38 [0.19;0.76]			0.37 [0.21;0.67]			0.30 [0.17;0.51]			NA	NA	NA	0.58 [0.46;0.73]		
	Slope	0.01 [-0.0;0.04]	1.120	0.263	-0.0 [-0.0;0.00]	-1.670	0.095	-0.0 [-0.0;0.00]	-1.713	0.087	-0.0 [-0.0;0.01]	-1.270	0.204	0.00 [-0.0;0.02]	0.431	0.666	NA	NA	NA	0.00 [-0.0;0.01]	0.363	0.716
Area (scaled)	*Intercept*	0.62 [0.23;1.70]			0.39 [0.11;1.41]			0.31 [0.16;0.61]			0.35 [0.20;0.63]			0.31 [0.19;0.52]			0.31 [0.08;1.10]			0.59 [0.48;0.72]		
	Slope	0.18 [-0.9;1.27]	0.329	0.742	-0.4 [-1.4;0.56]	-0.863	0.388	-0.3 [-0.8;0.08]	-1.608	0.108	-0.1 [-0.6;0.21]	-0.949	0.342	-0.1 [-0.5;0.22]	-0.747	0.455	0.03 [-1.0;1.13]	0.065	0.948	**0.21 [0.04;0.39]**	**2.443**	**0.015**
Distance to the shore	*Intercept*	0.58 [0.21;1.55]			0.42 [0.14;1.27]			0.29 [0.14;0.61]			0.34 [0.19;0.62]			0.31 [0.19;0.51]			0.25 [0.10;0.59]			0.57 [0.46;0.71]		
	Slope	-0.3 [-1.3;0.70]	-0.638	0.524	**0.92 [0.12;1.73]**	**2.253**	**0.024**	0.17 [-0.4;0.83]	0.532	0.594	-0.1 [-0.5;0.35]	-0.433	0.665	**-0.3 [-0.6;-0.0]**	**-1.999**	**0.046**	**-0.6 [-0.9;-0.3]**	**-4.482**	**0.000**	0.09 [-0.0;0.24]	1.215	0.224

Table 5: Maximum density of breeding pairs in colonies of seven species of colonial Laridae breeding on managed sites in the south of France, according to different physical characteristics of the nesting sites. Estimates are given for the different modalities of 3 categorical variables (Substrate of the nesting site; Water depth around the nesting site; Shape of the nesting site). For vegetation cover, area of the nesting site and distance to the shore, the values correspond to the slope of the correlation between the individual covariate and colonization probability. Values in brackets are 95% credibility intervals. Estimates in bold are modalities of a variable significantly different to the first modality (for categorical covariates) and slopes significantly different to zero.

		Croicocephalus genei (n=25)			Ichthyaetus melanocephalus (n=21)			Croicocephalus ridibundus (n=47)			Sternula albifrons (n=151)			Sterna hirundo (n=155)			Gelochelidon nilotica (n=17)			Thalasseus sandvicensis (n=30)		
		Estimate (95% CI)	z value	*P*	Estimate (95% CI)	z value	*P*	Estimate (95% CI)	z value	*P*	Estimate (95% CI)	z value	*P*	Estimate (95% CI)	z value	*P*	Estimate (95% CI)	z value	*P*	Estimate (95% CI)	z value	*P*
Substrate on the nesting site	Clay	26.16 [1.25;547.7]			NA	NA	NA	1.163 [0.130;10.36]			2.542 [0.557;11.60]			1.545 [0.377;6.319]			141.5 [7.570;2647.]			20.51 [1.438;292.5]		
	Shell	36.63 [1.34;1000]	0.200	0.84	NA	NA	NA	2.674 [0.307;23.23]	0.754	0.45	7.020 [1.467;33.58]	1.272	0.20	**10.76 [2.520;45.95]**	**2.620**	**0.01**	5.310 [0.179;157.4]	-1.899	0.06	45.14 [3.223;632.2]	0.586	0.56
	Sand	144.9 [3.22;6519]	0.881	0.38	NA	NA	NA	1.304 [0.031;54.62]	0.060	0.95	3.925 [0.822;18.73]	0.545	0.59	2.783 [0.623;12.43]	0.771	0.44	8.808 [0.048;1586.]	-1.048	0.30	287.1 [9.657;8535.]	1.525	0.13
Depth of surroun-ding waters	High	56.39 [8.15;390.3]			8.022 [1.11;57.97]			2.215 [0.714;6.873]			6.824 [4.431;10.50]			6.030 [3.690;9.854]			9.436 [1.402;63.49]			100.7 [21.46;472.9]		
	Low	39.00 [2.34;649.1]	-0.257	0.80	14.93 [1.45;154.0]	0.522	0.60	2.772 [0.585;13.11]	0.283	0.78	**2.492 [1.281;4.847]**	**-2.968**	**0.00**	5.167 [2.252;11.85]	-0.365	0.72	23.73 [0.449;1253.]	0.456	0.65	11.54 [0.906;147.1]	-1.668	0.10
Shape of the nesting site	Long	37.96 [5.53;260.8]			8.801 [1.26;61.35]			2.329 [0.780;6.951]			5.535 [3.373;9.083]			6.681 [3.874;11.52]			14.47 [2.182;95.95]			52.16 [8.918;305.0]		
	Compact	91.44 [5.81;1439]	0.625	0.53	13.17 [0.94;184.3]	0.300	0.76	2.476 [0.368;16.62]	0.063	0.95	4.445 [2.354;8.392]	-0.676	0.50	4.812 [2.293;10.09]	-0.868	0.39	5.435 [0.101;292.2]	-0.482	0.63	113.9 [12.64;1027.]	0.697	0.49
Vegeta-tion cover	*Intercept*	75.45 [11.97;475.5]			12.10 [1.61;88.13]			4.013 [1.314;12.25]			4.982 [3.263;7.608]			6.585 [4.128;10.50]			21.78 [21.60;21.97]			103.2 [22.88;465.5]		
	Slope	-0.02 [-0.06;0.02]	-1.040	0.30	-0.01 [-0.05;0.03]	-0.709	0.48	**-0.03 [-0.06;-0.00]**	**-2.095**	**0.04**	0.000 [-0.01;0.017]	0.059	0.95	-0.01 [-0.03;0.005]	-1.420	0.16	**-1.62 [-1.63;-1.61]**	**-374.124**	**0.00**	**-0.04 [-0.08;-0.00]**	**-2.010**	**0.04**
Distance to the shore	*Intercept*	44.95 [8.29;243.6]			9.524 [1.47;61.66]			2.387 [0.840;6.777]			5.021 [3.364;7.493]			5.787 [3.732;8.975]			23.83 [4.417;128.5]			72.39 [15.14;346.0]		
	Slope	-0.71 [-2.01;0.59]	-1.072	0.28	-0.39 [-1.48;0.69]	-0.712	0.48	-0.33 [-1.07;0.403]	-0.887	0.38	0.132 [-0.17;0.438]	0.847	0.40	0.150 [-0.18;0.487]	0.878	0.38	1.468 [-0.23;3.175]	1.685	0.09	0.467 [-0.40;1.342]	1.049	0.29

4- Effect of the type of nesting site on species breeding parameters

Whatever the species, we found no difference between types of nesting sites (managed or unmanaged) for the probability to bring at least one chick to fledging (Figure 5a). Nevertheless, the average number of fledglings per pair was significantly higher on unmanaged sites compared to managed ones for Gull-billed tern (0.598 95% CI [0.417;0.851] and 0.254 95% CI [0.135;0.476] for managed sites, z=-2.620, P<0.01). We found no difference in the other species (Figure 5b).

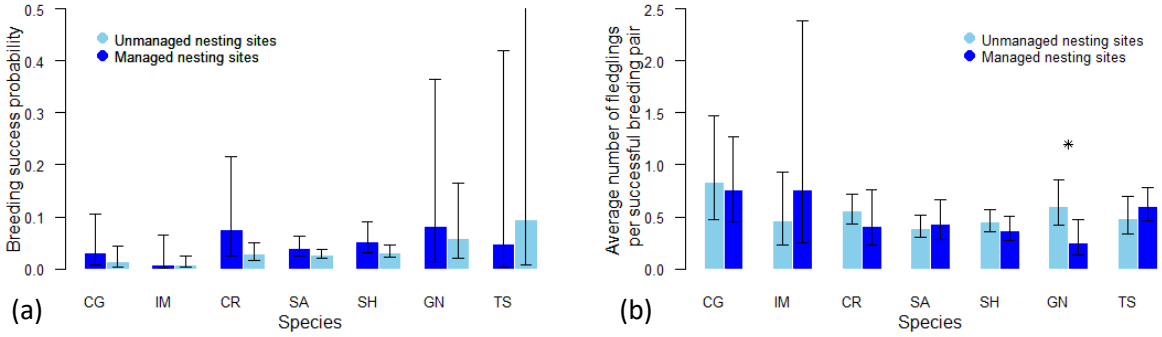


Figure 5: Probability of bringing at least one chick to fledging (a) and average number of fledglings per successful breeding pairs (b) according to the type of nesting site (managed or unmanaged) in seven colonial Laridae species breeding in South of France (CG: Slender-billed gull ; IM: Mediterranean gull ; CR: Black-headed gull ; SA: Little tern ; SH: Common tern ; GN: Gull-billed tern ; TS: Sandwich tern). Stars indicate significant differences between types of nesting site.

Discussion

Our results show that most species of colonial Laridae colonized preferentially managed sites over unmanaged ones, with the exception of the Black-headed gull. Abandonment probabilities were also lower on managed sites in two species. Higher colonization and lower abandonment probabilities suggest a perceived advantage of this habitat for these species. However, abandonment tended to be higher on managed sites for the Mediterranean gull. Productivity and breeding success were similar between managed and unmanaged nesting sites, except for the Gull-billed tern which produced more chicks on unmanaged sites. Finally, species responded differently to managed nesting sites characteristics, except for the distance to the shore which increased colonization probability in 6 out of

the 7 species considered. These results indicate species specific responses to the creation of artificial nesting sites. Our results highlight that these managed habitats are attractive and do not deter fitness for the Sandwich tern, the Little tern, the Common tern, the Mediterranean gull and the Slender-billed gull, but they may act as ecological traps for the Gull-billed tern.

1. Evaluation of the benefits of artificial nesting sites for colonial Laridae

1.1 Managed sites are attractive for most species

Overall, the studied species responded very well to the creation of artificial nesting sites, with 83% of them being occupied at least once by one of the species, and an average occupancy rate of 34% between 2007 and 2016. With the exception of the Black-headed gull, all species preferentially colonized managed sites over unmanaged ones during the study period. The Little tern and the Common tern also appear to occupy this type of site in a more sustainable way than unmanaged ones, with a lower abandonment probability, as opposed to the Mediterranean gull which tended to be more faithful to unmanaged sites. Colonization probability of artificial nesting sites was less than 1% for three species (Slender-billed gull, Gull-billed tern and Sandwich tern). These low probabilities could be explained by their breeding strategy in large colonies, related to the occupation of a limited amount of nesting sites in the South of France each year (ranging respectively between 3-13 / 4-11 / 4-21 each year during the study period). Despite these low probabilities, artificial nesting sites were increasingly important for these three species during the study period, with an increasing proportion of colonies using artificial sites, reaching 73% for the Sandwich tern, 54% for the Slender-billed gull and 18% for the Gull-billed tern in 2016 (Figure 2c). In our study, all unmanaged sites were available during all the study period. Since the artificial nesting sites were created from scratch and/or restored with the specific purpose of attracting these species, their location and appearance were designed upstream taking into account known ecological requirements of these species. In addition, the managers or owners of the sites where these nesting sites were created often put in management measures, in order to maintain the attractiveness of the nesting site (e.g. fine-tune control of water levels, limitation of

disturbances, predator control), which could explain the overall greater attractiveness of artificial nesting sites.

Still, managed sites were not preferred by Black-headed gulls and were more abandoned by the Mediterranean gull. Vegetation cover was identified as an important selection cue for Black-headed and Mediterranean gulls in previous studies (Burger 1976; Fasola & Canova 1992). Here, only 26% of managed sites were vegetated with a low vegetation cover of 44% on average. As such low vegetation cover of managed sites could explain the lower colonization probability by this species. Vegetation cover could also be related to the age of the site, hence the recently created artificial nesting sites may be less vegetated and thus less attractive than the natural sites, but their interest for these species could increase over time as vegetation cover increases. However we could not verify this hypothesis in our study as we neither recorded vegetation cover on unmanaged sites nor recorded the evolution of vegetation cover on managed sites over years.

1.2 Limited and species specific benefits of artificial nesting sites for reproduction

This overall positive figure for occupancy must be tempered by our results of species reproduction. While these managed nesting sites were created specifically to improve reproduction of the targeted species, we found similar breeding success probabilities with unmanaged sites in all species, and similar productivity in six species out of seven. Furthermore, productivity was significantly lower on managed sites for the Gull-billed tern. As such, artificial nesting sites may act as ecological trap for this species, with a preference for artificial sites leading to a lower fitness on average compared to natural sites. It will be necessary to identify factors deterring productivity of Gull-billed terns on managed sites in the future, in order to disarm this potential ecological trap (Robertson & Blumstein 2019).

Managed nesting sites could act as perceptual traps for Mediterranean gulls (Gilroy & Sutherland 2007): colonies tended to be more abandoned on these sites than on unmanaged sites, while individuals using them were more productive than on natural sites, thus suggesting a maladaptive lack

of fidelity to managed sites in this species. Further studies would be necessary to confirm and understand this perceived disadvantage of fidelity for this type of site in the Mediterranean gull.

2. Parameters influencing colonization and abandonment probabilities

Our results contribute to a better understanding of inter- and intra-specific cues for inter-annual site selection and colony persistence. Presence of other species breeding on the site the previous year was attractive for all the species. Occupation of a nesting site by another species could indicate high quality nesting and foraging habitats for vagrant individuals. Mixed colonies can indeed be profitable for colonial Laridae because species can benefit of a variety of predation protection strategies (Kruuk 1964; Veen 1977), enabling reciprocal protection, while many of these species differ in their food regimes and foraging habitats and thus have limited competing interactions (Burger 1981; Fasola & Canova 1992). Presence of a colony of other species the previous year could thus represent "public information" which indicates high quality nesting habitats for non-breeding individuals and for pairs having failed reproduction, and encourage installation on site the following year (heterospecific attraction) (Pius & Leberg 2010), as described for single species (conspecific attraction) (Doligez et al. 2003; Boulinier et al. 2008). Additionally, in all species except the Slender-billed gull, abandonment probability was negatively correlated with the number of breeding pairs of the species the year before. These results underline the importance of the presence of conspecifics and of colony size for inter-annual persistence of colonies (Forbes & Kaiser 1994; Wyman et al. 2014). In the Slender-billed gull, the absence of correlation between abandonment probability and the size of the colony the previous year is probably due to its strategy of favouring yearly dispersal whatever the situation (Besnard 2001). Furthermore, bringing at least one chick to fledging the year before reduced abandonment probability in all species except the Sandwich tern, confirming the role of memory of breeding success as a cue for inter-annual site fidelity (Forbes & Kaiser 1994). Overall, these results suggest that similar mechanisms occur for explaining short-term colony persistence as already described in long term persistence studies (Wyman et al. 2014).

3. Importance of physical characteristics of artificial nesting sites for colonization and fitness

As expected, colonization probability increased with distance to the shore for the 7 studied species. Distance to the shore is negatively correlated to predation probability and disturbance risk during breeding (Fasola & Bogliani 1984; Hanssen 1984; Catry et al. 2004; Chokri et al. 2011). This result confirms that site isolation is an important and attractive cue for colonial Laridae species (Erwin et al. 2001).

We found a strong preference for sandy or shell substrate type for the Little tern, confirming existing literature which underlines a preference for shell or sandy substrates in this species, possibly as it facilitates eggs camouflage (Richards & Morris 1984; Goutner 1990; Medeiros et al. 2012). Small nesting sites were not preferred over large ones in any species, in contrast to results from previous studies (Burger & Lesser 1978; Hanssen 1984; Fasola & Canova 1991; Eason et al. 2012). Vegetation cover was not attractive for any species in our study, not even for the Black-headed gull and the Mediterranean gull, which were expected to prefer vegetated sites (Fasola & Canova 1992), but this could be due to the relative young age of the managed sites, whose vegetation type and cover probably differ from unmanaged sites (see above). Vegetation cover also influenced negatively the density of breeding pairs in three species on managed nesting sites (Black-headed gull, Gull-billed tern and Sandwich tern). Indeed, the space taken by vegetation can reduce possibilities for nest creation and hence reduce the density of the colony.

Few nesting site characteristics of managed nesting sites were correlated to fitness parameters. It is indeed possible that the studied species first selected the less risky nesting sites in terms of predation and disturbance to breed (see above), thus reducing the effect of these characteristics on success probability in occupied nesting sites. Isolation of nesting sites (i.e. distance to the shore and depth of the surrounding waters) was thus not correlated to the probability to bring at least one chick to fledging, except for the Little tern which had higher success with deep waters around the nesting site, as opposed to the Mediterranean gull which had higher success when the breeding site was surrounded with shallow water levels. Success probability of two tern species (Common tern and Little tern) was higher on elongated nesting sites. This increased fitness confirms existing literature on the importance of island shapes for the reproduction of Little terns (Eason et al. 2012). Elongated islands have a

longer perimeter relatively to their surface area, which might reduce predation probability by increasing the distance needed for a ground predator to find a nest, thus reducing the risk of complete failure of the colony (Chokri et al. 2011). Similarly, species productivity was only marginally influenced by nesting sites characteristics, except for the Sandwich tern, which produced more chicks on large, elongated nesting sites. Sandwich terns breed in large and dense colonies (Veen 1977). Elongated and large nesting sites thus enable more individuals to breed together. Furthermore, as this species relies on other species to defend their nests against predators (Veen 1977), larger sites might offer more opportunities for the installation of mixed-species colonies, which in turn favour productivity and the probability of bringing at least one chick to fledging.

4. Recommendation for breeding site restoration

Overall, in our study, colonial Laridae preferred managed nesting sites located far away from the shore. Furthermore, we found that breeding success or productivity of three tern species was higher on elongated nesting sites. Taking into account these physical characteristics in the design of future artificial nesting site creation projects would likely increase their efficiency for the conservation of these species. However managed sites were detrimental to the Gull-billed tern, and might have acted as ecological traps for this species. Gull-billed terns were very faithful to successful nesting sites the previous year (Table 1), having the lowest abandonment probability in this situation among the seven species. Protection of the main and historical breeding sites of the gull-billed tern could thus favour breeding success and productivity for this species, and prevent them from risking unsuccessful breeding attempts on new nesting sites. Lastly, the creation of compact artificial nesting sites could increase site fidelity of the Mediterranean gull for managed sites, and help disarming the perceptual trap we observed for this gull species.

Conclusion

Our study demonstrates the interest of the creation and restoration of artificial nesting sites for the conservation of Laridae species: these sites are very attractive to most species, with the exception of the Black-headed gull and the Mediterranean gull. They provide extra breeding sites that are generally

occupied longer by the target species, being also easier to protect and manage. They constitute breeding sites of good quality for six of the studied species. However, they were probable ecological traps for the Gull-billed tern. We identified species specific characteristics that favour reproduction and colonization by the different species. Such criteria should be considered in guidelines for future restoration projects. Our results claim for species specific conservation management of colonial Laridae species and provide clear recommendations for doing so.

Acknowledgements

We are grateful to the numerous staff members, interns and volunteers of the following organizations who helped in the field to collect data: Amis des Marais du Vigueirat, ADENA, Aude Nature, COGard, Commune de Fréjus, Groupe Ornithologique du Roussillon, Conservatoire d'espaces naturels du Languedoc-Roussillon, Conservatoire d'espaces naturels de PACA, LPO Aude, LPO PACA, Parc naturel régional de la Narbonnaise en Méditerranée, Parc naturel regional de Camargue, Syndicat Mixte de la Camargue Gardoise, Tour du Valat.

We are grateful to the landowners of the different sites for access permission, and especially to the Conservatoire du Littoral, Sète Agglopôle Méditerranée, Collectivité de Corse and to the Groupe Salins. Field work was funded by the European Union, the Ministère de la transition écologique et solidaire, the Region Sud, the Regon Occitanie, the departements of Aude, Hérault and Bouches du Rhône, Aix Marseille Provence, the Total foundation, Spiel, the French office for Biodiversity, the Parc Naturel Régional de Camargue, Marseille Fos harbor.

Discussion

Les îlots artificiels sont largement utilisés de par le monde pour la conservation des laro-limicoles et autres oiseaux d'eau coloniaux (Keith & Skjei 1974; Burgess & Hirons 1992; Perennou et al. 1996; Erwin et al. 2003; Shealer et al. 2006; Schippers et al. 2009; Scarton et al. 2013; Pakanen et al. 2014; Wilson et al. 2020). Cependant, très peu d'études ont contribué à évaluer la pertinence de ces dispositifs pour les espèces ciblées, et en particulier presqu'aucune ne les a comparé aux sites naturels ou non-aménagés que ces îlots visaient à relayer (mais voir deux exemples avec Erwin et al. (2003) pour une comparaison de l'occupation par différentes espèces ; et Pakanen et al. (2014) pour une comparaison du succès reproducteur chez la Sterne naine). Cette étude est sans doute la première qui cherche à évaluer de façon rigoureuse ces dispositifs à une large échelle et en les comparant aux sites de reproduction naturels présents. Pour cela, le test de l'hypothèse de piège écologique se révèle un cadre théorique idéal, comme nous l'avons déjà vu avec le Rollier d'Europe dans les chapitres 3 et 4. Comme discuté dans le Chapitre 4, ce test nécessite premièrement la comparaison de l'attractivité des sites artificiels avec les sites naturels, et deuxièmement la comparaison de la valeur sélective des individus utilisant l'habitat naturel et l'habitat modifié.

Cette étude montre tout d'abord que les îlots artificiels créés pour la conservation des laridés coloniaux sont très attractifs. Ceci confirme que leur conception reproduit les signaux recherchés et reconnus par les espèces ciblées. L'attractivité des îlots est renforcée pour toutes les espèces de laridés étudiées, lorsque ceux-ci sont occupés par une ou plusieurs autres espèces l'année précédente. Il est donc probable que des individus non reproducteurs ou ayant échoué leur reproduction repèrent les îlots potentiellement favorables au cours de la saison précédente (Boulinier & Danchin 1997; Boulinier et al. 2008; Pius & Leberg 2010). La présence d'autres espèces nicheuses sur ces îlots doit être perçue comme un signal de qualité du milieu, les incitant à s'installer sur ce nouveau site de reproduction l'année suivante (Boulinier et al. 2008).

Notre étude montre également que les îlots artificiels n'améliorent pas la reproduction des espèces présentes. Les deux paramètres de reproduction mesurés (probabilité d'envol d'au moins un poussin et nombre de poussin par couple reproducteur sur les îlots en succès) sont en effet identiques entre les

deux types de sites chez six espèces sur sept. L'un des objectifs de la création de ces îlots était d'améliorer le succès reproducteur des espèces ciblées (Life+ ENVOLL Project 2018). Cet objectif n'est donc pas atteint, et signifie que les échecs de reproduction ont été proportionnellement aussi nombreux que sur les sites naturels. Les causes d'échecs sur les différents îlots artificiels ne sont pas connues avec précision, mais celles-ci incluent la prédation, le dérangement et l'inondation de l'îlot au cours de la reproduction. Il sera nécessaire d'identifier les causalités fines conduisant les colonies à échouer ou à réussir leur reproduction sur chaque îlot afin d'en adapter la gestion au cas par cas. Les mesures de gestion à mettre en œuvre pourront inclure par exemple la mise en défend contre les prédateurs terrestres, le surcreusement des plans d'eau autour des îlots ou une gestion plus fine des niveaux d'eau.

Une fois l'attractivité et la valeur sélective comparées entre sites gérés et non gérés, il est possible de conclure sur le test de l'hypothèse de piège écologique pour chaque espèce. Pour la Sterne hansel, la productivité était plus faible sur les îlots gérés que sur les sites non-gérés, alors que les îlots gérés étaient plus attractifs pour elle. En suivant le schéma conceptuel du chapitre 2 (figure 1), nous voyons que les îlots artificiels peuvent donc être considérés comme des pièges écologiques pour cette espèce. Cette conclusion forte est cependant à relativiser d'une part du fait du faible nombre de colonies de Sternes hansel sur le littoral méditerranéen, et d'autre part car d'autres paramètres de valeur sélective pouvant potentiellement impacter la dynamique de la population n'ont pas été mesurés, comme la survie des adultes. Cependant, ce résultat est à prendre en considération dans la gestion, et signifie notamment d'une part que les îlots artificiels ne permettent pas à eux seuls de maintenir la population dans un bon état de conservation, et d'autre part que les sites naturels existants utilisés par l'espèce doivent être préservés au mieux. Pour les six autres espèces, le test de l'hypothèse de piège écologique conduit à conclure que les sites artificiels ne sont pas des pièges écologiques mais sont bel et bien favorables aux espèces : ils sont attractifs et sont au moins aussi favorables que les sites naturels pour la reproduction. Il s'agit donc de sites de reproduction de qualité au moins égale aux sites naturels. De plus, le fait que ces sites soient gérés est un avantage non négligeable sur le moyen ou long terme pour en assurer leur pérennité.

Enfin, cette étude a permis l'étude corrélative des caractéristiques des îlots artificiels avec la dynamique de colonisation et d'abandon des îlots d'une part, et avec certains paramètres de la reproduction d'autre part. Cette approche plus mécanistique est intéressante pour confirmer les choix des aménageurs, comme ici le fait qu'une distance plus importante des aménagements à la berge est nécessaire pour attirer les laridés coloniaux. De plus, elle peut permettre, à l'échelle de l'espèce, de comprendre ou de confirmer certaines hypothèses sur les signaux attractifs pour les individus. Ainsi, nous avons retrouvé l'attraction déjà décrite de la Sterne naine pour les substrats coquillés ou sableux (Goutner 1990; Medeiros et al. 2012), ou encore l'importance des îlots de forme allongée pour le succès de reproduction des sternes (Eason et al. 2012). Cette approche mécanistique permet donc d'explorer et de mieux comprendre les résultats de l'évaluation menée pour chaque espèce.

Globalement, le test de l'hypothèse de piège écologique permet ici de conclure que les îlots artificiels tels que mis en place dans le contexte étudié, constituent des dispositifs pertinents pour la conservation de la plupart des laridés coloniaux du Sud de la France. Ce résultat particulièrement encourageant est à mettre au crédit des gestionnaires et aménageurs du territoire qui ont conçu ce projet, et doit encourager les parties prenantes à poursuivre les efforts pour la gestion et l'entretien de ces sites.

Il ressort de cette étude que le test de l'hypothèse de piège écologique est généralisable à l'évaluation de tout type de dispositif artificiel utilisé pour la conservation des espèces, dans la mesure où des suivis d'occupation et de traits d'histoire de vie sont effectués à la fois sur les populations occupant les dispositifs et sur celles présentes dans les habitats naturels. Enfin, notre méthode d'étude de la dynamique d'occupation et d'abandon des sites par la modélisation matricielle des changements d'état, est généralisable et sera transposable dans bien d'autres contextes (nichoirs, gîtes, bâtis, milieux naturels restaurés, etc.).

Annexes : Disponibles en ANNEXE B de ce mémoire

Appendix 1: Census method of colonial Laridae in South of France between 2011 and 2016

Appendix 2: Bayesian models

Discussion générale

Lézard ocellé femelle en thermorégulation ©Jean Crozet

La biologie de la conservation et l'écologie de la restauration visent à approfondir les connaissances en écologie afin de contribuer à la conservation et à la restauration des écosystèmes et des espèces qui les composent (Hobbs & Harris 2001; Van Dyke 2008). Cependant, même dans ces sciences très appliquées, le fossé entre recherche et application sur le terrain reste grand (Arlettaz et al. 2010; Cabin et al. 2010). Les raisons en sont nombreuses et ont déjà été largement discutées (Pullin et al. 2004; Knight et al. 2008; Sutherland et al. 2009; Besnard 2013; Dubois et al. 2020). Les solutions pour « sortir de cette ornière » peuvent inclure le développement de cadres méthodologiques accessibles pour les gestionnaires mais prenant en compte les complexités écologiques et celles des situations de terrain, ainsi qu'une meilleure collaboration entre chercheurs et gestionnaires dès la conception des projets de conservation.

Dans ce travail de thèse, j'ai cherché à utiliser l'écologie évolutive (Chapitre 2) et la dynamique de populations (Chapitres 3 à 5) pour informer la gestion des populations, et en particulier les projets de restauration ou de conservation des espèces utilisant des dispositifs artificiels, une pratique de plus en plus plébiscitée par les gestionnaires. Je me suis appuyé sur le concept de piège écologique (voir Introduction p19) pour évaluer le succès de ces aménagements dans deux cas d'étude, et j'ai exploré divers mécanismes pouvant conduire à la création de ces pièges. En tant que gestionnaire de formation, j'ai choisi de conduire mon travail à l'interface entre recherche et gestion, en analysant des données récoltées par des gestionnaires pour pouvoir répondre à des questions de recherche et *in fine* informer le gestionnaire sur ses pratiques.

Dans ce chapitre, je discuterai tout d'abord de la généralisation de l'utilisation du concept de piège écologique pour l'évaluation de la restauration écologique. Dans un second temps, je développerai diverses recommandations pour améliorer l'usage des dispositifs artificiels dans la conservation et la restauration écologique. Enfin, je proposerai qu'une meilleure prise en compte des incertitudes de connaissances à travers une meilleure intégration entre recherche en écologie et gestion peut améliorer la conception des projets de restauration et de conservation utilisant des dispositifs artificiels.

1. Le test de l'hypothèse de piège écologique : un cadre simple d'évaluation pour la restauration écologique

Les pièges écologiques (et évolutifs) sont sans doutes parmi les pires conséquences des changements globaux rapides actuels pour toutes les espèces (Robertson & Chalfoun 2016). Il est donc crucial de les identifier pour mieux atténuer leurs effets et idéalement éviter leur création ou apparition à l'avenir. Avec les deux exemples développés dans cette thèse, je montre que le cadre du test de l'hypothèse de piège écologique permet de répondre en partie à la question de la pertinence d'une action de restauration écologique (avec le cas particulier des dispositifs artificiels), pour les espèces ciblées.

1.1 Opportunités et contraintes du test de l'hypothèse de piège écologique comme méthode d'évaluation des dispositifs artificiels et des projets de restauration par les gestionnaires

Dans cette thèse, j'ai pu tester l'hypothèse de piège écologique pour deux cas d'étude (le Rollier d'Europe et les laridés coloniaux, exemples développés respectivement aux chapitres 4 et 5) utilisant des dispositifs artificiels comme site de reproduction. Les résultats de ces études montrent que les nichoirs ne constituent pas de pièges écologiques pour les rolliers dans la Vallée des Baux, mais que les îlots aménagés pour les laridés coloniaux sur le littoral méditerranéen français pourraient constituer des pièges écologiques pour certaines des espèces étudiées (en l'occurrence la Sterne Hansel) voire des ressources sous-évaluées pour la Mouette mélanocéphale.

La réalisation de ces tests est relativement simple et me semble à la portée de la plupart des gestionnaires en charge de la mise en place et du suivi d'aménagements ou d'actions de restauration, visant la conservation d'espèces menacées ou la compensation de destructions d'habitats, moyennant l'existence ou la mise en place de partenariats avec des équipes de recherche, en particulier en dynamique des populations (Besnard 2013), ou le recrutement de personnel dédié. Les paramètres à relever sont ainsi uniquement :

- L'occupation des dispositifs ou des habitats restaurés par les espèces ciblées, au pas de temps pertinent pour l'espèce visée et pour la période de son cycle de vie visée par l'aménagement (annuel pour la reproduction des espèces se reproduisant une seule fois par an

ou pour l'hivernage ou l'hibernation, bisannuel pour la halte migratoire des espèces migratrices, etc).

- Un ou plusieurs paramètres mesurables reflétant la valeur sélective des individus utilisant les dispositifs ou les habitats restaurés pendant leur période de présence : survie (par exemple à partir de données de capture-marquage-recapture analysées par un chercheur ou un prestataire), succès reproducteur, productivité, condition corporelle (dans le cadre de captures d'individus), stress ou encore niveau d'activité (en lien avec des laboratoires ou des programmes de recherche), etc.
- Ces paramètres sont à mesurer à la fois sur les sites artificiels ou restaurés, et sur les sites naturels.

Cependant, nous l'avons vu, l'analyse de la bibliographie révèle que la majorité des suivis et des évaluations des dispositifs se concentrent sur le premier point (étude de l'occupation), et que la mesure des paramètres de valeur sélective et la comparaison avec les habitats naturels sont rarement mises en œuvre (cf. Introduction générale). Il existe en effet plusieurs freins à la mise en œuvre de ces deux derniers points qui doivent être levés pour pouvoir utiliser plus largement le test de l'hypothèse de piège écologique pour évaluer les dispositifs artificiels.

Tout d'abord, le choix du ou des paramètres de valeur sélective à mesurer est crucial, car montrer une différence pour un paramètre qui influence pas ou peu la dynamique de la population ciblée ne permettra pas de mener une évaluation de la gestion entreprise. Idéalement, les paramètres évalués seront ceux qui ont un effet fort sur le taux de croissance de la population ciblée (forte élasticité du paramètres démographique ciblé), ce qui diffère fortement entre espèces mais peut aussi différer d'une population à l'autre, avec des populations « lentes » plus sensibles à une variation de la survie des individus, et des populations « rapides » plus sensibles aux variations des paramètres de reproduction (cf. Chapitre 2). Cependant, plusieurs études montrent que même pour les espèces longévives dont la dynamique est largement dépendante de la survie adulte (Gaillard et al. 2000; Nilsen et al. 2009), la reproduction peut jouer un rôle tout aussi important voire plus important que la survie dans la croissance de la population (voir par exemple Manlik et al. 2016), car la survie des individus peut être

« canalisée », c'est-à-dire protégée des variations de l'environnement par des adaptations comportementales par exemple (Stearns & Kawecki 1994; Gaillard & Yoccoz 2003). De fait, lorsque les dispositifs artificiels ou les actions de restauration visent à créer des habitats de reproduction pour les espèces cibles, l'étude des paramètres de reproduction peut être satisfaisante pour tester l'hypothèse de piège écologique chez la plupart des espèces et des populations. Il existe cependant de nombreux cas où il est impossible d'accéder à ces paramètres, par exemple pour les espèces cryptiques comme les lézards ou les serpents, dont les pontes sont dissimulées et les jeunes livrés à eux-mêmes dès la naissance. Pour ces espèces, une revue bibliographique sera nécessaire afin d'envisager d'autres approches pour mesurer des proxys de la valeur sélective, comme réaliser des suivis individuels pour mesurer la survie (e.g. Hyslop et al. 2012), l'activité (cf. encadré 2) ou d'autres réponses comportementales ou physiologiques (pour les lézards, voir par exemple Perry 2007), ou tout autre trait mesurable et potentiellement influencé par la modification de l'habitat, auquel la valeur sélective individuelle pourrait être particulièrement sensible.

ENCADRE 2

L'utilisation de l'espace et les rythmes d'activité pour comparer les dispositifs artificiels et naturels : une pré-étude chez le Lézard ocellé en Crau

Les résultats préliminaires de cette étude ont été présentés le 18/12/2019 à l'occasion du conseil scientifique de la Réserve Naturelle Nationale des Coussouls de Crau (Schwartz 2019).

Contexte : Une population importante de Lézard ocellé est connue de longue date au sein de la RNN des Coussouls de Crau et fait l'objet de divers études et suivis (Tatin 2015; Tatin & Renet 2016). Sur cette steppe caillouteuse, les Lézards ocellés utilisent principalement des gîtes constitués de tas de galets de Crau, qui ont été construits au cours de la seconde guerre mondiale (Tatin & Renet 2016). En 2009, une opération de restauration d'envergure a été menée sur les vergers du mas de Cossure, couvrant 357 ha au cœur de la plaine de Crau. Cette zone a été achetée par la CDC Biodiversité pour constituer la première banque d'actifs naturels de France (Dutoit et al. 2018). Les pêchers présents sur la zone ont été arrachés et différentes actions de restauration ont été menées afin de restaurer un habitat steppique (Tatin et al. 2013; Dutoit et al. 2018). Parmi ces actions, le Conservatoire d'Espaces Naturels PACA, gestionnaire du site, a installé plusieurs dizaines de gîtes artificiels entre 2012 et 2016. Ces gîtes ont été créés en utilisant des regards en béton reliés par des tuyaux de chantier en PVC, recouverts de terre et de galets de Crau (Tatin & Renet 2016). Une population de Lézard ocellé était déjà présente historiquement autour du Mas de Cossure, et utilisait des gîtes « naturels » constitués de garennes de lapin ainsi que de blocs de poudingues, de tas de matériaux et de souches d'arbre déposés autour du mas (Observations personnelles, Tatin et Renet (2016).

Objectifs : Le lézard ocellé étant une espèce particulièrement cryptique et dont l'écologie de la reproduction et la survie individuelle sont particulièrement mal connues et difficiles à étudier (Doré et al. 2015), nous avons voulu profiter de cette expérience pour tester des mesures alternatives (proxys) de valeur sélective individuelle afin de pouvoir évaluer l'efficacité des gîtes artificiels comme alternative aux gîtes naturels pour cette espèce. Les objectifs de cette pré-étude étaient d'explorer la faisabilité d'étudier deux de ces proxys à la fois dans les gîtes « naturels » (déjà présents) *versus* les nouveaux gîtes installés dans le cadre de l'opération de restauration :

- l'utilisation de l'espace par les Lézards ocellés, qui peut être corrélée au placement des gîtes en fonction de la qualité des habitats d'alimentation adjacents, mais aussi à la structure du réseau de gîtes disponibles (Doré et al. 2015)

- le rythme d'activité des Lézards ocellés, qui est corrélé à la quantité de ressource alimentaire disponible et à la prise de risque des individus, pouvant influencer la survie individuelle, comme montré chez d'autres espèces (Belliure et al. 1996; Martin 1999; Cooper Jr. 1999; Drakeley et al. 2015)

Méthodes : Des lézards adultes ont été capturés sur les deux types de gîtes sur le site de Cossure, ainsi que sur des gîtes naturels au sein de la RNN attenante, entre le printemps 2018 et l'automne 2019. Les lézards adultes étaient mesurés et pesés, et équipés d'une balise GPS miniaturisée (pesant entre 6 et 8g) couplée à un émetteur VHF, permettant d'enregistrer les déplacements des individus et de retrouver les balises sur le terrain (Figure 21). Ces balises étaient également équipées d'un accéléromètre et d'un interrupteur photosensible, permettant de mesurer l'activité des individus au cours de la journée (VeDBA – Vectorial body dynamic acceleration). Les individus étaient équipés pour une durée d'une à deux semaines environ, au bout de laquelle les individus étaient recapturés afin de récupérer la balise et de déséquiper pour limiter les impacts potentiels.

Figure 21 : Lézard ocellé mâle équipé d'une balise GPS fixée sur la ceinture pelvienne. NB : après plusieurs tests, il apparait que l'usage de panneaux solaires et de câble téléphoniques ne sont pas à recommander. ©Thomas altherr

Résultats préliminaires : Plus de 20 lézards adultes ont été capturés au cours de l'étude, et 15 ont été équipés avec les balises (9 capturés dans des gîtes naturels, 6 dans des gîtes artificiels). Du fait de son caractère expérimental, cette pré-étude a permis d'améliorer la méthode d'attache et les réglages des balises au fur et à mesure afin d'arriver à un protocole opérationnel. Ainsi, pour diverses raisons, un certain nombre de lézards ont perdu leur balise très rapidement et seuls 10 individus ont gardé la balise suffisamment longtemps pour pouvoir exploiter leurs données. Sur ces 10 individus, les premiers résultats montrent une activité globalement similaire pendant les mois de suivi (mai, juin, juillet, septembre et octobre) mais très différente d'un individu à l'autre. Ces différences d'activités individuelles sont probablement dues aux différences de température et de conditions météorologiques au cours des suivis qui ne sont pas synchrones. Globalement l'activité journalière des individus montre deux pics, un le matin entre 6 et 10 heures, et un l'après-midi vers 18 heures, ce qui est cohérent avec la littérature (Doré et al. 2015) (figure 22a). Je n'ai pas trouvé de différence significative d'activité en fonction du type de gîte où le lézard a été capturé (figure 22b). Les déplacements observés sont globalement importants sur les périodes de suivi, par rapport à la littérature (Doré et al. 2015) mais sont aussi très différents entre individus. Un individu a ainsi couvert plus de 5 hectares en seulement 3 jours alors qu'un autre est resté autour de son gîte et a utilisé à peine plus d'un hectare en plus de deux semaines. Trois types de comportement ont pu être discriminés à ce stade : repos (VeDBA nulle et pas d'exposition au soleil), thermorégulation (VeDBA nulle et exposition au soleil), déplacement (VeDBA non nulle).

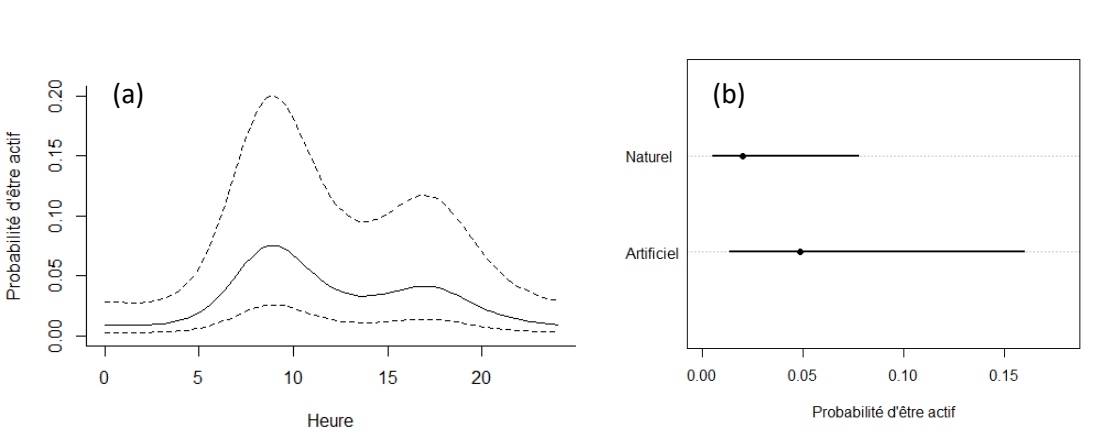


Figure 22 : *Probabilité d'activité du Lézard ocellé en fonction de (a) l'heure et (b) le type de gîte principal utilisé (artificiel ou naturel). En (a), les bornes de l'intervalle de confiance (95%) sont représentés par les lignes en pointillées. En (b) le point figure l'estimation pour le type de gîte et les lignes noires représentent l'intervalle de confiance (95%).*

Conclusion : Cette pré-étude nous a permis de valider la faisabilité de l'étude de l'utilisation de l'espace et du rythme d'activité du Lézard ocellé, et ce sur les deux types de gîtes à l'aide de GPS. Nous avons pu mettre au point les techniques appropriées ce qui permettra d'envisager une étude plus ambitieuse à court terme. A ce stade, il n'est pas possible de conclure sur les différences d'activité et de déplacements entre les lézards utilisant les gîtes naturels et ceux utilisant les gîtes artificiels. Cependant, les analyses pourront être complétées dans le futur en y intégrant les données de température, ce qui pourrait expliquer les différences d'activité observées entre individus. De plus, une classification supervisée des données d'accélérométrie (VeDBA) pour les lier à des comportements à partir d'individus captifs par exemple ou d'observation intensives sur le terrain permettrait d'exploiter plus finement le jeu de données. Enfin, afin de limiter les biais temporels et météorologiques, une campagne de capture et de suivi importante sur une période limitée serait nécessaire.

Une seconde contrainte importante posée par le test de l'hypothèse de piège écologique est la nécessité d'avoir accès aux habitats naturels ou non-aménagés utilisés par l'espèce cible. En effet, ces habitats peuvent être à la fois difficiles à localiser (cas des espèces cryptiques) et difficiles à reconnaître (quelle cavité ou quel trou dans le sol est susceptible de constituer un véritable habitat de reproduction pour un oiseau ou un gîte principal pour un lézard ?). De plus, ils peuvent être totalement absents localement suite aux aménagements menés, mais présents ailleurs dans la région, ce qui pose alors la question de la pertinence d'utiliser ces localités éloignées comme « témoin ». En effet, la plasticité phénotypique des espèces peut entraîner des différences de stratégie d'histoire de vie et de comportement d'une population à l'autre (cf. Chapitre 2 pour un exemple chez le Rollier d'Europe). Elle peut également produire des réponses contrastées des populations aux variations géographiques des ressources trophiques et des menaces pesant sur les individus (cf. ANNEXE A toujours chez le Rollier d'Europe, voir aussi par exemple Llewelyn et al. (2016) pour un exemple chez les reptiles qui décrivent une forte variabilité phénotypique entre populations, corrélée aux conditions environnementales chez un lézard d'Amérique du Sud, *Lampropholis coggeri*). Il semble donc incertain que les individus de deux populations géographiques éloignées aient des valeurs sélectives totalement comparables ou des stratégies de sélection d'habitat semblables. Il est donc prudent de limiter la recherche et le suivi de sites naturels au contexte biogéographique local. En l'absence de données locales contemporaines, il peut être utile de rechercher et d'utiliser des données historiques au sein des habitats naturels, si elles existent. Dans tous les cas, un effort important devrait être consenti à l'identification de ces habitats « témoins », sans lesquels toute évaluation des aménagements réalisés est impossible, mais cette démarche n'est encore que trop rarement effectuée (cf. Introduction p. 35).

Il est donc nécessaire que les gestionnaires et les maîtres d'ouvrage anticipent cet impératif dans la définition des actions de suivi et d'évaluation dès la conception des projets, notamment pour dimensionner correctement le budget à mobiliser mais aussi pour identifier en amont les sites naturels à inclure dans les suivis. Pour ces derniers, il est important d'inclure également des sites potentiels (par exemple des cavités naturelles non occupées prises au hasard dans le cas des espèces cavicoles) dans le suivi, ce que j'ai pu faire pour le rollier en recherchant les cavités disponibles et non-utilisées

par l'espèce (chapitre 4) et pour les laridés coloniaux (chapitre 5) en utilisant les sites colonisés uniquement par l'avocette élégante. Dans le cas contraire, cela peut conduire à surestimer le taux d'occupation des habitats naturels et donc à baisser relativement l'estimation de l'attractivité des sites aménagés ou des dispositifs artificiels. Au contraire de ces sites artificiels, il est cependant probablement très difficile d'avoir accès à la totalité des habitats naturels disponibles pour l'espèce ciblée, ce qui conduit vraisemblablement à surestimer quasi systématiquement l'attractivité des sites naturels. Lors du test de l'hypothèse de piège écologique, il est important d'avoir en tête ce biais potentiel, au risque de considérer l'aménagement comme peu attractif, et donc de ne pas reconnaître son succès et son intérêt, ou au contraire de ne pas identifier un piège écologique (Chapitre 4 : Figure 1). Dans le cas des laridés coloniaux, la préférence pour les sites aménagés était très forte, de sorte que le biais lié à l'absence de sites naturels jamais colonisés dans le jeu de données n'a pas eu d'impact sur les résultats du test de l'hypothèse de piège écologique (cf. Chapitres 4 & 5).

1.2 Comprendre les mécanismes écologiques conduisant à créer les pièges écologiques pour mieux les éviter

L'étude de l'occupation des dispositifs et de la valeur sélective des individus qui les utilisent permet donc d'évaluer la pertinence des dispositifs, mais cette seule connaissance du résultat de l'aménagement n'est pas suffisante pour pouvoir améliorer la conception et donc l'efficacité des dispositifs, particulièrement en cas d'échec des dispositifs. Pour ce faire, il est nécessaire de comprendre les mécanismes expliquant les différences éventuelles observées entre dispositifs artificiels et habitat naturel. La compréhension de ces mécanismes écologiques est également indispensable pour comprendre la création des pièges et donc identifier des moyens d'éviter leur création. Il s'agit en particulier de comprendre les mécanismes de sélection d'habitat par l'espèce cible d'une part, et de comprendre comment l'habitat sélectionné impacte la valeur sélective des individus d'autre part. La figure 23 montre un schéma simplifié des relations entre une espèce, son habitat naturel et les pressions extérieures existantes ou potentielles pesant sur la structure de l'habitat naturel ou la valeur sélective des individus de l'espèce cible. Dans un système espèce – habitat, les caractéristiques physiques de l'habitat naturel influencent à la fois la sélection d'habitat des individus (la sélection naturelle favorise la reconnaissance de signaux physiques de l'habitat par l'espèce censés

maximiser sa valeur sélective) et la valeur sélective des individus (par exemple la ressource trophique, le microclimat, les abris disponibles, influencent la survie ou la fécondité des individus). Les pressions extérieures (activités anthropiques, espèces invasives, changements climatiques, etc.) influent à la fois sur l'habitat naturel, en particulier ses caractéristiques physiques (changement du microclimat, de la structure physique, de la croissance ou de l'abondance de la végétation et des autres ressources trophiques, etc.), mais peuvent aussi impacter directement l'espèce (modification du comportement, de la valeur sélective, des traits démographiques). Si ces pressions altèrent les caractéristiques de l'habitat favorables à une bonne valeur sélective des individus, sans altérer les signaux reconnus par les individus, elles entraînent la création de pièges écologiques. Un aménagement tel qu'un dispositif artificiel ou la restauration d'un habitat peut avoir le même impact qu'une menace sur le système espèce – habitat, en reproduisant les caractéristiques physiques attractives de l'habitat naturel, mais en réduisant la valeur sélective des individus attirés et donc dans ce cas, créer un piège écologique.

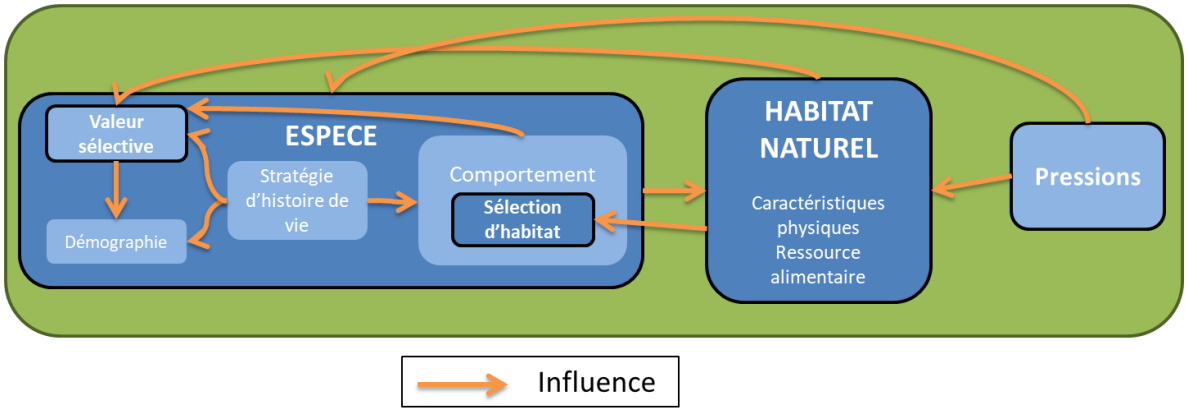


***Figure 23** : Eléments de l'écologie des espèces ciblées par les dispositifs artificiels dont la connaissance est nécessaire pour une bonne conception et pour l'évaluation des dispositifs. Seuls les compartiments les plus à même d'intervenir dans la conception et l'évaluation des dispositifs sont présentés. Les menaces considérées sont celles extérieures au système espèce – habitat et qui influent directement sur les caractéristiques physiques de l'habitat naturel ou sur les espèces (actions anthropiques directes, changements climatiques, espèces invasives, etc.).*

Alors que les mécanismes de sélection d'habitat sont relativement bien compris et étudiés (Robertson et al. 2013; Sih et al. 2018), ceux pilotant la relation entre l'habitat et la valeur sélective des individus le sont beaucoup moins. Dans le chapitre 4, je montre que l'humidité au sein des cavités naturelles

utilisées par le Rollier d'Europe est corrélée positivement au succès de reproduction, et que ce taux d'humidité est significativement plus élevé dans les cavités orientées au Nord. Les nichoirs étant par ailleurs plus attractifs que les cavités naturelles, une application directe de ce résultat est d'orienter les nichoirs artificiels vers le Nord, afin d'avoir un taux d'humidité plus élevé en leur sein, et ainsi maximiser le succès de reproduction des individus qui les utiliseraient, ce qui réduirait les risques de créer des pièges écologiques. Même s'il n'est pas toujours possible de connaître l'ensemble des mécanismes impliqués à la fois dans la relation entre habitat et valeur sélective, et entre habitat et sélection d'habitat par les individus, des connaissances préliminaires ou limitées à l'un ou l'autre de ces deux ensembles peuvent déjà informer l'aménageur. Par exemple, dans le chapitre 5, je montre que les îlots aménagés sont plus attractifs que les îlots naturels pour 6 espèces de laridés étudiées, et que l'attractivité des îlots aménagés augmente avec la distance à la berge. Même si la distance à la berge n'a pas ou peu d'effets sur la reproduction des laridés dans cette étude, augmenter la distance des futurs îlots par rapport à la berge pourra augmenter la probabilité qu'ils soient utilisés par les laridés coloniaux, ce qui pourra contribuer à leur conservation si les autres caractéristiques des îlots sont favorables aux espèces ciblées.

Il ne s'agit pas d'ignorer les autres mécanismes au sein du système espèce-habitat, notamment ceux figurés dans la figure 23, comme l'influence de l'espèce sur son habitat naturel et en particulier ses caractéristiques physiques, ou la place centrale de la stratégie d'histoire de vie d'une population et donc de son histoire évolutive dans le comportement et la valeur sélective des individus (cf. Chapitre 2). Cependant ces mécanismes interviennent probablement à des échelles de temps différentes de celles qui intéressent les aménageurs, en particulier lors de la conception et de la mise en œuvre d'un projet. L'étude et la connaissance préalable des mécanismes liés à la valeur sélective des espèces ciblées et à la sélection d'habitats, permettront de prévenir la création de pièges écologiques dès la conception d'un futur projet d'aménagement. Cette recherche de l'évitement des impacts potentiellement négatifs sur les espèces rejoint la préoccupation de la démarche ERC qui, comme nous l'avons vu en introduction, consiste en premier lieu à chercher toutes les options possibles pour éviter les impacts sur les espèces cibles. Etrangement, la littérature récente sur les pièges écologiques se

focalise principalement sur la remédiation et discute des meilleures méthodes pour « désarmer » les pièges écologiques existants (voir par exemple Robertson 2012; Simon et Fortin 2019; Robertson et Blumstein 2019; Black et Robertson 2020), mais à ma connaissance le sujet de leur évitement n'a été abordé que par Hale et al. (2015) et Greggor et al. (2019). Ces deux publications se concentrent sur la nécessité de connaître les mécanismes de sélection d'habitat, dont la connaissance peut permettre de mettre en place des mesures d'attraction ou de répulsion, en fonction du résultat souhaité, afin d'éviter la création de pièges écologiques. Cependant, elles n'abordent pas la question de la valeur sélective des individus et donc de la qualité des habitats restaurés ou des dispositifs artificiels de substitution. Lorsque les pièges écologiques sont créés par des aménagements ou des transformations qui ne visaient pas les espèces ou les populations victimes, l'objectif du gestionnaire est effectivement de rendre moins attractifs ces aménagements. Cependant, dans le cadre d'un projet de restauration ou d'installation de dispositifs artificiels, la question de l'effet de l'aménagement sur la valeur sélective est primordiale pour éviter d'en faire des pièges écologiques (La question de l'attractivité des aménagements se posera alors en termes d'efficacité : s'il est sélectionné et favorable aux individus, il rencontrera le succès escompté, s'il est évité mais favorable aux individus, il s'agira d'une ressource sous-évaluée pour laquelle il sera utile d'améliorer son attractivité pour l'espèce ciblée). Il s'agira donc de mener les études et expérimentations nécessaires pour identifier les mécanismes en jeu entre caractéristiques des habitats et valeur sélective des individus. L'étude du lien entre facteurs environnementaux et traits d'histoire de vie des individus et des mécanismes sous-jacents constitue un pan entier de la recherche en écologie. Chez les vertébrés en particulier, que concerne une grande proportion des publications en écologie (Bonnet et al. 2002) et qui sont largement ciblés par les dispositifs artificiels, une étude approfondie de la littérature permettra dans de nombreux cas d'identifier les caractéristiques de l'habitat naturel susceptibles d'être corrélés aux traits d'histoire de vie des individus les plus importants pour la dynamique de la population.

2. Concevoir des dispositifs artificiels lorsqu'on est gestionnaire

Les paragraphes précédents montrent l'importance d'une bonne connaissance de l'écologie de la population ciblée par l'utilisation de dispositifs artificiels ou par un projet de restauration de son

habitat naturel, pour le test de l'hypothèse de piège écologique et l'étude des mécanismes pouvant conduire à créer des pièges écologiques. Cette connaissance est cependant difficile à acquérir et peut paraitre hors de portée des aménageurs et des gestionnaires, et réservée uniquement au chercheur et aux études à long terme. Démarrer un tel projet de restauration ou de conservation des populations sans connaissances préalables suffisantes peut cependant conduire à nuire à la population en créant des pièges écologiques (Robertson 2012; Robertson et al. 2013; Hale & Swearer 2017), ou constituer des dépenses inutiles en cas d'échec des dispositifs (Lindenmayer et al. 2017). Cependant, des solutions accessibles existent. Tout d'abord, une étude rigoureuse de la bibliographie est indispensable. Elle pourra s'appuyer sur de nouvelles bases de données rassemblant les bonnes pratiques de gestion à travers le monde. Ensuite, un état des lieux de la population et des habitats naturels *in situ*, permettant de connaître la présence et l'état de conservation de l'espèce et / ou de son habitat naturel, est une étape préalable à la portée des aménageurs et des gestionnaires. Cette démarche est d'ailleurs souvent imposée dans le contexte de l'évaluation environnementale à travers les études d'impacts, mais rarement menée de façon suffisante pour pouvoir procéder *in fine* à l'évaluation des actions de restauration ou de conservation menées. Enfin, certaines pré-études peuvent contribuer à augmenter significativement la connaissance nécessaire à la conception des aménagements. Ces démarches permettront d'informer à la fois la conception des aménagements ainsi que leur évaluation postérieure, et réduiront le risque de créer des pièges écologiques ou d'investir inutilement son temps, son argent et son énergie.

2.1- S'appuyer sur les ressources bibliographiques existantes lorsque c'est possible

Comme vu précédemment, il est possible d'optimiser l'utilisation des dispositifs artificiels en s'appuyant sur les bonnes pratiques existantes. En dehors des cas spécifiques abordés dans cette thèse, il existe d'ailleurs plusieurs bases de données qui rassemblent des cas d'études d'utilisation de tout type de dispositifs ainsi que d'autres techniques de gestion et de restauration, (e.g. http://conservationevidence.com, http://www.environmentalevidence.org). Il ne faudra pas non plus négliger la consultation des principaux moteurs de recherche des publications scientifiques, (webofscience, Google scholar, etc.) ainsi que la recherche de littérature grise et la consultation

d'experts pour trouver les études et rapports de stage non publiés en lien avec le sujet traité. Ces « *evidences* » - ou preuves - permettent de voir ce qui fonctionne (ou non) ailleurs et dans différents contextes, et aident à identifier les bonnes pratiques de gestion pour d'autres cas d'étude. Cette approche de l'optimisation de la conservation est appelée « *Evidence-based conservation* » et se base sur une démarche initialement développée pour améliorer la pratique de la médecine (Sutherland et al. 2004). Les questions de conservation y sont traitées par l'analyse de différentes sources (publications scientifiques, avis d'experts) et transposées en bonnes pratiques de gestion dans le contexte local, qui sont à leur tour testées sur le terrain et dont le résultat alimente la base de données, afin d'être disponible pour d'autres gestionnaires. L'avantage de ces outils est de pouvoir bénéficier facilement du retour d'expérience d'autres gestionnaires, ce qui peut constituer une source d'information essentielle pour la conception des aménagements. Cependant, dans le cadre de l'utilisation des dispositifs artificiels, s'appuyer sur ces bonnes pratiques peut présenter plusieurs écueils (Adams & Sandbrook 2013; Gillson et al. 2019), et en particulier :

- Cette approche n'incite pas à se poser la question du « pourquoi » et se concentre surtout sur le « comment » et sur le résultat en termes de gestion (aspects techniques). Or, nous l'avons vu, ignorer l'écologie de l'espèce ciblée augmente le risque d'échec des dispositifs, de créer des pièges écologiques ou des ressources sous-évaluées.
- Même si les cas d'études y sont synthétisés pour tenter d'apporter une réponse plus générale aux questions de conservation, il n'en reste pas moins que chaque étude est généralement valable pour un contexte spatio-temporel particulier donné et rien ne garantit que les conclusions soient transposables ailleurs, ce qui rend vite cette approche très réductionniste. L'écosystème local et la population ciblée peuvent avoir des caractéristiques très différentes des cas d'étude existants, et donc s'appuyer sur de telles études fait prendre un risque important d'échec des dispositifs et de création de pièges.
- Si aucun cas d'étude et ou bonne pratique n'existe pour répondre à la question posée, cette approche ne permet pas d'aider à la prise de décision. Il est alors nécessaire de compléter les connaissances, par exemple au moyen de pré-études.

Nous l'avons vu au sein du chapitre 2, ces écueils viennent notamment du manque de connaissance sur l'écologie des populations et / ou sur les menaces pesant sur elles. Il est donc primordial de développer et encourager autant que possible les études permettant de lever ces incertitudes.

2.2- L'état des lieux pour vérifier la pertinence d'un aménagement avant d'intervenir

Avant tout projet d'utilisation de dispositifs artificiels, une bonne connaissance de la population ciblée et des habitats naturels que les dispositifs sont censés compléter est nécessaire. Il s'agit de savoir en particulier si l'aménagement apporte une réelle plus-value par rapport à l'habitat naturel *in situ*, et si la population ciblée est *a priori* capable de le coloniser. Les questions à se poser incluent à minima : L'espèce est-elle déjà présente sur le site ? Si elle n'est pas présente, où sont situées les populations les plus proches et quelle est la capacité de dispersion de l'espèce ? Si une population est présente, quelle est l'abondance et la répartition de l'habitat utilisé par l'espèce *in situ* (que l'on pourra considérer comme « l'habitat naturel ») ? L'abondance ou la répartition de cet habitat sont-elles limitantes pour la population ? Existe-t-il une menace importante pesant sur l'espèce au sein des habitats naturels existants ? Les dispositifs artificiels peuvent-ils réduire cette menace ? Ces questions peuvent s'organiser au sein d'un arbre de décision comme présenté à la figure 24. Les réponses à ces questions conditionnent la pertinence de l'utilisation des dispositifs artificiels et peuvent éviter des échecs et donc des dépenses inutiles. Un échec de l'aménagement peut en effet advenir si celui-ci n'est pas accessible à l'espèce cible, si l'habitat naturel est déjà abondant et non limitant conduisant les individus à ne pas coloniser l'aménagement (Lindenmayer et al. 2017), ou si l'habitat naturel est délaissé par l'espèce cible au profit de l'aménagement mais que celui-ci se révèle être un piège écologique (Hollander et al. 2011). Au contraire, un aménagement réduisant significativement une menace comme un risque de prédation peut avoir un impact très favorable sur la population ciblée (Fargallo et al. 2001; Račinskis & Mardega 2017).

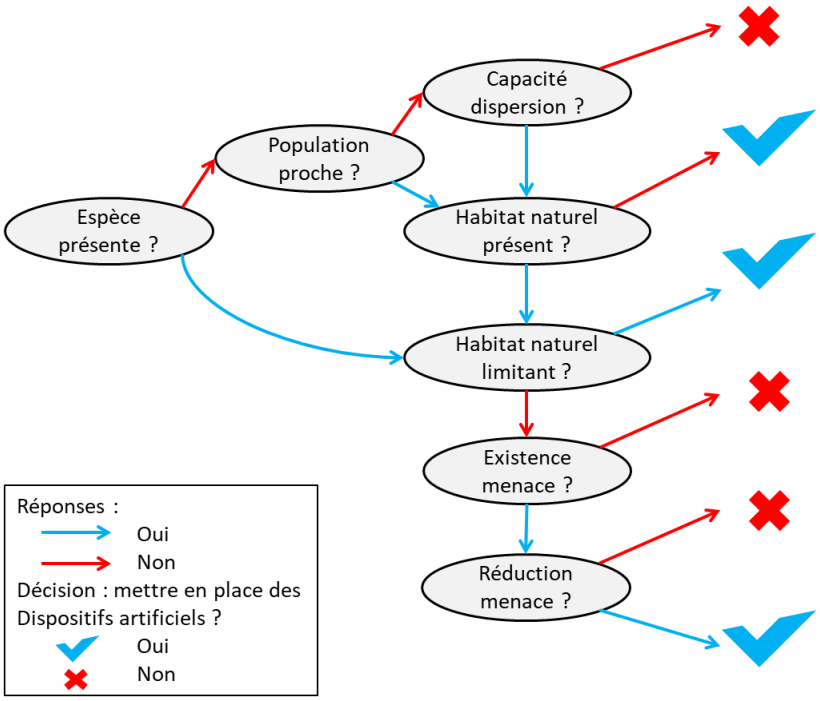


Figure 24 : *Exemple d'arbre de décision pour la mise en place de dispositifs artificiels visant à compléter ou se substituer à l'habitat naturel d'une espèce ciblée.*

Pour répondre à ces questions, il est nécessaire d'avoir à disposition ou de réaliser un état des lieux de la population et des habitats naturels présents sur le site pressenti pour l'aménagement. Deux exemples d'un tel état des lieux, réalisés au cours de la thèse, sont présentés dans les encadrés 3 (concernant une population de rolliers nichant le long du Canal du Midi) et 4 (concernant les populations de Lézard ocellé entre Nîmes et Montpellier).

ENCADRE 3

Etat des lieux des populations de rollier nichant le long du canal du midi afin d'évaluer la probabilité de report des couples nichant en cavités naturelles au sein de nichoirs artificiels mis en place en accompagnement de l'abattage des platanes

Repris et résumé à partir de Schwartz et Caucal (2017)

Contexte : Le Canal du Midi est l'un des principaux canaux de navigation du Sud de la France. Ce canal est bordé de part et d'autre de ses rives de linéaires de milliers d'arbres, et en particulier de platanes *Platanus hispanicus* qui hébergent une importante population de rolliers, estimée à au moins 93 couples par la Ligue de Protection des Oiseaux (LPO) en 2012, soit près de 10% de la population connue de rollier en France. Cependant, depuis quelques années, le platane fait l'objet d'une contamination par le chancre coloré, qui entraîne l'abattage progressif de tous les platanes et donc de fait la disparition des sites de nidification de rolliers associés aux platanes (Figure 25), ce qui menace la survie de cette population. Pour faire face aux conséquences de ces abattages sur les populations

d'oiseaux cavicoles, Voies Navigables de France, gestionnaire du canal, procède depuis 2013 à la pose de plusieurs centaines de nichoirs sur le linéaire du Canal du Midi. Cependant, se pose la question de la conséquence des abattages sur le comportement des oiseaux nicheurs, et en particulier des oiseaux migrateurs comme le Rollier d'Europe : vont-ils se reporter sur les nichoirs mis à leur disposition une fois leurs sites de nidification naturels disparus ? En effet, il est possible que les couples impactés par la disparition de leur nid se dispersent à la recherche de nouveaux territoires de nidification éloignés du canal, et donc pas sur les nichoirs. De plus, il est possible que les couples nichant en cavités naturelles n'utilisent pas les nichoirs mis à leur disposition et/ou que ceux-ci soient colonisés uniquement par de jeunes individus ou qu'ils aient un impact négatif sur la reproduction ou la survie des rolliers qui les utilisent. Ceci poserait la question de l'utilité des nichoirs pour la conservation de la population. Ce contexte représente donc une situation quasi-expérimentale exceptionnelle pour étudier l'attractivité des dispositifs artificiels dans une situation de destruction d'habitats naturels remplacés par des dispositifs artificiels. Une telle étude permettrait de mieux comprendre quels sont les comportements des oiseaux suite à la destruction de leur site de nidification pendant leur hivernage, mais aussi de déterminer ce qui favorise leur report vers les dispositifs artificiels. Dans ce cadre nous avons mené une étude préalable visant à faire un état des lieux de la population avant l'abattage des arbres.

Figure 25 : *Cavité naturelle utilisée par un couple de Rollier d'Europe pour leur nidification, située dans un platane le long du Canal du Midi. ©Gabriel Caucal*

<u>Objectifs :</u> Les objectifs de l'étude étaient de :

- Connaître la taille de population concernée par les abattages

- Localiser un maximum de sites de nidification naturels

- Déterminer l'état sanitaire des arbres occupés par le rollier

<u>Méthodes :</u> L'étude a été réalisée entre le 30 juin et le 20 juillet 2017 sur un total de 12 transects linéaires (7 km de moyenne) divisés en sections de 500m de longueur, situés entre les communes d'Agde à l'est et de Marseillette à l'ouest, secteur considéré comme potentiel pour la nidification du rollier. Trois passages ont été réalisés sur chacun avec un intervalle d'environ six jours entre ces

passages. Les transects ont été parcourus à vélo à la recherche des sites de reproduction de rolliers, avec des points d'observations positionnés tous les 500 mètres, entre chaque section. 10 minutes de balayages aux jumelles ont été accordées au minimum pour chaque point d'observation et l'ensemble des observations de rollier rapportées selon trois codes de reproduction (possible, probable ou certain). Enfin, un inventaire succinct des platanes présents et porteurs de la maladie du chancre coloré a été mené visuellement sur chaque section des différents transects au cours du dernier passage. Les données ont ensuite été analysées selon trois méthodes afin d'estimer le nombre de couples reproducteurs par transect : « à dire d'expert » à partir de l'analyse des indices de reproduction ; en Capture-Marquage-Recapture en population fermée à partir des observations des nids occupés ; en « N-mixture » à partir du nombre de nids occupés recensés sur chaque transect à chaque passage.

Résultats : 21 journées de terrain ont été consacrées à l'étude entre le 30 juin et le 20 juillet 2017. Celles-ci ont permis d'effectuer 217 observations de rollier correspondant à 49 indices de reproduction possible, 32 probables et 56 certains. A partir de ces indices, nous avons estimé la taille de la population nicheuse sur les transects prospectés selon les trois méthodes d'analyse (Tableau 2). 46 platanes occupés ont été identifiés dont environ 10% étaient atteints du chancre coloré.

Tableau 2 : Estimation de l'abondance de nids de rollier selon trois méthodes d'analyse sur 85 km le long du Canal du Midi en 2017 et extrapolation sur 117 km de secteur favorable à l'espèce.

Méthode	Estimation	*Minimum*	*Maximum*	Extrapolation	*Minimum*	*Maximum*
« Dire d'expert »	**86**	*84*	*88*	**119**	*116*	*121*
Closed capture	**73**	*35*	*130*	**101**	*48*	*179*
N-mixture	**122**	*45*	*382*	**168**	*62*	*527*

Conclusion : Cette étude montre que la population de Rollier d'Europe nichant le long du Canal du Midi est encore importante en 2017. Ses effectifs sont remarquables, puisqu'ils atteignent 10% de la totalité de la population française, ce qui souligne l'importance du Canal du Midi pour la conservation du rollier en France. La très grande majorité de la population de rollier du Canal du Midi niche entre les communes de Roubia à l'Ouest et de Poilhes à l'Est. Ces secteurs doivent donc faire l'objet d'une attention particulière par VNF. La très grande majorité des nids localisés sont situés dans des platanes, dont plus de 10% étaient déjà atteints de la maladie du chancre coloré au cours de l'été 2017, d'après nos observations. En 2020 la majorité des platanes ont été abattus ou sont atteints par la maladie sur le secteur d'étude, entrainant la disparition de plusieurs dizaines de sites de nidification.

Pertinence de l'utilisation des nichoirs : A partir de l'arbre de décision (Figure 24), il ressort que l'utilisation de nichoirs pour la nidification du rollier est une approche *a priori* pertinente pour suppléer les cavités naturelles le long du Canal du Midi. En effet, le rollier est bien installé sur le site, et ses sites de reproduction naturels sont limités et en régression. L'habitat naturel est donc limitant. De plus, le rollier y subit la menace de voir son site de nidification disparaître et donc être forcé de trouver un nouveau site de nidification. Reste à savoir si les rolliers impactés par la disparition de leur nid choisiront de se reporter sur les nichoirs à leur disposition ou si ceux-ci seront prioritairement colonisés par de jeunes individus, et comment se déroule la reproduction au sein des nichoirs en comparaison aux sites naturels. Une étude d'une durée de 4 ans est en cours pour tenter de répondre à ces questions à l'aide d'individus équipés de balises satellites et d'individus bagués.

Après avoir réalisé l'état des lieux et si celui-ci permet de conclure que l'aménagement peut avoir *a priori* un effet bénéfique sur la population (qui restera à évaluer et démontrer), il est nécessaire de définir les caractéristiques de l'aménagement. Comme suggéré précédemment, cette phase de conception devrait s'appuyer autant que faire se peut, sur l'identification de ce qui est connu de la stratégie de sélection d'habitats de l'espèce ciblée ainsi que des traits d'histoire de vie les plus corrélés aux variables d'habitat. La recherche des expériences existantes visant les mêmes habitats et les mêmes espèces sera évidemment une priorité. Cependant, dans la majorité des cas, ces expériences passées auront été menées dans des contextes spatiaux temporels différents, ce qui posera la question de leur réplicabilité dans le contexte particulier de l'aménagement envisagé.

ENCADRE 4

Etat initial de la population de Lézard ocellé et des gîtes naturels présents sur les Costières de Nîmes sites prévus pour l'installation de gîtes artificiels

Issu et résumé de Altherr (2018)

Contexte : Dans le contexte de la construction de la ligne à grande vitesse Nîmes-Montpellier, des mesures compensatoires et des travaux d'aménagement sont mis en place selon un « programme de compensation ». Ces mesures visent notamment le Lézard ocellé. Le Lézard ocellé est une espèce dont le statut de menace est classé Vulnérable sur la liste rouge des reptiles de France métropolitaine (https://inpn.mnhn.fr) et qui connaît un fort déclin. Cette espèce étant impactée par la modification et la destruction de ses habitats du fait de la construction de la nouvelle ligne ferroviaire, une mesure compensatoire via l'installation d'abris artificiels a été décidée pour sa préservation. De ce fait, l'installation de plus de 400 gîtes artificiels a été prévue entre l'hiver de 2017 et le printemps 2019 (Figure 26). Le Conservatoire d'Espaces Naturels Languedoc-Roussillon, responsable de la mise en place des aménagements, souhaite maximiser l'efficacité de ces dispositifs pour les lézards, à la fois en termes d'optimisation des ressources allouées au projet (maximiser l'efficacité des dispositifs) et en termes du risque d'en faire des pièges écologiques. Pour cela, il souhaite implanter les gîtes sur des sites où les gîtes naturels sont rares ou en quantité limitante, et désire s'assurer que les lézards sont bien présents à proximité et donc capables de coloniser les nouveaux gîtes.

Objectifs : Cet état des lieux visait donc à vérifier que la mise en place de gîtes artificiels sur les sites choisis pour leur installation était pertinente (cf. arbre de décision Figure X) en :

- Vérifiant que la probabilité de présence du Lézard ocellé n'y est pas nulle, ce qui permettrait *a priori* la colonisation des gîtes

- Déterminant si la densité de gîtes naturels constitue une ressource limitante pour l'espèce, en comparant avec la densité présente sur des sites témoins, ce qui permettrait de s'attendre à ce que les gîtes améliorent la qualité du site pour les lézards et rempliraient donc leur rôle de compensation de la destruction de sites naturels.

Figure 26 *: Gîte artificiel mis en place sur les Costières de Nîmes pour la conservation du Lézard ocellé. N.B. : verser de la terre sur le haut et plus de 50% du gîte s'est révélé être une erreur de conception puisque la terre colmate rapidement tout interstice existant entre les blocs de roche après les premières pluies, diminuant de fait les chances de colonisation et d'utilisation par le Lézard ocellé.©Thomas Altherr*

Méthodes : L'étude s'est déroulée sur cinq sites différents, dans la région Occitanie en France. Ces sites sont les Costières Est, proches du village de Redessan (coordonnées : 43,8333 ; 4,5), et Ouest, proches de Beauvoisin (43,7167 ; 4,3167), de Nîmes, de Guzargues (43,7209 ; 3,9410), de Lunel (43,7063 ; 4,1551) et de Saturargues (43,7239 ; 4,1210). Une cartographie des gîtes naturels présents sur ces sites a été réalisée au préalable par le Conservatoire des Espaces Naturels Languedoc-Roussillon (CEN-LR). Sur les différents sites d'étude, des carrés de 1 hectare ont été définis autour de chaque gîte naturel et de chaque gîte artificiel installé ou prévu. 342 carrés ont été créés de cette manière et représentent deux modalités : Témoin (gîte naturel) ou Etat initial (gîte artificiel installé ou prévu). Une sélection aléatoire a ensuite été réalisée pour ne garder que 133 carrés à prospecter (66 témoins et 67 en état initial). La méthode dite de « site occupancy » a été utilisée pour prospecter les différents carrés. Chaque carré a été prospecté entre deux fois (en cas d'observation de l'espèce au cours d'un des deux premiers passages) et trois fois (tous les autres cas) afin de rechercher la présence du Lézard ocellé. Les sites d'installation des gîtes et les sites témoins ont également été caractérisés par le nombre et le type de gîtes présents. La probabilité de présence a été estimée grâce à une sélection de modèles.

Résultats : 387 passages ont été réalisés sur les différents carrés entre le 29 mars et le 13 juillet 2018, et des observations de Lézard ocellé ont été faites sur 17 carrés sur 133. Toutes les observations ont été effectuées sur les sites de Lunel et de Costières Est. Les carrés « état initial » contiennent significativement moins de gîtes naturels que les carrés « témoins » (Tableau 3). Sur l'ensemble des cinq sites, la probabilité de détection moyenne est de 0,07 [0,04 ;0,18] et la probabilité de présence est de 0,29 [0,15 ;0,48]. La probabilité de présence est significativement plus élevée sur les carrés témoins que sur les carrés « état initial » (figure 27).

Tableau 3 : Comparaison de moyennes du nombre de gîtes naturels présents selon les types de carrés. Tests de Wald réalisés sur les intervalles de confiance à 95%. IC inf et IC sup : borne inférieure et supérieure respectivement de l'intervalle de confiance. Etat initial : N = 67, Témoins : N = 66.

Gîtes total	χ^2=25,53	**p=4,37e-07**	
	Moyenne	IC inf	IC sup
Etat initial	4,15	3,08	5,59
Témoins	8,63	6,46	11,55

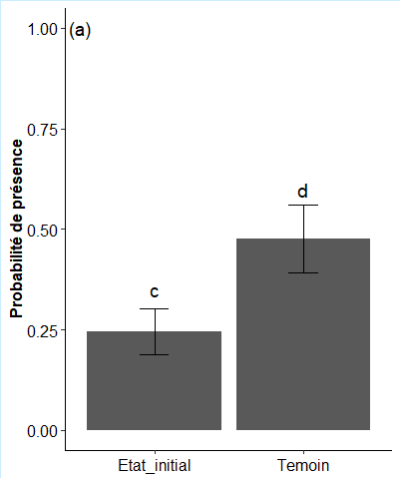


Figure 27 : *Probabilité de présence moyenne du Lézard ocellé en fonction du type de carré (Tests de Wald réalisés sur les intervalles de confiance à 95%, χ^2=24.101 p = 9,14e-07). Les barres verticales représentent les intervalles de confiance. Les lettres c et d représentent la significativité des différences observées.*

Conclusion : Les emplacements choisis pour l'installation de gîtes artificiels semblent pertinents car ils contiennent significativement moins de gîtes que les carrés témoins, et la probabilité de présence du lézard y est non nulle mais inférieure à celle des carrés témoins. Les mesures de gestion mises en place par le CEN-LR autour des gîtes artificiels (pâturage et fauche, autres pratiques agricoles favorisant le maintien de milieux ouverts) devraient renforcer l'attractivité des sites pour le Lézard ocellé, et permettre une colonisation progressive des aménagements réalisés.

Pertinence de l'utilisation des gîtes artificiels : A partir de l'arbre de décision (Figure 24), il ressort que l'utilisation de gîtes artificiels pour favoriser la présence du Lézard ocellé est une approche *a priori* pertinente pour suppléer les gîtes naturels sur les Costières de Nîmes. En effet, le Lézard ocellé est bien installé sur les sites choisis pour l'installation de gîtes, mais sa probabilité de présence y est plus faible que sur les sites témoins. De plus, les gîtes naturels sont en quantité limitée sur les sites choisis. L'habitat naturel est donc potentiellement limitant sur les sites identifiés, au contraire des sites témoins. Reste à savoir si les Lézards ocellés présents autour des gîtes artificiels seront capables de coloniser ces nouveaux abris, et à quel niveau se situera la valeur sélective des individus qui les coloniseront en comparaison de ceux qui utilisent les gîtes naturels.

2.3- Utiliser les pré-études pour mieux concevoir les aménagements

Une pré-étude des caractéristiques physiques de l'habitat naturel utilisé par l'espèce cible peut alors s'avérer un complément indispensable à la conception des aménagements. Dans la Vallée des Baux (13), la conception des nichoirs mis en place pour le rollier d'Europe par l'association A Rocha s'est ainsi appuyée sur plusieurs études, menées localement, des caractéristiques des cavités naturelles. En

2001, une première étude a permis de montrer que les rolliers sélectionnaient des cavités aux diamètres d'entrée compris entre 55 et 60mm (Butler 2001). L'une des hypothèses avancée pour cette sélection restreinte du diamètre des cavités était le compromis entre la taille des rolliers, et la réduction du risque de compétition avec le Choucas des tours, qui serait plus gros que le rollier et donc pas capable d'entrer dans les cavités faisant ce diamètre. En 2014, une seconde étude a montré que la probabilité d'occupation des cavités par les rolliers augmentait avec la distance au couple nicheur le plus proche (Eltabet 2013).

Ces deux études ont permis de définir des recommandations pour la construction et le placement des nichoirs utilisés pour le rollier, avec un diamètre d'entrée compris entre 57 et 60mm et un espacement minimum de 30 mètres. Les nichoirs conçus avec ce diamètre d'entrée, utilisés sur les secteurs Alpilles – Vallée des Baux (13), n'ont à ce jour jamais été colonisés par le Choucas des tours (A Rocha France, données non publiées), contrairement par exemple aux nichoirs utilisés dans la plaine du Roussillon qui ont un diamètre d'entrée compris entre 62 et 65mm (*Yves Aleman, communication personnelle*) et sont largement utilisés par le choucas ainsi que par tous les autres concurrents cavicoles du Rollier (ANNEXE A). La distance minimale entre nids occupés permet d'exclure le placement de nichoirs « par grappes », d'augmenter la proportion de nichoirs occupés et donc d'optimiser les coûts de l'aménagement. Ces deux études ont été menées par une structure associative et respectivement sur une seule saison de terrain, ce qui démontre que ce type d'étude est largement accessible aux gestionnaires pour informer la conception des aménagements.

Enfin, les pré-études peuvent également servir à mettre au point des méthodologies de mesure de proxys de la valeur sélective des individus, comme nous l'avons vu dans le cas de l'étude de l'utilisation de l'espace et du rythme d'activité du Lézard ocellé en Crau (Encadré 2).

Toutes ces recommandations, bien que développées ici dans le cadre de l'utilisation de dispositifs artificiels, pourraient s'appliquer pour les projets de restauration des milieux naturels et des populations d'espèces menacées. Ces recommandations doivent cependant être articulées entre elles afin de pouvoir être mises en œuvre et contribuer efficacement à l'amélioration de futurs projets.

3. Vers une conception adaptative des dispositifs artificiels (et des projets de restauration)

En résumé, nous avons vu dans les chapitres et parties précédents que les dispositifs artificiels peuvent constituer des outils de conservation efficaces pour les espèces ciblées, notamment à travers les nichoirs artificiels chez le rollier (Chapitre 4) ou les îlots aménagés chez plusieurs espèces de Laridés (Chapitre 5). Cependant, nous avons aussi vu que leur usage n'est pas pertinent dans tous les contextes, que des orientations de nichoirs peuvent être plus favorables que d'autres pour le rollier (Chapitre 4), et que des îlots aménagés peuvent devenir des pièges écologiques dans le Sud de la France pour les Sternes hansel, ou des ressources sous-évaluées pour la Mouette mélanocéphale (Chapitre 5). Le risque de telles conséquences délétères est d'autant plus grand que l'écologie des populations ciblées est mal connue. L'une des façons de réduire ce risque est donc d'établir des états des lieux rigoureux et des pré-études adaptées au contexte local. Ces études permettent de réduire les incertitudes avant la prise de décision (« *ex ante learning* ») et donc de diminuer le risque d'échec des aménagements (Dubois et al. 2020). De plus, l'évaluation des dispositifs est nécessaire pour confirmer les choix de conception, et devra s'appuyer sur la comparaison avec l'habitat naturel de l'espèce ciblée. Pour cela, le test de l'hypothèse de piège écologique est un cadre simple et adapté aux dispositifs artificiels. Cette évaluation *a posteriori* permet de tirer les conséquences de la mise en œuvre de l'aménagement (« *ex post learning* ») (Dubois et al. 2020). Dans tous les cas un lien fort entre gestion et connaissance est nécessaire pour améliorer l'efficacité des dispositifs depuis leur conception jusqu'à leur évaluation (Gillson et al. 2019; Dubois et al. 2020). Ces éléments s'appliquent aux dispositifs artificiels utilisés pour la conservation des espèces ou la restauration écologique, mais sont aussi transposables à tout projet de restauration de l'habitat naturel visant une espèce en particulier.

Dans le cadre de la conception des dispositifs artificiels, les connaissances nécessaires pour optimiser les aménagements peuvent être difficiles à acquérir. Les pré-études et l'analyse de la bibliographie ne sont pas toujours suffisantes pour pouvoir répondre aux incertitudes concernant la sélection d'habitat et les caractéristiques de l'habitat les plus corrélées à la valeur sélective des individus de l'espèce

ciblée. Dans ce cas se pose la question de risquer d'intervenir malgré les incertitudes, ou de ne rien faire et d'attendre que de nouvelles connaissances permettent de lever les incertitudes (Dubois et al. 2020). Dans un contexte de changements globaux rapides où le temps est une contrainte forte pour la conservation des espèces, attendre de connaître suffisamment l'écologie des espèces et les menaces pesant sur elles avant d'agir est une option risquée pour la viabilité même des populations et des espèces, que probablement peu de gestionnaires et protecteurs de la nature sont prêts à accepter : a-t-on le temps d'attendre ? L'une des solutions pour concevoir les aménagements malgré les incertitudes est d'utiliser la méthodologie issue de la gestion adaptative (Encadré 5).

Dans le contexte de la restauration écologique, et plus spécifiquement lorsque l'utilisation de dispositifs artificiels est envisagée, la définition des objectifs et des mesures de gestion doit donc avant tout s'appuyer sur les connaissances disponibles de l'écologie des espèces ciblées, de leur habitat naturel et des menaces et pressions existantes (« *Evidence-based ex ante learning* ») (Dubois et al. 2020). Le fonctionnement cyclique de la gestion adaptative permet alors de tester différentes options de gestion à partir des connaissances et des incertitudes à l'instant t, puis d'évaluer leur efficacité relative. Lorsque les modalités de gestion ont été définies de telle façon à tester des hypothèses scientifiques explicites, il est alors possible d'utiliser les résultats des tests pour améliorer la connaissance de l'écologie de l'espèce et donc améliorer ou valider la conception des actions de conservation, ou au contraire identifier de nouvelles incertitudes pouvant mener à tester des modalités totalement différentes (« *Adaptive ex post learning* »). L'avantage du cycle adaptatif est de pouvoir se permettre d'agir rapidement tout en se laissant la possibilité de changer son fusil d'épaule tout aussi rapidement en fonction des résultats obtenus (Williams & Brown 2014; Gillson et al. 2019; Dubois et al. 2020).

ENCADRE 5

Gestion adaptative

La gestion adaptative est une approche cyclique visant à améliorer la gestion des ressources naturelles en se basant sur l'évaluation en continu des résultats de la gestion mise en place pour définir les nouvelles mesures (Williams et al. 2009). Cette démarche cherche à intégrer la complexité et l'importance du contexte local dans la conservation, dans les contextes de fortes incertitudes, et de changements environnementaux et sociaux rapides (Gillson et al. 2019). En d'autres termes, la gestion adaptative consiste à apprendre par l'action : « *Learning by doing* ». Elle se caractérise généralement par une série de six étapes successives qui sont répétées en boucle tout au long du processus de gestion (Williams et al. 2009; Westgate et al. 2013) :

1- Identifier les objectifs de gestion

2- Définir plusieurs options de gestion et des méthodes robustes de suivi et d'évaluation de ces options

3- Mettre en œuvre les actions de gestion

4- Suivre la réponse du système aux différentes options de gestion

5- Interpréter les résultats des suivis et évaluer l'efficacité des différentes options de gestion

6- Ajuster les méthodes de gestion

Une version plus complexe du cycle de gestion adaptative le sépare en deux boucles figurant deux phases reliées entre elles (Williams & Brown 2014) : (A) la phase délibérative, qui vise à identifier les objectifs, définir les options et comment les mettre en œuvre et qui permet un apprentissage social et institutionnel : cette phase s'appuie sur l'implication de l'ensemble des acteurs, et (B) la phase itérative, qui consiste à répéter en boucle les étapes 4 à 6 du cercle (Figure 28) pour aboutir à un apprentissage et donc une diminution des incertitudes techniques.

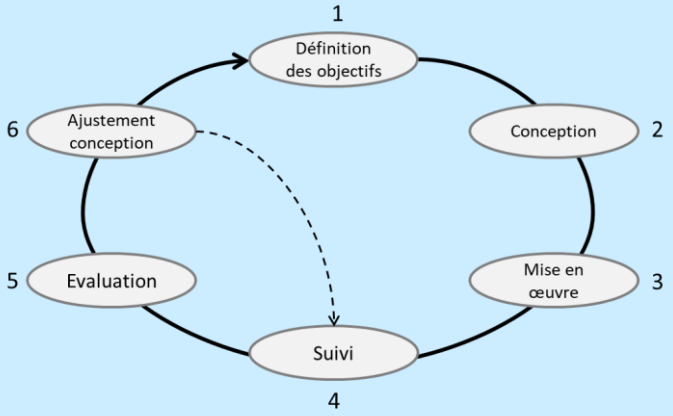


Figure 28 : *Cycle des principales étapes de la gestion adaptative. La flèche en pointillés indique la phase itérative du cycle entre ajustement et suivi (d'après Williams et al. (2009; 2014))*

Afin d'accélérer les processus d'apprentissage et d'amélioration de l'utilisation des dispositifs dans le contexte local, il peut être utile de s'appuyer sur la gestion adaptative active (Walters & Holling 1990; Westgate et al. 2013). La gestion adaptative active consiste à tester plusieurs modalités de gestion de façon simultanée, et donc à avoir des réponses plus rapides sur les meilleures stratégies de gestion à employer (Walters & Holling 1990). Cette approche est particulièrement utile dans un contexte de grande incertitude sur l'écologie des espèces cibles. Elle est aussi particulièrement adaptée à des situations de restauration, notamment à l'aide de dispositifs artificiels puisque les conditions sont contrôlées. C'est par exemple le cas lorsque la stratégie de sélection d'habitats naturels de l'espèce est mal connue. On peut alors tester en parallèle différentes modalités d'un même dispositif artificiel : orientation, proximité des habitats d'alimentation, densité, matériaux, etc (cf. Encadré 6 pour un test de différentes caractéristiques dans la conception de gîtes artificiels mis en place pour le Lézard ocellé). Cependant cette approche demande de pouvoir multiplier les modalités lors de la phase de mise en œuvre afin d'avoir des échantillons suffisamment grands, sans oublier le groupe contrôle généralement constitué par l'habitat naturel, puis de multiplier d'autant les suivis nécessaires, ce qui peut générer un coût important. Ce coût est d'autant plus difficile à justifier si plusieurs modalités se révèlent être peu ou pas sélectionnées.

ENCADRE 6

Etude du microclimat dans les gîtes artificiels mis en place pour le Lézard Ocellé en Costières Nîmoises, afin d'évaluer la capacité de tamponnage des gîtes ainsi que l'effet de différentes modalités de construction des gîtes

Contexte : Avec l'aide de Séraphin Mangeart (stagiaire M1 Université de Grenoble) j'ai mesuré la température et l'humidité au sein de 87 gîtes artificiels construits par le Conservatoire d'Espaces Naturels Languedoc-Roussillon de 2017 à 2019 entre Montpellier (34) et Beaucaire (30), dans le cadre de mesures compensatoires pour la construction de la ligne à grande vitesse Nîmes-Montpellier (cf Encadré 2). Ces gîtes ont été installés afin de créer des abris et des sites de reproduction et d'hibernation pour le Lézard ocellé. Les gîtes étudiés sont répartis sur 4 sites (Guzargues, Lunel, Saturargues, Costières Est). Ils sont formés de gros blocs de pierre calcaire disposés de telle façon à former une « chambre » au centre du monticule. Un tuyau de PVC a été placé au moment de la construction du gîte afin d'accéder à la chambre centrale avec des appareils de mesure. Environ 50% du gîte est ensuite couvert de galets ou pierres de petit calibre puis de terre, ce qui laisse environ 50% du gîte avec des grosses pierres apparentes, idéales pour la thermorégulation des reptiles. L'orientation de la partie non couverte de terre a été délibérément variée entre les directions Est, Sud et Ouest. Les gîtes sont également enterrés (placés au sein d'un trou d'environ un mètre de profondeur creusé à la pelle) ou non.

Figure 29 : *Lézard ocellé en thermorégulation sur un bloc de pierre. ©Thomas Altherr*

Objectifs : L'analyse de la littérature sur les gîtes utilisés par cette espèce n'a pas permis de définir des modalités de construction précises permettant à la fois, avec certitude, de les rendre attractifs pour l'espèce cible, et favorables ou non délétères pour la valeur sélective des individus (reproduction, survie, etc.). Cependant, il est connu que la thermorégulation des lézards joue un grand rôle dans leur choix de gîtes et d'abris, à la fois pour les sites de chasse et d'insolation, et pour les abris et sites d'hivernage. C'est pourquoi l'un des objectifs des différentes modalités testées dans la conception des gîtes artificiels était de pouvoir identifier les conditions microclimatiques les plus favorables, en particulier à l'intérieur des gîtes. L'objectif de cette étude était de mieux connaître la capacité de

tamponnage des gîtes ainsi que de comparer l'effet de différentes modalités de construction de ces gîtes sur le microclimat. Spécifiquement, les objectifs de l'étude étaient de :

- Vérifier la capacité de tamponnage du microclimat des gîtes créés

- Déterminer si le tamponnage du microclimat varie en fonction de l'orientation du gîte, et du fait que le gîte soit enterré ou non

Méthodes : Entre le 28 mars et le 2 juillet 2019, nous avons équipé 87 gîtes sur les 4 sites précités avec des enregistreurs de température et d'humidité iButtons DS1923 et DS1921G-F5 (Maxim Integrated Products, Inc.). Un iButton DS1923 (température et humidité) était placé au centre de la chambre principale du gîte à partir du tuyau PVC et suspendu par un câble afin de mesurer le microclimat au sein des gîtes ; un iButton DS1921G-F5 (température) était placé à l'extérieur du gîte dans un tuyau PVC blanc lui-même placé à l'ombre afin de mesurer la température extérieure. Les iButtons ont été placés au moins 14 jours consécutivement (durée moyenne : 20,86 jours, mini : 14 jours, maxi : 39 jours). Les mesures ont été prises avec une fréquence horaire pour toute la période de mesure. Une fois récupérées, les données ont été extraites grâce au logiciel OneWireViewer (1-Wire drivers X86, version 4.03), et le taux d'humidité mesuré a été corrigé conformément aux recommandations du fabriquant (Maxim Integrated Products Inc, 2011: p.53). A partir des données récoltées, 11 variables quotidiennes moyennes du microclimat ont été calculées (température et humidité maximales, minimales et moyennes ; différence entre le maximum et le minimum de température et d'humidité ; différence instantanée maximale, minimale et moyenne entre la température extérieure et la température intérieure). J'ai utilisé des modèles linéaires mixtes pour estimer les valeurs moyennes des variables et tester l'effet de l'orientation et de l'enterrement du gîte, avec la date de mesure et le gîte en facteur aléatoire et en contrôlant pour le site en le mettant en facteur fixe additif dans les modèles.

Résultats : Les gîtes artificiels étudiés tamponnent la température extérieure en moyenne de 2.90°C (n=87 ; 95% IC [2.53;3.07]), mais la différence maximale entre température extérieure et intérieure au cours d'une journée est en moyenne de 7.06°C (n=87 ; 95% IC [6.39;7.73]). Aucune des variables testées n'est sensible à l'orientation ou au fait que le gîte soit enterré ou non. Cependant, il existe une grande disparité du microclimat au sein des gîtes en fonction des sites : les gîtes du site de Lunel sont plus humides et plus frais que ceux des Costières Est, eux-mêmes plus humides et plus frais que ceux de Saturargues. Ces derniers tamponnent d'ailleurs moins bien la température que ceux des autres sites (Différence moyenne entre température intérieure et extérieure : 2.20°C contre 2.90°C, t=-2.38, p=0.02).

Conclusion : Les gîtes artificiels conçus par le CEN-LR tamponnent la température extérieure de façon significative, ce qui était attendu. Cependant, aucune corrélation entre l'orientation ou la profondeur (enterré ou non) du gîte et le microclimat au sein des chambres principales n'a été observée. Ce résultat permet de conclure que tous les gîtes construits présentent des conditions microclimatiques similaires au sein d'un même site. Les différences observées entre sites pourraient être liées à la structure de la végétation locale ou à des microclimats locaux, ou à des différences dans la construction des gîtes en termes de matériaux et de prestataires pour leur construction.

Applications en termes de conception des gîtes : L'absence de différence microclimatique entre orientation ou modalité de construction des gîtes plaide pour une simplification des designs, sans contraintes sur l'orientation entre Est, Sud et Ouest (orientation Nord non testée). Au sein du cycle de gestion adaptative (Figure 28), ces résultats permettent d'informer les phases 1 à 3 du cycle (définition des objectifs, conception, mise en œuvre), et de réduire les incertitudes identifiées lors de la phase délibérative précédente. Une nouvelle phase de définition des objectifs peut alors commencer, en lien avec tous les acteurs, et cette fois en tenant compte du fait que le microclimat au sein des gîtes n'est pas affecté par les différentes modalités testées. Concernant l'enterrement des gîtes, la décision pourrait s'appuyer par exemple sur une comparaison des coûts de construction et de gestion (entretien de la végétation par exemple) entre les deux modalités et sur la consultation des riverains et usagers des sites sur les aspects paysagers, les gîtes enterrés étant moins visibles que les gîtes non-enterrés. Cependant, il serait utile de mettre en œuvre un suivi sur quelques années de l'occupation des gîtes par le Lézard ocellé, afin de vérifier si d'autres facteurs liés aux caractéristiques testées influencent leur colonisation (exemples de mécanismes possibles : (a) les gîtes enterrés pourraient être plus rapidement colonisés par la végétation car plus abrités, et donc devenir moins favorables à la thermorégulation des lézards ; (b) certaines orientations pourraient être plus favorables que d'autres à la thermorégulation des lézards) indépendamment des conditions dans les cavités.

Tout comme pour la définition des hypothèses de gestion et des modalités testées, une grande rigueur est nécessaire pour la définition des protocoles de suivi et d'évaluation des actions, et ce afin de pouvoir répondre aux questions posées en termes de gestion et de conservation (Besnard 2013), mais aussi en termes de connaissances. Dans le cadre des dispositifs artificiels, nous l'avons vu précédemment, l'évaluation doit reposer à minima sur le test de l'hypothèse de piège écologique, et donc se baser sur une mesure de l'occupation des dispositifs et de la valeur sélective des individus les utilisant. Les deux types de paramètres doivent donc être mesurés au cours des suivis. Rappelons ainsi que l'occupation ou l'attractivité d'un dispositif ne sont pas des gages de son succès (Rodríguez-Ruiz et al. 2011). De même, le choix du paramètre à mesurer est primordial, en particulier pour la valeur sélective. Par exemple, une augmentation locale de la population n'est pas un critère permettant de conclure sur la valeur sélective des individus utilisant le dispositif, puisque celle-ci peut être liée à l'immigration d'individus venus d'autres populations. Dans le cadre d'une approche de gestion adaptative active testant plusieurs modalités, les résultats des suivis et de l'évaluation permettront également d'améliorer les connaissances sur la stratégie de sélection d'habitat de l'espèce ciblée, mais aussi sur les liens entre caractéristiques de l'habitat et valeur sélective des individus. Cette approche peut également permettre une étude plus approfondie des mécanismes influençant la sélection d'habitat et / ou la valeur sélective des individus, en l'intégrant aux suivis nécessaires pour

l'évaluation des aménagements. Dans le cadre des dispositifs artificiels, les mécanismes étudiés peuvent inclure l'étude de l'effet des caractéristiques du dispositif sur le microclimat (cf. Chapitre 4 et Encadré 6 ; Ellis (2016); Griffiths et al. (2017)), l'étude de l'effet du microclimat et des caractéristiques physiques des dispositifs sur la valeur sélective des individus utilisant les dispositifs (cf. e.g. Ardia (2005); Dawson, Lawrie, et O'Brien (2005); Goodenough, Hart, et Elliot (2008); Andreasson, Nord, et Nilsson (2018)), ou encore l'étude du lien entre caractéristiques physiques et comportement de sélection d'habitat (cf. Chapitres 4 & 5 ; Ardia, Pérez, et Clotfelter (2006); García-Navas et al. (2008)).

Au final, l'utilisation du cadre conceptuel de la gestion adaptative pour la conception des dispositifs artificiels permet de combiner, d'organiser et d'optimiser les différentes recommandations formulées dans cette discussion : réduire les incertitudes en s'appuyant sur la bibliographie existante, en réalisant des états des lieux et des pré-études, et évaluer rigoureusement les aménagements au moyen de l'hypothèse de piège écologique. Ce cadre permet également de maximiser les liens entre recherche et gestion en organisant, au sein du cycle de gestion adaptative, des allers-retours entre chercheur et gestionnaire. Comme développé par Dubois et al. (2020), ces allers-retours, en combinant analyse fine de l'existant (« *Evidence-based ex ante learning* ») et test expérimental rigoureux (« *Adaptive ex post learning* »), maximisent l'apprentissage et donc la réduction des incertitudes, ce qui permet d'optimiser rapidement la conception des dispositifs. Cette conception adaptative des dispositifs artificiels pourrait ainsi s'appuyer sur 9 étapes (adaptées de Reever Morghan et al. (2006) et de Gillson et al. (2019)) :

(1) Comme dans toute démarche de gestion, la première étape est d'identifier le problème et de définir les objectifs : dans le cas d'utilisation de dispositifs artificiels ou de restauration d'habitat, les problèmes à résoudre seront généralement la rareté, la perte ou la destruction de l'habitat naturel qui devient une ressource limitante pour une population ou une espèce, ou l'existence d'une menace qui impacte négativement la population dans son habitat naturel. L'objectif est alors d'augmenter l'habitat disponible pour l'espèce ou de réduire la menace identifiée.

(2) Il s'agit d'identifier les connaissances disponibles sur l'espèce ciblée, son habitat naturel et les pressions et menaces pesant sur elle *in situ* (cf. Discussion générale p189), et surtout d'identifier les incertitudes et les connaissances manquantes le cas échéant. A partir des connaissances disponibles et des incertitudes identifiées, des hypothèses claires et vérifiables *a priori* sur le terrain sont posées, en termes de sélection d'habitat (quelles sont les caractéristiques de l'habitat naturel qui incitent ou pourraient inciter l'espèce à l'utiliser ?) et de valeur sélective (quelles sont les menaces et les caractéristiques de l'habitat naturel qui influent ou pourraient influer le plus sur la reproduction, la survie ou tout autre trait d'histoire de vie des individus ciblés ?). Lorsque les connaissances disponibles sont insuffisantes pour poser de telles hypothèses, la nécessité de mener des états initiaux et des pré-études peut être identifiée à ce stade (cf. Discussion générale p.191) et formeront des boucles préalables à la conception des dispositifs. De plus, des études permettant d'améliorer les connaissances sur les mécanismes impliqués dans la sélection d'habitat ou la valeur sélective des individus peuvent être proposées par les chercheurs à ce stade, en particulier si elles peuvent être intégrées au suivi des dispositifs.

(3) La phase de conception consiste à s'appuyer sur les connaissances disponibles pour concevoir les aménagements. Il s'agit de pouvoir tester les hypothèses posées en termes de design et d'emplacement des dispositifs, et donc de les décliner dans la conception des dispositifs ou des actions de restauration. Ainsi, le design des dispositifs artificiels pourra s'appuyer sur les caractéristiques de l'habitat naturel utilisé par l'espèce cible *in situ*, sur la stratégie de sélection d'habitat de l'espèce cible et sur les effets connus des caractéristiques de l'habitat sur la valeur sélective des individus. Le choix du placement spatial des aménagements pourra prendre en compte la répartition des menaces éventuelles sur le site, ainsi que la répartition spatiale de l'habitat naturel (voir e.g. Encadré 4). La quantité de dispositifs mis en place ou la surface d'habitat restauré sera fonction du budget mais aussi du niveau de menaces (vitesse de disparition des habitats naturels, ampleur des menaces pesant sur les individus utilisant les habitats naturels existants). Idéalement, plusieurs modalités peuvent être testées en parallèle dans l'aménagement, en fonction des incertitudes identifiées dans la phase précédente. Les modalités testées peuvent inclure par exemple, la disposition spatiale, les matériaux utilisés ou encore la période

de mise en œuvre (voir e.g. Encadré 6). A ce stade, un aller-retour entre gestionnaire et chercheur permettra d'identifier le meilleur compromis entre le budget disponible et la taille de l'échantillon pour chaque modalité testée, afin de bénéficier d'une puissance statistique suffisante pour procéder à l'évaluation. Enfin, la durabilité des aménagements sera essentiellement fonction de leur conception (choix des matériaux et des emplacements pour les dispositifs artificiels).

(4) La quatrième étape est la mise en œuvre des aménagements à partir de la ou des conceptions retenue(s). Cette mise en œuvre doit être suffisamment longue pour pouvoir recueillir suffisamment d'informations pour pouvoir procéder à l'évaluation.

(5) Il s'agit ensuite de suivre la réponse des espèces aux aménagements : occupation par les espèces cibles, mesure de traits d'histoire de vie des individus choisis préalablement, et ce à la fois au sein des aménagements (pour chaque modalité) et dans l'habitat naturel *in situ* ou à proximité. Les études supplémentaires éventuelles (étude des mécanismes) peuvent avoir lieu au cours de cette étape.

(6) L'étape 6 est celle de l'évaluation des dispositifs. Il s'agira à minima de tester l'hypothèse de piège écologique en comparant occupation et valeur sélective des individus entre sites naturels et aménagés (cf. Discussion générale p.179).

(7) Les résultats de l'évaluation et des éventuelles études sur les mécanismes, vont pouvoir informer la conception des aménagements (tant la conception que le placement des aménagements), mais aussi identifier les éventuels manques de connaissance cruciaux pour pouvoir améliorer l'utilisation des dispositifs artificiels, particulièrement en cas d'échec des dispositifs. En cas d'existence avérée de piège écologique, il s'agira de se poser la question du manque de connaissances sur les facteurs de l'habitat influençant la valeur sélective des individus. En cas de ressource sous-évaluée, des connaissances supplémentaires sur la sélection d'habitat des espèces et sur les caractéristiques de l'habitat naturel seront sans doute souhaitable.

(8) En fonction du résultat de l'évaluation et des connaissances acquises, il s'agira enfin d'ajuster la conception des dispositifs artificiels.

(9) L'étape de dissémination des résultats est particulièrement importante. A partir des résultats de l'évaluation et des éventuelles études sur les mécanismes, elle peut prendre la forme d'articles scientifiques ou d'articles de vulgarisation, idéalement les deux afin de sensibiliser les deux types d'acteurs, mais aussi de conférences ou autres communications orales, numériques ou audio-visuelles. Cette étape peut permettre de répondre aux attentes des financeurs, de contribuer aux bases de données de « preuves » de conservation et d'aider à la conception d'autres projets de même type.

Il s'agira ensuite de vérifier la pertinence des objectifs de gestion (retour à l'étape (1)), puis des hypothèses définies initialement et des mécanismes à étudier (étape (2)), notamment au regard des nouvelles connaissances acquises lors de l'évaluation, et d'intégrer éventuellement les ajustements de conception identifiés à l'étape (8) dans un nouveau test de modalités différentes si des incertitudes demeurent.

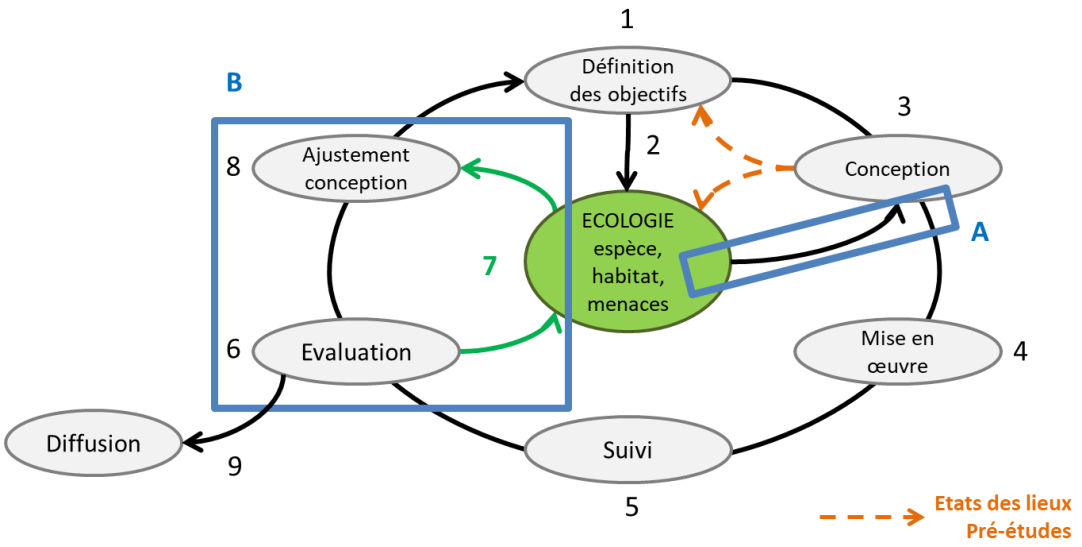


Figure 30 : *Cycle de la conception adaptative des dispositifs artificiels montrant des boucles pour les interactions nécessaires avec les connaissances sur l'écologie de l'espèce ciblée, son habitat naturel et les menaces pesant sur elle. Les boucles A et B sont détaillées dans les figures 31 et 32, respectivement. Adapté de Gillson et al. (2019).*

La mise en œuvre d'un tel cycle repose donc principalement sur le tissage de liens étroits entre gestionnaires et chercheurs (Reever Morghan et al. 2006; Dubois et al. 2020). Cette thèse a montré qu'une telle approche est possible et vertueuse, tant pour le gestionnaire en termes de résultats de la

gestion, que pour le chercheur en termes d'acquisition de connaissances et d'opportunités de publications. Une telle synergie pourrait également être renforcée en amont de la conception des aménagements, dans la recherche de financements ou dans le montage de projets, mais aussi dans le contexte de la compensation écologique dans la séquence ERC. Ainsi, une obligation ou une incitation à développer de telles collaborations par les pouvoirs publics pourrait être encouragée dans le cadre de projets impliquant la mise en place de mesures compensatoires. Enfin, comme pour toute démarche de gestion adaptative (Williams et al. 2009; Williams & Brown 2014; Dubois et al. 2020) l'implication de tous les acteurs potentiellement concernés par les aménagements au sein de la démarche est indispensable pour en assurer le succès et la pérennité, et ce dès l'étape 1 de la démarche (définition des objectifs). Il pourra s'agir non seulement des acteurs institutionnels, propriétaires et agriculteurs, mais aussi des associations de riverains, de protection de la nature, et de tous les usagers des sites concernés par les aménagements.

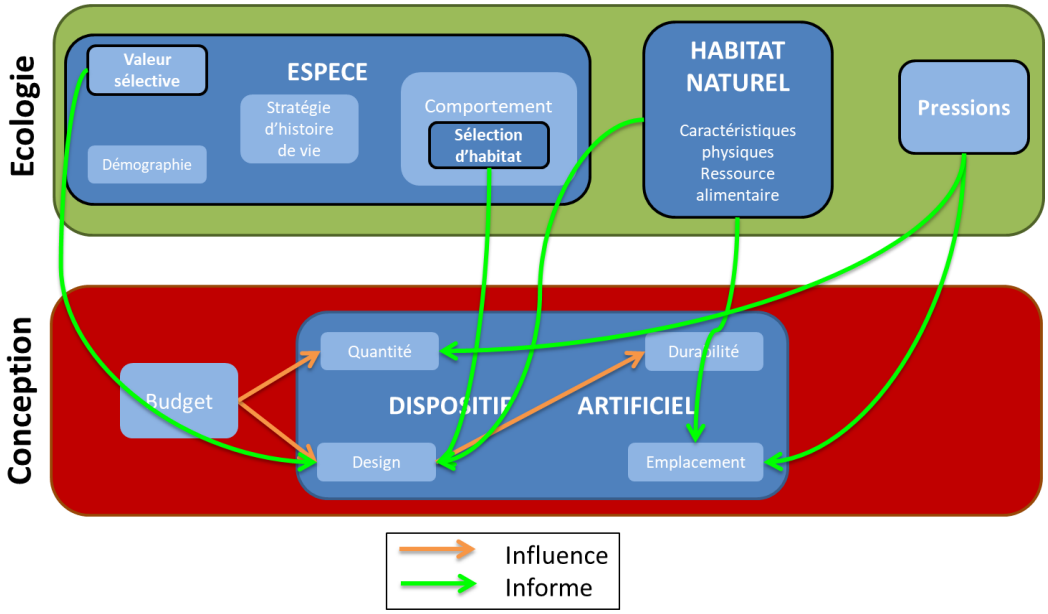


Figure 31 : *Détail de la boucle A de la figure 6, montrant comment la connaissance sur l'écologie de l'espèce ciblée, de son habitat naturel et des menaces extérieures peut informer la conception des dispositifs artificiels. Dans le détail, la conception des dispositifs est aussi contrainte par des éléments socio-économiques extérieurs, et notamment le budget alloué à l'aménagement, qui va nécessairement contraindre, à minima, le design et la quantité de dispositifs mis en place.*

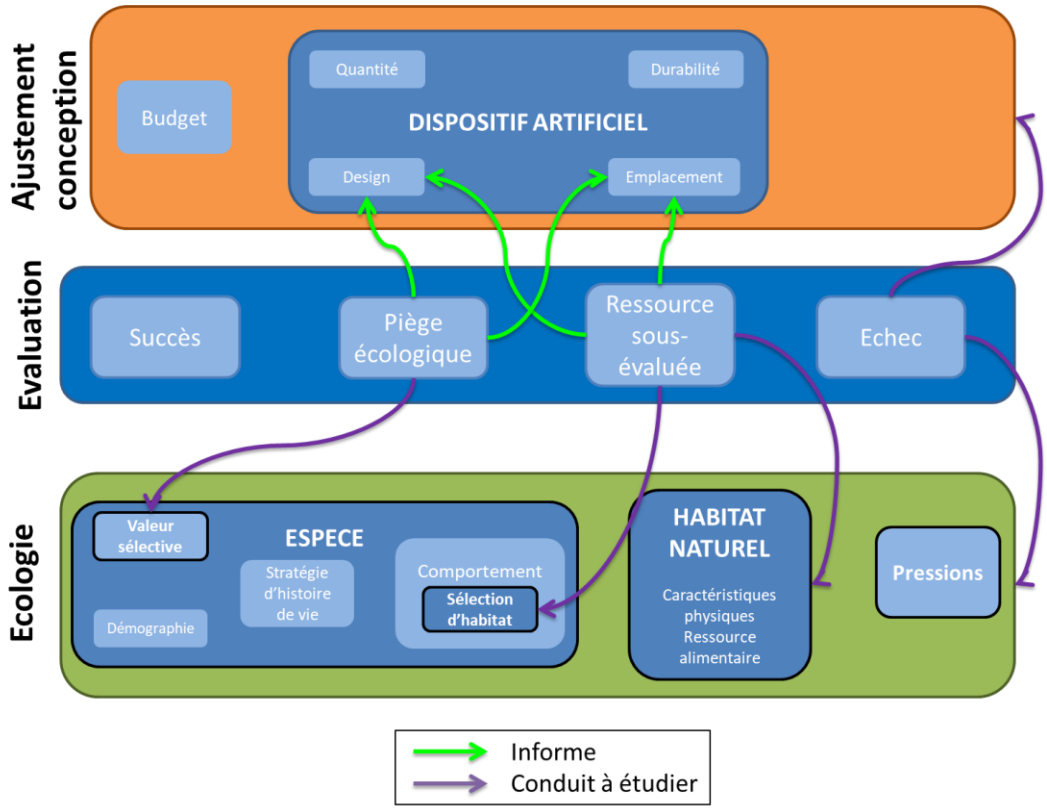


Figure 32 : *Détail de la boucle B de la figure 6, montrant comment l'évaluation des dispositifs par le test de l'hypothèse de piège écologique (menant à 4 conclusions possibles : Succès du dispositif, Echec du dispositif, Création de piège écologique, Création de ressource sous-évaluée), peut contribuer non seulement à ajuster leur conception, mais aussi à la production de la connaissance sur l'écologie de l'espèce ciblée.*

Conclusion générale

Le point de départ de cette thèse a été mes questionnements en tant que gestionnaire face au constat de l'utilisation massive et croissante de dispositifs artificiels pour la conservation des vertébrés, et particulièrement dans des contextes de compensation écologique. En voici quelques-unes : Ces dispositifs sont-ils nécessaires pour assurer la pérennité des populations ? Répondent-ils à une menace ou à une pression existante dans le milieu ? Sont-ils attractifs pour les individus de l'espèce ciblée ? Quel est leur effet sur la reproduction ou la survie des individus qui les utilisent ? Sont-ils équivalents aux habitats naturels qu'ils sont sensés imiter et remplacer ? Peuvent-ils avoir des effets non désirés et délétères sur les individus ? Comment savoir s'ils sont favorables ou défavorables pour les espèces qu'ils visent ?

J'ai tenté de répondre à quelques-unes d'entre elles à travers cette thèse. Le fait que les nichoirs installés pour les rolliers d'Europe et que les îlots artificiels construits pour les laridés coloniaux ne constituent pas, *a priori*, de pièges écologiques pour les individus qui les utilisent (à l'exception de la Sterne hansel) est un résultat encourageant pour la pratique de la conservation de la nature. La démarche entreprise dans cette thèse mériterait donc d'être fortement encouragée dans les politiques publiques liées à l'évaluation environnementale. Cependant, cette thèse et le test de l'hypothèse de piège écologique ne permettent pas de répondre à des questions de recherche et de gestion plus vastes que ces résultats soulèvent et qu'il conviendra donc de traiter dans le futur : Quelle est la contribution de ces dispositifs à la dynamique globale de la population de ces espèces ? Dans quelle mesure ces dispositifs permettent-ils de réduire le risque d'extinction locale des populations ? Comment faire en sorte que les populations ne dépendent plus de la construction et de l'entretien de ces dispositifs à moyen et long terme ? Tout un programme.

Bibliographie

Adams William.M., Sandbrook C. 2013. *Conservation, evidence and policy*. Oryx 47:329–335. doi: 10.1017/S0030605312001470

Ainsworth G.B., Aslin H.J., Weston M.A., Garnett S.T. 2016. *Social values and species conservation: the case of Baudin's and Carnaby's black-cockatoos*. Envir Conserv 43:294–305. doi: 10.1017/S0376892916000126

Akçakaya H.R., Bennett E.L., Brooks T.M., Grace M.K., Heath A., Hedges S., Hilton-Taylor C., Hoffmann M., Keith D.A., Long B., Mallon D.P., Meijaard E., Milner-Gulland E.J., Rodrigues A.S.L., Rodriguez J.P., Stephenson P.J., Stuart S.N., Young R.P. 2018. *Quantifying species recovery and conservation success to develop an IUCN Green List of Species: Species Recovery and Conservation Success*. Conservation Biology 32:1128–1138. doi: 10.1111/cobi.13112

Aleman Y., Laurens J. 2013. *Répartition et effectifs du Rollier d'Europe (Coracias garrulus) dans les Pyrénées-Orientales en 2011*. La Mélano' 13.

Altherr T. 2018. *Prédiction de l'efficacité des gîtes artificiels pour le Lézard ocellé (Timon lepidus) dans le cadre de compensations écologiques*. Rennes: Université de Rennes.

Amat-Valero M., Calero-Torralbo M.A., Václav R., Valera F. 2014. *Cavity types and microclimate: implications for ecological, evolutionary, and conservation studies*. International Journal of Biometeorology 58:1983–1994. doi: 10.1007/s00484-014-0801-0

Andreasson F., Nord A., Nilsson J.-Å. 2018. *Experimentally increased nest temperature affects body temperature, growth and apparent survival in blue tit nestlings*. Journal of Avian Biology 49:jav-01620. doi: 10.1111/jav.01620

Apostolopoulou E., Adams W.M. 2017. *Biodiversity offsetting and conservation: reframing nature to save it*. Oryx 51:23–31. doi: 10.1017/S0030605315000782

Araujo M.B., Cabeza M., Thuiller W., Hannah L., Williams P.H. 2004. *Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods*. Global Change Biol 10:1618–1626. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00828.x

Ardia D.R. 2005a. *Tree swallows trade off immune function and reproductive effort differently accross their range*. Ecology 86:2040–2046. doi: 10.1890/04-1619

Ardia D.R. 2005b. *Cross-fostering reveals an effect of spleen size and nest temperatures on immune responses in nestling European starlings*. Oecologia 145:326–333. doi: 10.1007/s00442-005-0120-6

Ardia D.R., Pérez J.H., Clotfelter E.D. 2006. *Nest box orientation affects internal temperature and nest site selection by Tree Swallows*. Journal of Field Ornithology 77:339–344. doi: 10.1111/j.1557-9263.2006.00064.x

Arlettaz R., Schaub M., Fournier J., Reichlin T.S., Sierro A., Watson J.E.M., Braunisch V. 2010. *From Publications to Public Actions: When Conservation Biologists Bridge the Gap between Research and Implementation*. BioScience 60:835–842. doi: 10.1525/bio.2010.60.10.10

Aronson J.C., Simberloff D., Ricciardi A., Goodwin N. 2018. *Restoration science does not need redefinition*. Nat Ecol Evol 2:916–916. doi: 10.1038/s41559-018-0536-0

Ashcroft M.B., Chisholm L.A., French K.O. 2009. *Climate change at the landscape scale: predicting fine-grained spatial heterogeneity in warming and potential refugia for vegetation*. Global Change Biology 15:656–667. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01762.x

Aubry L.M., Rockwell R.F., Cooch E.G., Brook R.W., Mulder C.P.H., Koons D.N. 2013. *Climate change, phenology, and habitat degradation: drivers of gosling body condition and juvenile survival in lesser snow geese*. Glob Change Biol 19:149–160. doi: 10.1111/gcb.12013

Avilès J.M., Sanchez A. 1997. *Evolución del número de parejas reproductoras de Carraca Coracias garrulus en cinco hábitats de Extremadura*. Butlletí del Grup Català D'Anellament 14:25–29.

Avilés J.M., Sanchez A. 2000. *Avian responses to nest-box installation in steppes of the south-west of the Iberian Peninsula (Extremadura)*. Avocetta 24:51–54.

Avilès J.M., Sanchez J.M., Parejo D. 2000. *The Roller Coracias garrulus in Extremadura Sw of Spain does not show a preference for breeding in clean nest-boxes*. Bird Study 47:252–254.

Avilés J.M., Sanchez J.M., Sanchez A., Parejo D. 1999. *Breeding biology of the Roller Coracias garrulus in farming areas of the southwest Iberian Peninsula*. Bird Study 46:217–223. doi: https://doi.org/10.1007/BF02462244

Badyaev A.V., Ghalambor C.K. 2001. *Evolution of life histories along elevational gradients: trade-off between parental care and fecundity*. Ecology 82:2948–2960. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[2948:EOLHAE]2.0.CO;2

Ballantine K., Schneider R. 2009. *Fifty-five years of soil development in restored freshwater depressional wetlands*. Ecological Applications 19:1467–1480.

Balmford A., Green R.E., Jenkins M. 2003. *Measuring the changing state of nature*. Trends in Ecology & Evolution 18:326–330. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00067-3

Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O.U., Swartz B., Quental T.B., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B., Ferrer E.A. 2011. *Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?* Nature 471:51–57. doi: 10.1038/nature09678

Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. 2015. *Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4*. Journal of Statistical Software [Internet] [cited 2017 Aug 4]; 67. doi: 10.18637/jss.v067.i01

Battin J. 2004. *When Good Animals Love Bad Habitats: Ecological Traps and the Conservation of Animal Populations:* Ecological Traps. Conservation Biology 18:1482–1491. doi: 10.1111/j.1523-1739.2004.00417.x

Bechet A., Giroux J.-F., Gauthier G., Nichols J.D., Hines J.E. 2003. *Spring hunting changes the regional movements of migrating greater snow geese*. J Appl Ecology 40:553–564. doi: 10.1046/j.1365-2664.2003.00812.x

Bedolla-Guzman Y., Masello J.F., Aguirre-Munoz A., Quillfeldt P. 2016. *A wood-concrete nest box to study burrow-nesting petrels*. Marine Ornithology 44:249–252.

Belliure J., Carrascal L.M., Diaz J.A. 1996. *Covariation of Thermal Biology and Foraging Mode in Two Mediterranean Lacertid Lizards*. Ecology 77:1163–1173. doi: 10.2307/2265585

Berthier K., Leippert F., Fumagalli L., Arlettaz R. 2012. *Massive Nest-Box Supplementation Boosts Fecundity, Survival and Even Immigration without Altering Mating and Reproductive Behaviour in a Rapidly Recovered Bird Population*.Sunnucks P, editor. PLoS ONE 7:e36028. doi: 10.1371/journal.pone.0036028

Berthinussen A., Richardson O.C., Altringham J.D. 2019. *Bat Conservation*. In: Sutherland WJ, Dicks LV, Ockendon N, Petrovan SO, Smith RK, editors. What Works in Conservation 2019. Open Book Publishers. Cambridge, U.K.; p. 67–140.

Bertrand R., Riofrío-Dillon G., Lenoir J., Drapier J., de Ruffray P., Gégout J.-C., Loreau M. 2016. *Ecological constraints increase the climatic debt in forests*. Nat Commun 7:12643. doi: 10.1038/ncomms12643

Besnard A. 2001. *Evolution de l'élevage des poussins en crèche chez les laridés [Doctoral thesis]*. Montpellier, France: Université de Montpellier II Sciences et Techniques.

Besnard A. 2013. *D'une nécessaire interface entre biostatistiques et conservation de la nature [HDR]*. Montpellier, France: Ecole Pratique des Hautes Etudes.

Beston J.A. 2011. *Variation in life history and demography of the American black bear*. The Journal of Wildlife Management 75:1588–1596.

Bivand R.S., Wong D.W.S. 2018. *Comparing implementations of global and local indicators of spatial association*. TEST 27:716–748. doi: 10.1007/s11749-018-0599-x

Björklund H., Valkama J., Saurola P., Laaksonen T. 2013. *Evaluation of artificial nests as a conservation tool for three forest-dwelling raptors: Artificial nests and raptor conservation*. Animal Conservation 16:546–555. doi: 10.1111/acv.12028

Black T.V., Robertson B.A. 2020. *How to disguise evolutionary traps created by solar panels*. J Insect Conserv 24:241–247. doi: 10.1007/s10841-019-00191-5

den Boer P.J. 1968. *Spreading of risk and stabilization of animal numbers*. Acta Biotheoretica 18:165–194.

Bolton M., Medeiros R., Hothersall B., Campos A. 2004. *The use of artificial breeding chambers as a conservation measure for cavity-nesting procellariiform seabirds: a case study of the Madeiran storm petrel (Oceanodroma castro)*. Biological Conservation 116:73–80. doi: 10.1016/S0006-3207(03)00178-2

Bonnet X., Shine R., Lourdais O. 2002. *Taxonomic chauvinism*. Trends in Ecology & Evolution 17:1–3. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02381-3

Boulinier T., Danchin E. 1997. *The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species*. Evol Ecol 11:505–517. doi: 10.1007/s10682-997-1507-0

Boulinier T., McCoy K.D., Yoccoz N.G., Gasparini J., Tveraa T. 2008. *Public information affects breeding dispersal in a colonial bird: kittiwakes cue on neighbours*. Biol Lett 4:538–540. doi: 10.1098/rsbl.2008.0291

Bourgeois K., Dromzée S., Vidal E. 2015. *Are artificial burrows efficient conservation tools for seabirds? A case study of two sympatric shearwaters on neighbouring islands and guidelines for improvement*. Biological Conservation 191:282–290. doi: 10.1016/j.biocon.2015.07.002

Bowler D.E., Heldbjerg H., Fox A.D., Jong M., Böhning-Gaese K. 2019. *Long-term declines of European insectivorous bird populations and potential causes*. Conservation Biology [Internet] [cited 2019 Apr 3]. doi: 10.1111/cobi.13307

Boyce M.S., Perrins C.M. 1987. *Optimizing Great Tit Clutch Size in a Fluctuating Environment*. Ecology 68:142–153. doi: 10.2307/1938814

Boyle A.W., Sandercock B.K., Martin K. 2016. *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. doi: 10.1111/brv.12180

Bradley B.A., Wilcove D.S., Oppenheimer M. 2010. *Climate change increases risk of plant invasion in the Eastern United States*. Biol Invasions 12:1855–1872. doi: 10.1007/s10530-009-9597-y

Bragin E.A., Bragin A.E., Katzner T.E. 2017. *Demographic consequences of nest box use for Red-footed Falcons* Falco vespertinus *in Central Asia*. Ibis [Internet] [cited 2017 Jun 8]. doi: 10.1111/ibi.12503

Brazill-Boast J., Pryke S.R., Griffith S.C. 2013. *Provisioning habitat with custom-designed nest-boxes increases reproductive success in an endangered finch: NEST-BOX PROVISIONING FOR AN ENDANGERED FINCH*. Austral Ecology 38:405–412. doi: 10.1111/j.1442-9993.2012.02424.x

Brooks M.E., Kristensen K., van Benthem K.J., Magnusson A., Berg C.W., Nielsen A., Skaug H.J., Maechler M., Bolker B.M. 2017. *glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling*. The R Journal 2:378–400.

Brown J.L. 1969. *The Buffer Effect and Productivity in Tit Populations*. The American Naturalist 103:347–354. doi: 10.1086/282607

Bull J.W., Suttle K.B., Gordon A., Singh N.J., Milner-Gulland E.J. 2013. *Biodiversity offsets in theory and practice*. Oryx 47:369–380. doi: 10.1017/S003060531200172X

Burger J. 1976. *Nest Density of the Black-headed Gull in Relation to Vegetation*. Bird Study 23:27–32. doi: 10.1080/00063657609476481

Burger J. 1981. *A Model for the Evolution of Mixed-Species Colonies of Ciconiiformes*. The Quarterly Review of Biology 56:143–167. doi: 10.1086/412176

Burger J., Gochfeld M. 1988. *Nest-Site Selection and Temporal Patterns in Habitat Use of Roseate and Common Terns*. The Auk 105:433–438. doi: 10.1093/auk/105.3.433

Burger J., Lesser F. 1978. *SELECTION OF COLONY SITES AND NEST SITES BY COMMON TERNS STERNA HIRUNDO IN OCEAN COUNTY, NEW JERSEY*. Ibis 120:433–449. doi: 10.1111/j.1474-919X.1978.tb06810.x

Burger J.C., Redak R.A., Allen E.B., Rotenberry J.T., Allen M.F. 2003. *Restoring Arthropod Communities in Coastal Sage Scrub*. Conservation Biology 17:460–467. doi: 10.1046/j.1523-1739.2003.01325.x

Burgess N.D., Hirons G.J.M. 1992. *Creation and management of artificial nesting sites for wetland Birds*. Journal of Environmental Management 34:285–295. doi: 10.1016/S0301-4797(11)80004-6

Burnham K.P., Anderson D.R. 2004. *Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection*. Sociological Methods & Research 33:261–304. doi: 10.1177/0049124104268644

Business and Biodiversity Offsets Programme (BBOP). 2009. *Business, Biodiversity Offsets and BBOP: An Overview*. Washington, D.C., USA: Forest Trends.

Business and Biodiversity Offsets Programme (BBOP). 2012. *Standard on Biodiversity Offsets*. Washington, D.C.: BBOP.

Butler S. 2001. *Nest-site selection by the European roller (Coracias garrulus) in southern France [Master thesis]*. [place unknown]: University of York.

Cabin R.J., Clewell A., Ingram M., McDonald T., Temperton V. 2010. *Bridging Restoration Science and Practice: Results and Analysis of a Survey from the 2009 Society for Ecological Restoration International Meeting*. Restoration Ecology 18:783–788. doi: 10.1111/j.1526-100X.2010.00743.x

Calvet C., Le Coent P., Napoleone C., Quétier F. 2019. *Challenges of achieving biodiversity offset outcomes through agri-environmental schemes: Evidence from an empirical study in Southern France*. Ecological economics 163:113–125.

Capinera J.L., Horton D.R. 1989. *Geographic Variation in Effects of Weather on Grasshopper Infestation*. Environmental Entomology 18:8–14. doi: 10.1093/ee/18.1.8

Cardoso P. 2012. *Habitats Directive species lists: urgent need of revision: Habitats Directive species lists*. Insect Conservation and Diversity 5:169–174. doi: 10.1111/j.1752-4598.2011.00140.x

Carrillo J., Gonzalez-Davila E. 2009. *Latitudinal variation in breeding parameters of the common kestrel Falco tinnunculus*. Ardeola 56:215–228.

Caswell H. 2000. *Prospective and retrospective perturbation analyses: Their roles in conservation biology*. Ecology 81:619–627. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[0619:PARPAT]2.0.CO;2

Caswell H. 2008. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. 2. ed., [Nachdr.]. Sunderland, Mass: Sinauer Associates.

Catry I., Alcazar R., Franco A.M.A., Sutherland W.J. 2009. *Identifying the effectiveness and constraints of conservation interventions: A case study of the endangered lesser kestrel*. Biological Conservation 142:2782–2791. doi: 10.1016/j.biocon.2009.07.011

Catry I., Catry T., Granadeiro J.P., Franco A.M.A., Moreira F. 2014. *Unravelling migration routes and wintering grounds of European rollers using light-level geolocators*. Journal of Ornithology 155:1071–1075. doi: 10.1007/s10336-014-1097-x

Catry I, Catry T., Patto P., Franco A., Moreira F. 2015. *Differential heat tolerance in nestlings suggests sympatric species may face different climate change risks*. Climate Research 66:13–24. doi: 10.3354/cr01329

Catry I., Catry T., Patto P., Franco A.M.A., Moreira F. 2015. *Differential heat tolerance in nestlings suggests sympatric species may face different climate change risks*. Climate Research 66:13–24. doi: 10.3354/cr01329

Catry I., Franco A.M.A., Sutherland W.J. 2011. *Adapting conservation efforts to face climate change: Modifying nest-site provisioning for lesser kestrels*. Biological Conservation 144:1111–1119. doi: 10.1016/j.biocon.2010.12.030

Catry I., Sampaio A., Silva M.C., Moreira F., Franco A.M.A., Catry T. 2018. *Combining stable isotope analysis and conventional techniques to improve knowledge of the diet of the European Roller* Coracias garrulus. Ibis 161:272–285. doi: 10.1111/ibi.12625

Catry T., Catry I. 2019. *Nest-site provisioning re-shapes species interactions within bird assemblages*. Ibis 161:699–704. doi: 10.1111/ibi.12731

Catry T., Ramos J.A., Catry I., Allen-Revez M., Grade N. 2004. *Are salinas a suitable alternative breeding habitat for Little Terns Sterna albifrons?: Salinas as breeding habitat for Little Terns*. Ibis 146:247–257. doi: 10.1046/j.1474-919X.2004.00254.x

Cayuela H., Arsovski D., Thirion J.-M., Bonnaire E., Pichenot J., Boitaud S., brison A.-L., Miaud C., Joly P., Besnard A. 2016. *Contrasting patterns of environmental fluctuation contribute to divergent life histories among amphibian populations*. Ecology 97:980- 991. doi: 10.1890/15-0693

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*. Sci Adv 1:e1400253. doi: 10.1126/sciadv.1400253

Ceballos G., Ehrlich P.R., Dirzo R. 2017. *Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines*. Proc Natl Acad Sci USA 114:E6089–E6096. doi: 10.1073/pnas.1704949114

Chambre d'Agriculture des Bouches du Rhône. 2008. *DOCOB Marais de la vallée des Baux et marais d'Arles & Marais entre Crau et Grand Rhône – Tome 1*. [place unknown].

Champagnon J., Guillemain M., Gauthier-Clerc M., Lebreton J.-D., Elmberg J. 2013. *Consequences of massive bird releases for hunting purposes: Mallard Anas platyrhynchos in the Camargue, southern France*. Wildfowl:184–191.

Champagnon J., Legagneux P., Souchay G., Inchausti P., Bretagnolle V., Bourguemestre F., Van Ingen L., Guillemain M. 2016. *Robust estimation of survival and contribution of captive-bred Mallards Anas platyrhynchos to a wild population in a large-scale release programme*. Ibis 158:343–352. doi: 10.1111/ibi.12341

Chapman M.G., Blockley D.J. 2009. *Engineering novel habitats on urban infrastructure to increase intertidal biodiversity*. Oecologia 161:625–635. doi: 10.1007/s00442-009-1393-y

Chokri M.A., Sadoul N., Selmi S., Béchet A. 2011. *Relative importance of island availability and terrestrial predation risk for nesting habitat selection of colonial charadriiformes in Sfax salina (Tunisia)*. Revue d'Ecologie (Terre et Vie):367–382.

Choquet R., Reboulet A.M., Lebreton J.-D., Gimenez O., Pradel R. 2005. *U-CARE [Internet]*. Montpellier, France: CEFE. Retrieved from http://ftp.cefe.cnrs.fr/biom/Soft-CR/

Christof A. 1991. *Le Rollier d'Europe*. Maisons-Alfort: Editions du Point Vétérinaire.

Clark J.A. 2002. *Taxonomic Bias in Conservation Research*. Science 297:191b–1192. doi: 10.1126/science.297.5579.191b

Clavero M., Garciaberthou E. 2005. *Invasive species are a leading cause of animal extinctions*. Trends in Ecology & Evolution 20:110–110. doi: 10.1016/j.tree.2005.01.003

Clobert J., Garland T., Barbault R. 1998. *The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution*. J Evol Biol 11:329–364. doi: 10.1046/j.1420-9101.1998.11030329.x

Clutton-Brock T., Sheldon B.C. 2010. *Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology*. Trends in Ecology & Evolution 25:562–573. doi: 10.1016/j.tree.2010.08.002

Cockle K.L., Martin K., Bodrati A. 2017. *Persistence and loss of tree cavities used by birds in the subtropical Atlantic Forest*. Forest Ecology and Management 384:200–207. doi: 10.1016/j.foreco.2016.10.052

Cockle K.L., Martin K., Wesołowski T. 2011. *Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide*. Frontiers in Ecology and the Environment 9:377–382.

Colles A., Liow L.H., Prinzing A. 2009. *Are specialists at risk under environmental change? Neoecological, paleoecological and phylogenetic approaches*. Ecology Letters 12:849–863. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01336.x

Cooper Jr. W.E. 1999. *Tradeoffs between courtship, fighting, and antipredatory behavior by a lizard, Eumeces laticeps*. Behavioral Ecology and Sociobiology 47:54–59. doi: 10.1007/s002650050649

Cornu M., Fromageau J., editors. 2001. *Genèse du droit de l'environnement*. Paris: Harmattan.

Cramm P. 2011. *État de conservation des populations de laro-limicoles du littoral méditerranéen français : évolutions et succès de reproduction*. In: Actes du séminaire sur la conservation des laro-limicoles sur le littoral méditerranéen français Restitutions des actions 2007-2010 et actions futures du programme. La Bélugue, Arles; p. 15–19.

Cramp S. 1985a. *Coracias garrulus : Roller*. In: Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa Volume IV Terns to Woodpeckers. Oxford: Oxford University Press; p. 764:776.

Cramp S. 1985b. *Picus viridis: Green woodpecker*. In: Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa Volume IV Terns to Woodpeckers. Oxford: Oxford University Press; p. 824–837.

Cramp S. 1985c. *Sterna sandvicensis: Sandwich tern*. In: Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa Volume IV Terns to Woodpeckers. Oxford: Oxford University Press; p. 48:62.

Crutzen P.J. 2002. *Geology of Mankind*. Nature 415.

Curran M., Hellweg S., Beck J. 2014. *Is there any empirical support for biodiversity offset policy?* Ecological Applications 24:617–632.

D'Amico M., Tablado Z., Revilla E., Palomares F. 2014. *Free housing for declining populations: Optimizing the provision of artificial breeding structures*. Journal for Nature Conservation 22:369–376. doi: 10.1016/j.jnc.2014.03.006

Dammhahn M., Dingemanse N.J., Niemelä P.T., Réale D. 2018. *Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history*. Behav Ecol Sociobiol [Internet] [cited 2019 Nov 9]; 72. doi: 10.1007/s00265-018-2473-y

Dasse M. 2016. *Le Rollier d'Europe (Coracias garrulus) Analyse de données pour évaluer les critères de sélection des cavités naturelles par le Rollier d'Europe & Comparaison des conditions microclimatiques entre les cavités naturelles et les nichoirs artificiels [Rapport de Master 1 – Génie des environnements naturels et industriels]*. [place unknown]: Université de Reims Champagne-Ardenne.

Davis J.M., Stamps J.A. 2004. *The effect of natal experience on habitat preferences*. Trends in Ecology & Evolution 19:411–416. doi: 10.1016/j.tree.2004.04.006

Davis M.B. 2001. *Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change*. Science 292:673–679. doi: 10.1126/science.292.5517.673

Dawson R.D., Lawrie C.C., O'Brien E.L. 2005. *The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine*. Oecologia 144:499–507. doi: 10.1007/s00442-005-0075-7

Dawson T.P., Jackson S.T., House J.I., Prentice I.C., Mace G.M. 2011. *Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate*. Science 332:53–58. doi: 10.1126/science.1200303

Demeyrier V., Lambrechts M.M., Perret P., Grégoire A. 2016. *Experimental demonstration of an ecological trap for a wild bird in a human-transformed environment*. Animal Behaviour 118:181–190. doi: 10.1016/j.anbehav.2016.06.007

Demongin L. 2015. *Rollier d'Europe* Coracias garrulus. In: Guide d'identification des oiseaux en main Les 250 espèces les plus baguées en France. Beauregard-Vendon: Laurent Demongin; p. 144–145.

Devictor V. 2018. *Dossier : La fabrique de la compensation écologique : controverses et pratiques – La compensation écologique : fondements épistémiques et reconfigurations technoscientifiques*. Nat Sci Soc 26:136–149. doi: 10.1051/nss/2018032

Dhondt A.A. 2012. *Interspecific competition in birds*. Oxford ; New York: Oxford University Press.

Di Maggio R., Campobello D., Mascara R., Sarà M. 2015. *Nest characteristics affect microclimate and breeding success of lesser kestrel Falco naumanni in the Gela plain*. In: XVII convegno italiano di ornitologia: Atti del convegno. Trento, Italy; p. 43–47.

Dirzo R., Young H.S., Galetti M., Ceballos G., Isaac N.J.B., Collen B. 2014. *Defaunation in the Anthropocene*. Science 345:401–406. doi: 10.1126/science.1251817

Dobson A.P. 1997. *Hopes for the Future: Restoration Ecology and Conservation Biology*. Science 277:515–522. doi: 10.1126/science.277.5325.515

Doligez B., Cadet C., Danchin E., Boulinier T. 2003. *When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence*. Animal Behaviour 66:973–988. doi: 10.1006/anbe.2002.2270

Donovan T.M., Thompson III F.R. 2001. *Modeling the ecological trap hypothesis: a habitat and demographic analysis for migrant songbirds*. Ecological applications 11:871–882.

Doré F., Cheylan M., Grillet P. 2015. *Le lézard ocellé: un géant sur le continent européen*. Mèze: Biotope éditions.

Drakeley M., Lapiedra O., Kolbe J.J. 2015. *Predation Risk Perception, Food Density and Conspecific Cues Shape Foraging Decisions in a Tropical Lizard*.Hawlena D, editor. PLoS ONE 10:e0138016. doi: 10.1371/journal.pone.0138016

Dubois N.S., Gomez A., Carlson S., Russell D. 2020. *Bridging the research-implementation gap requires engagement from practitioners*. Conservat Sci and Prac [Internet] [cited 2020 Jun 9]; 2. doi: 10.1111/csp2.134

Duputié A., Rutschmann A., Ronce O., Chuine I. 2015. *Phenological plasticity will not help all species adapt to climate change*. Glob Change Biol 21:3062–3073. doi: 10.1111/gcb.12914

Durango S. 1946. *The Roller (Coracias garrulus L.) in Sweden*. Vår Fågelvärld 5:145–190.

Dutoit T., Jaunatre R., Alignan J.-F., Bulot A., Wolff A., Buisson É. 2018. *Dossier : La fabrique de la compensation écologique : controverses et pratiques – Regards d'écologues sur le premier site naturel de compensation français*. Nat Sci Soc 26:215–222. doi: 10.1051/nss/2018038

Dwernychuk L.W., Boag D.A. 1972. *Ducks nesting in association with gulls—an ecological trap?* Canadian Journal of Zoology 50:559–563. doi: 10.1139/z72-076

Eadie J., Sherman P., Semel B. 1998. *Conspecific brood parasitism, population dynamics, and the conservation of cavity-nesting birds*. In: Behavioural Ecology and Conservation Biology. Caro, T. Oxford: Oxford University Press; p. 306–340.

Eason P., Rabea B., Attum O. 2012. *Island shape, size, and isolation affect nest-site selection by Little Terns:* Nest-Site Selection by Little Terns. Journal of Field Ornithology 83:372–380. doi: 10.1111/j.1557-9263.2012.00387.x

East M.L., Perrins C.M. 1988. *The effect of nestboxes on breeding populations of birds in broadleaved temperate woodlands*. Ibis 130:393–401. doi: 10.1111/j.1474-919X.1988.tb00997.x

Edworthy A.B., Martin K. 2013. *Persistence of tree cavities used by cavity-nesting vertebrates declines in harvested forests: Tree Cavity Persistence in Harvested Forest*. The Journal of Wildlife Management 77:770–776. doi: 10.1002/jwmg.526

Edworthy A.B., Wiebe K.L., Martin K. 2012. *Survival analysis of a critical resource for cavity-nesting communities: patterns of tree cavity longevity*. Ecological Applications 22:1733–1742. doi: 10.1890/11-1594.1

Ellis M.V. 2016. *Influence of design on the microclimate in nest boxes exposed to direct sunshine*. Australian Zoologist 38:95–101. doi: 10.7882/AZ.2016.007

Eltabet N. 2013. *Critères de sélection des cavités naturelles chez le rollier d'Europe [Rapport de Licence 3 - EDEN]*. [place unknown]: Université Montpellier 2.

Emmenegger T., Mayet P., Duriez O., Hahn S. 2013. *Directional shifts in migration pattern of rollers (Coracias garrulus) from a western European population*. Journal of Ornithology 155:427–433.

Erwin R.M., Allen D.H., Jenkins D. 2003. *Created versus natural coastal islands: Atlantic waterbird populations, habitat choices, and management implications*. Estuaries 26:949–955. doi: 10.1007/BF02803353

Erwin R.M., Truitt B.R., Jiménez J.E. 2001. *Ground-Nesting Waterbirds and Mammalian Carnivores in the Virginia Barrier Island Region: Running out of Options*. Journal of Coastal Research 17:292–296.

Fahrig L. 2003. *Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity*. Annu Rev Ecol Evol Syst 34:487–515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419

Fairhurst G.D., Treen G.D., Clark R.G., Bortolotti G.R. 2012. *Nestling corticosterone response to microclimate in an altricial bird*. Canadian Journal of Zoology 90:1422–1430. doi: 10.1139/cjz-2012-0096

Fargallo J.A., Blanco G., Potti J., Viñuela J. 2001. *Nestbox provisioning in a rural population of Eurasian Kestrels: breeding performance, nest predation and parasitism*. Bird Study 48:236–244. doi: 10.1080/00063650109461223

Fasola M., Bogliani G. 1984. *Habitat Selection and Distribution of Nesting Common and Little Terns on the Po River (Italy)*. Colonial Waterbirds 7:127. doi: 10.2307/1521091

Fasola M., Canova L. 1991. *Colony site selection by eight species of gulls and terns breeding in the ≪Valli di Comacchio≫ (Italy)*. Bolletino di zoologia 58:261–266. doi: 10.1080/11250009109355763

Fasola M., Canova L. 1992. *Nest Habitat Selection by Eight Syntopic Species of Mediterranean Gulls and Terns*. Colonial Waterbirds 15:169. doi: 10.2307/1521450

Fielding D.J., Brusven M.A. 1990. *Historical Analysis of Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) Population Responses to Climate in Southern Idaho, 1950–1980*. Environmental Entomology 19:1786–1791. doi: 10.1093/ee/19.6.1786

Finch T., Branston C., Clewlow H., Dunning J., Franco A.M., Račinskis E., Schwartz T., Butler S.J. 2019. *Context-dependent conservation of the cavity-nesting European Roller*. Ibis 161:573–589. doi: 10.1111/ibi.12650

Finch T., Dunning J., Kiss O., Račinskis E., Schwartz T., Sniauksta L., Szekeres O., Tokody B., Franco A., Butler S.J. 2017. *Insights into the migration of the European Roller from ring recoveries*. Journal of Ornithology 158:83–90. doi: 10.1007/s10336-016-1374-y

Finch T., Saunders P., Avilés J.M., Bermejo A., Catry I., de la Puente J., Emmenegger T., Mardega I., Mayet P., Parejo D., Račinskis E., Rodríguez-Ruiz J., Sackl P., Schwartz T., Tiefenbach M., Valera F., Hewson C., Franco A., Butler S.J. 2015. *A pan-European, multipopulation assessment of migratory connectivity in a near-threatened migrant bird*.Heikkinen R, editor. Diversity and Distributions 21:1051–1062. doi: 10.1111/ddi.12345

Flaquer C., Puig X., Lopez-Baucells A., Torre I., Freixas L., Mas M., Porres X., Arrizabalaga A. 2014. *Could overheating turn bat boxes into death traps?* Barbastella [Internet] [cited 2018 Feb 1]; 7. doi: 10.14709/BarbJ.7.1.2014.08

Flaquer C., Torre I., Ruiz-Jarillo R. 2006a. *The value of bat-boxes in the conservation of Pipistrellus pygmaeus in wetland rice paddies*. Biological Conservation 128:223–230. doi: 10.1016/j.biocon.2005.09.030

Flaquer C., Torre I., Ruiz-Jarillo R. 2006b. *The value of bat-boxes in the conservation of Pipistrellus pygmaeus in wetland rice paddies*. Biological Conservation 128:223–230. doi: 10.1016/j.biocon.2005.09.030

Fletcher R.J., Orrock J.L., Robertson B.A. 2012. *How the type of anthropogenic change alters the consequences of ecological traps*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 279:2546–2552. doi: 10.1098/rspb.2012.0139

Flitti A., Durand G. 2009. *Sterne pierregarin Sterna hirundo*. In: Atlas des oiseaux nicheurs de Provence-Alpes-Côte d'Azur. LPO PACA. Paris: Delachaux et Niestlé; p. 206–207.

Fontaine J.J., Martin T.E. 2006. *Habitat Selection Responses of Parents to Offspring Predation Risk: An Experimental Test*. The American Naturalist 168:811–818. doi: 10.1086/508297

Forbes L.S., Kaiser G.W. 1994. *Habitat Choice in Breeding Seabirds: When to Cross the Information Barrier*. Oikos 70:377. doi: 10.2307/3545775

Fretwell S.D., Lucas H.L. 1970. *On territorial behaviour and other factors inftuencing habitat distribution in birds*. Acta Biotheoretica:1–36.

Gaillard J.-M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N.G., Loison A., Toïgo C. 2000. *Temporal Variation in Fitness Components and Population Dynamics of Large Herbivores*. Annu Rev Ecol Syst 31:367–393. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.367

Gaillard J.-M., Yoccoz N.G. 2003. *Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization?* Ecology 84:3294–3306. doi: 10.1890/02-0409

Gameiro J., Franco A.M.A., Catry T., Palmeirim J.M., Catry I. 2020. *Long-term persistence of conservation-reliant species: Challenges and opportunities*. Biological Conservation 243:108452. doi: 10.1016/j.biocon.2020.108452

Gamelon M., Sandercock B.K., Sæther B. 2019. *Does harvesting amplify environmentally induced population fluctuations over time in marine and terrestrial species?*González-Suárez M, editor. J Appl Ecol 56:2186–2194. doi: 10.1111/1365-2664.13466

García-Navas V., Arroyo L., José Sanz J., Díaz M. 2008. *Effect of nestbox type on occupancy and breeding biology of Tree Sparrows Passer montanus in central Spain*. Ibis 150:356–364. doi: 10.1111/j.1474-919X.2008.00799.x

Gardner T.A., Von Hase A., Brownlie S., Ekstrom J.M., Pilgrim J.D., Savy C.E., Stephens R.T., Treweek J., Ussher G.T., Ward G. 2013. *Biodiversity offsets and the challenge of achieving no net loss*. Conservation Biology 27:1254–1264.

Gauthier G., Pradel R., Menu S., Lebreton J.-D. 2001. *SEASONAL SURVIVAL OF GREATER SNOW GEESE AND EFFECT OF HUNTING UNDER DEPENDENCE IN SIGHTING PROBABILITY*. Ecology 82:3105–3119. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[3105:SSOGSG]2.0.CO;2

Ghalambor C.K., Martin T.E. 2001. *Fecundity-Survival Trade-Offs and Parental Risk-Taking in Birds*. Science 292:494–497. doi: 10.1126/science.1059379

Gibbons P., Lindenmayer D.B., Fischer J., Manning A.D., Weinberg A., Seddon J., Ryan P., Barrett G. 2008. *The Future of Scattered Trees in Agricultural Landscapes*. Conservation Biology 22:1309–1319. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.00997.x

Gibbons P., Macintosh A., Constable A.L., Hayashi K. 2018. *Outcomes from 10 years of biodiversity offsetting*. Global change biology 24:e643–e654.

Gill J.A., Norris K., Potts P.M., Gunnarsson T.G., Atkinson P.W., Sutherland W.J. 2001. *The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds*. Nature 412:436–438. doi: 10.1038/35086568

Gillson L., Biggs H., Smit I.P.J., Virah-Sawmy M., Rogers K. 2019. *Finding Common Ground between Adaptive Management and Evidence-Based Approaches to Biodiversity Conservation*. Trends in Ecology & Evolution 34:31–44. doi: 10.1016/j.tree.2018.10.003

Gilroy J., Sutherland W. 2007. *Beyond ecological traps: perceptual errors and undervalued resources*. Trends in Ecology & Evolution 22:351–356. doi: 10.1016/j.tree.2007.03.014

Goldingay R.L. 2017. *Does nest box use reduce the fitness of a tree-cavity dependent mammal?* Ecological research 32:495–502.

Goldingay R.L., Grimson M.J., Smith G.C. 2007. *Do feathertail gliders show a preference for nest box design?* Wildl Res 34:484. doi: 10.1071/WR06174

Goldingay R.L., Stevens J.R. 2009. *Use of artificial tree hollows by Australian birds and bats*. Wildlife Research 36:81. doi: 10.1071/WR08064

Goldingay R.L., Thomas K.J., Shanty D. 2018. *Outcomes of decades long installation of nest boxes for arboreal mammals in southern Australia*. Ecol Manag Restor 19:204–211. doi: 10.1111/emr.12332

Goodenough A.E., Hart A.G., Elliot S. 2008. *Variation in offspring quality with cavity orientation in the great tit*. Ethology Ecology & Evolution 20:375–389.

Goodenough A.E., Stallwood B. 2012. *Differences in Culturable Microbial Communities in Bird Nestboxes According to Orientation and Influences on Offspring Quality in Great Tits (Parus major)*. Microbial Ecology 63:986–995. doi: 10.1007/s00248-011-9992-7

Goutner V. 1990. *Habitat Selection of Little Terns in the Evros Delta, Greece*. Colonial Waterbirds 13:108. doi: 10.2307/1521576

Greggor A.L., Trimmer P.C., Barrett B.J., Sih A. 2019. *Challenges of Learning to Escape Evolutionary Traps*. Front Ecol Evol 7:408. doi: 10.3389/fevo.2019.00408

Greño J.L., Belda E.J., Barba E. 2008. *Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit Parus major in a Mediterranean habitat*. Journal of Avian Biology 39:41–49. doi: 10.1111/j.0908-8857.2008.04120.x

Griebeler E.M., Caprano T., Böhning-Gaese K. 2010. *Evolution of avian clutch size along latitudinal gradients: do seasonality, nest predation or breeding season length matter?* Journal of Evolutionary Biology 23:888–901. doi: 10.1111/j.1420-9101.2010.01958.x

Griffiths S., Lentini P., Semmens K., Watson S., Lumsden L., Robert K. 2018. *Chainsaw-Carved Cavities Better Mimic the Thermal Properties of Natural Tree Hollows than Nest Boxes and Log Hollows*. Forests 9:235. doi: 10.3390/f9050235

Griffiths S.R., Rowland J.A., Briscoe N.J., Lentini P.E., Handasyde K.A., Lumsden L.F., Robert K.A. 2017. *Surface reflectance drives nest box temperature profiles and thermal suitability for target wildlife*.Banks SC, editor. PLoS ONE 12:e0176951. doi: 10.1371/journal.pone.0176951

Grillet P., Cheylan M., Thirion J.-M., Doré F., Bonnet X., Dauge C., Chollet S., Marchand M.A. 2010. *Rabbit burrows or artificial refuges are a critical habitat component for the threatened lizard, Timon lepidus (Sauria, Lacertidae)*. Biodiversity and Conservation 19:2039–2051. doi: 10.1007/s10531-010-9824-y

Groupe de Travail Rollier. 2013. *Synthèse nationale des observations de Rollier d'Europe - Données antérieures à 2011*. [place unknown].

Guillaumot J. 2016. *Reproduction du Rollier d'Europe Coracias garrulus observée depuis l'intérieur d'un nichoir, dans le Midi méditerranéen (Gard, France).* Alauda 84:1–22.

Guillaumot J. 2018. *Territoire de Rollier: l'Oiseau Bleu et moi*. Wild Dog. [place unknown].

Gurevitch J., Padilla D. 2004. *Are invasive species a major cause of extinctions?* Trends in Ecology & Evolution 19:470–474. doi: 10.1016/j.tree.2004.07.005

Gustafsson B. 1998. *Scope and limits of the market mechanism in environmental management*. Ecological Economics 24:259–274. doi: 10.1016/S0921-8009(97)00147-X

Gutzler B.C., Butler M.J., Behringer D.C. 2015. *Casitas: a location-dependent ecological trap for juvenile Caribbean spiny lobsters,* Panulirus argus. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 72:i177–i184. doi: 10.1093/icesjms/fsv041

Gyurácz J., Bánhidi P., Csuka A. 2011. *Successful restoration of water level and surface area restored migrant bird populations in a Hungarian wetland*. Biologia [Internet] [cited 2020 Jun 16]; 66. doi: 10.2478/s11756-011-0132-0

von Haartman L. 1957. *Adaptation in Hole-Nesting Birds*. Evolution 11:339. doi: 10.2307/2405797

Haddad N.M., Brudvig L.A., Clobert J., Davies K.F., Gonzalez A., Holt R.D., Lovejoy T.E., Sexton J.O., Austin M.P., Collins C.D., Cook W.M., Damschen E.I., Ewers R.M., Foster B.L., Jenkins C.N., King A.J., Laurance W.F., Levey D.J., Margules C.R., Melbourne B.A., Nicholls A.O., Orrock J.L., Song D.-X., Townshend J.R. 2015. *Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems*. Sci Adv 1:e1500052. doi: 10.1126/sciadv.1500052

Hale R., Coleman R., Pettigrove V., Swearer S.E. 2015. *Identifying, preventing and mitigating ecological traps to improve the management of urban aquatic ecosystems*. Journal of Applied Ecology 52:928–939.

Hale R., Mac Nally R., Blumstein D.T., Swearer S.E. 2019. *Evaluating where and how habitat restoration is undertaken for animals*. Restoration Ecology 27:775–781.

Hale R., Swearer S.E. 2017. *When good animals love bad restored habitats: how maladaptive habitat selection can constrain restoration*.Hayward M, editor. Journal of Applied Ecology 54:1478–1486. doi: 10.1111/1365-2664.12829

Hale R., Treml E.A., Swearer S.E. 2015. *Evaluating the metapopulation consequences of ecological traps*. Proc R Soc B 282:20142930. doi: 10.1098/rspb.2014.2930

Hallmann C.A., Sorg M., Jongejans E., Siepel H., Hofland N., Schwan H., Stenmans W., Müller A., Sumser H., Hörren T., Goulson D., de Kroon H. 2017. *More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas*.Lamb EG, editor. PLOS ONE 12:e0185809. doi: 10.1371/journal.pone.0185809

Hanssen O.J. 1984. *Habitat Selection of Shorebirds in an Archipelago in SE Norway*. Ornis Scandinavica 15:253. doi: 10.2307/3675934

Harris C.M., Madliger C.L., Love O.P. 2017. *An evaluation of feather corticosterone as a biomarker of fitness and an ecologically relevant stressor during breeding in the wild*. Oecologia 183:987–996. doi: 10.1007/s00442-017-3836-1

Hawlena D., Saltz D., Abramsky Z., Bouskila A. 2010. *Ecological trap for desert lizards caused by anthropogenic changes in habitat structure that favor predator activity*. Conservation Biology 24:803–809.

Hayward G.D., Steinhorst R.K., Hayward P.H. 1992. *Monitoring Boreal Owl Populations with Nest Boxes: Sample Size and Cost*. The Journal of Wildlife Management 56:777. doi: 10.2307/3809473

Heibo E., Magnhagen C., Vøllestad L.A. 2005. *LATITUDINAL VARIATION IN LIFE-HISTORY TRAITS IN EURASIAN PERCH*. Ecology 86:3377–3386. doi: 10.1890/04-1620

Herrero J., Kranz A., Skumatov D., Abramov A.V., Maran T., Monakhov V.G. 2016. *Martes martes [Internet]*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. [place unknown]. Retrieved from http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T12848A45199169.en

Higgs E.S., Harris J.A., Heger T., Hobbs R.J., Murphy S.D., Suding K.N. 2018. *Keep ecological restoration open and flexible*. Nature ecology & evolution 2:580–580.

Hobbs R.J., Harris J.A. 2001. *Restoration Ecology: Repairing the Earth's Ecosystems in the New Millennium*. Restoration Ecology 9:239–246. doi: 10.1046/j.1526-100x.2001.009002239.x

Hollander F.A., Van Dyck H., San Martin G., Titeux N. 2011. *Maladaptive habitat selection of a migratory passerine bird in a human-modified landscape*. PLoS One 6.

Hutto R.L. 1985. *Habitat selection by nonbreeding migratory land birds*. In: Habitat selection in birds. M. Cody. London: Academic Press; p. 455–476.

Hyslop N.L., Stevenson D.J., Macey J.N., Carlile L.D., Jenkins C.L., Hostetler J.A., Oli M.K. 2012. *Survival and population growth of a long-lived threatened snake species, Drymarchon couperi (Eastern Indigo Snake)*. Popul Ecol 54:145–156. doi: 10.1007/s10144-011-0292-3

IPCC. 2014. *Summary for Policymakers*. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability Part A: Global and Sectoral Aspects Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press; p. 1–32.

IUCN. 2016. *Coracias garrulus: BirdLife International: The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T22682860A111884908 [Internet]*. [cited 2017 Sep 26]. doi: 10.2305/IUCN.UK.2017-1.RLTS.T22682860A111884908.en

Ives C.D., Bekessy S.A. 2015. *The ethics of offsetting nature*. Frontiers in Ecology and the Environment 13:568–573.

Jackson C.H. 2011. *Multi-State Models for Panel Data: The msm Package for R*. Journal of Statistical Software 38:1–29.

Järvinen A., Jarvinen A. 1986. *Clutch Size of Passerines in Harsh Environments*. Oikos 46:365. doi: 10.2307/3565836

Jetz W., Sekercioglu C.H., Böhning-Gaese K. 2008. *The Worldwide Variation in Avian Clutch Size across Species and Space*.Sheldon B, editor. PLoS Biol [Internet] [cited 2019 Nov 11]; 6. doi: 10.1371/journal.pbio.0060303

Jetz W., Wilcove D.S., Dobson A.P. 2007. *Projected Impacts of Climate and Land-Use Change on the Global Diversity of Birds*.Mace GM, editor. PLoS Biol [Internet] [cited 2020 Feb 16]; 5. doi: 10.1371/journal.pbio.0050157

Johnson D.H. 1980. *The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference*. Ecology 61:65–71. doi: 10.2307/1937156

Jones H.P., Jones P.C., Barbier E.B., Blackburn R.C., Rey Benayas J.M., Holl K.D., McCrackin M., Meli P., Montoya D., Mateos D.M. 2018. *Restoration and repair of Earth's damaged ecosystems*. Proc R Soc B 285:20172577. doi: 10.1098/rspb.2017.2577

Jones H.P., Kress S.W. 2012. *A review of the world's active seabird restoration projects: Seabird Restoration Review*. The Journal of Wildlife Management 76:2–9. doi: 10.1002/jwmg.240

Joppa L.N., Pfaff A. 2009. *High and Far: Biases in the Location of Protected Areas*.Moen J, editor. PLoS ONE 4:e8273. doi: 10.1371/journal.pone.0008273

Jordan W.R., Gilpin M.E., Aber J.D. 1987. *Restoration Ecology: A Synthetic Approach to Ecological Research*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

Jordan W.R., Lubick G.M. 2011. *Making Nature Whole A History of Ecological Restoration*. [place unknown].

Kapos V., Balmford A., Aveling R., Bubb P., Carey P., Entwistle A., Hopkins J., Mulliken T., Safford R., Stattersfield A., Walpole M., Manica A. 2009. *Outcomes, not implementation, predict conservation success*. ORX 43:336. doi: 10.1017/S0030605309990275

Keenan R.J., Reams G.A., Achard F., de Freitas J.V., Grainger A., Lindquist E. 2015. *Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015*. Forest Ecology and Management 352:9–20. doi: 10.1016/j.foreco.2015.06.014

Keith J.M., Skjei R.E. 1974. *Engineering and Ecological Evaluation of Artificial-Island Design, Rincon Island, Punta Gorda, California.* [place unknown]: BLUME (JOHN A) AND ASSOCIATES SAN FRANCISCO CALIF RESEARCH DIV.

van de Kerk M., de Kroon H., Conde D.A., Jongejans E. 2013. *Carnivora Population Dynamics Are as Slow and as Fast as Those of Other Mammals: Implications for Their Conservation.*Krkosek M, editor. PLoS ONE [Internet] [cited 2020 Feb 18]; 8. doi: 10.1371/journal.pone.0070354

Kiesecker J.M., Copeland H., Pocewicz A., Nibbelink N., McKenney B., Dahlke J., Holloran M., Stroud D. 2009. *A framework for implementing biodiversity offsets: selecting sites and determining scale*. BioScience 59:77–84.

King C.M., Moors P.J. 1979. *The life-history tactics of mustelids, and their significance for predator control and conservation in New Zealand*. New Zealand Journal of Zoology 6:619–622. doi: 10.1080/03014223.1979.10428405

Kiss O. 2014. *EVALUATING PREY PREFERENCES OF AN INSECTIVOROUS BIRD SPECIES BASED ON DIFFERENT SAMPLING METHODS*. Review on Agriculture and Rural Development 3.

Kiss O., Elek Z., Moskát C. 2014. *High breeding performance of European Rollers* Coracias garrulus *in heterogeneous farmland habitat in southern Hungary*. Bird Study 61:496–505. doi: 10.1080/00063657.2014.969191

Kiss O., Schwartz T., Barišić S., Valera F., Tokody B. in prep. *International Species Action Plan for the European Roller Coracias garrulus garrulus*. [place unknown]: European commission.

Kiss O., Tokody B., Ludnai T., Moskát C. 2017. *The effectiveness of nest-box supplementation for the conservation of European rollers (Coracias garrulus)*. Acta Zool Acad Sci H 63:123–135. doi: 10.17109/AZH.63.1.123.2017

Kleiman D.G., Reading R.P., Miller B.J., Clark T.W., Scott J.M., Robinson J., Wallace R.L., Cabin R.J., Felleman F. 2000. *Improving the Evaluation of Conservation Programs*. Conservation Biology 14:356–365. doi: 10.1046/j.1523-1739.2000.98553.x

Klein Á., Nagy T., Csörgő T., Mátics R. 2007. *Exterior nest-boxes may negatively affect Barn Owl* Tyto alba *survival: an ecological trap*. Bird Conservation International 17:273–281. doi: 10.1017/S0959270907000792

Knight A.T., Cowling R.M., Rouget M., Balmford A., Lombard A.T., Campbell B.M. 2008. *Knowing But Not Doing: Selecting Priority Conservation Areas and the Research–Implementation Gap*. Conservation Biology 22:610–617. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.00914.x

Kokko H., Sutherland W.J. 2001. *Ecological traps in changing environments: Ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect*. Evolutionary Ecology Research 3:537–551.

Kroeker K.J., Gambi M.C., Micheli F. 2013. *Community dynamics and ecosystem simplification in a high-CO2 ocean*. Proceedings of the National Academy of Sciences 110:12721–12726. doi: 10.1073/pnas.1216464110

Kruuk H. 1964. *Predators and Anti-Predator Behaviour of the Black-Headed Gull (Larus Ridibundus L.)*. Behaviour Supplement 11:1–129.

Kuznetsova A., Brockhoff P.B., Christensen R.H.B. 2017. ***lmerTest*** *Package: Tests in Linear Mixed Effects Models*. Journal of Statistical Software [Internet] [cited 2019 May 28]; 82. doi: 10.18637/jss.v082.i13

Lack D. 1947. *The Significance of Clutch-size*. Ibis 89:302–352. doi: 10.1111/j.1474-919X.1947.tb04155.x

Lambrechts M.M., Adriaensen F., Ardia D.R., Artemyev A.V., Atiénzar F., Bańbura J., Barba E., Bouvier J.-C., camprodon J., Cooper C.B., Dawson R.D., Eens M., Eeva T., Faivre B., Garamszegi L.Z., Goodenough A.E., Gosler A.G., Grégoire A., Griffith S.C., Gustafsson L., Johnson L.S., Kania W., Keišs O., Llambias P.E., Mainwaring M.C., Mänd R., Massa B., Mazgajski T.D., Møller A.P., Moreno J., Naef-Daenzer B., Nilsson J.-Å., Norte A.C., Orell M., Otter K.A., Park C.R., Perrins C.M., Pinowski J., Porkert J., Potti J., Remes V., Richner H., Rytkönen S., Shiao M.-T., Silverin B., Slagsvold T., Smith H.G., Sorace A., Stenning M.J., Stewart I., Thompson C.F., Ziane N., et al. 2010. *The Design of Artificial Nestboxes for the Study of Secondary Hole-Nesting Birds: A Review of Methodological Inconsistencies and Potential Biases*. Acta Ornithologica 45:1–26. doi: 10.3161/000164510X516047

Lascève M., Pin C. 2009. *Sterne naine Sternula albifrons*. In: Atlas des oiseaux nicheurs de Provence-Alpes-Côte d'Azur. LPO PACA. Paris: Delachaux et Niestlé; p. 202–203.

Le Roux D.S., Ikin K., Lindenmayer D.B., Bistricer G., Manning A.D., Gibbons P. 2016. *Enriching small trees with artificial nest boxes cannot mimic the value of large trees for hollow-nesting birds: Nest boxes cannot mimic large trees*. Restoration Ecology 24:252–258. doi: 10.1111/rec.12303

Le Viol I., Jiguet F., Brotons L., Herrando S., Lindström Å., Pearce-Higgins J.W., Reif J., Van Turnhout C., Devictor V. 2012. *More and more generalists: two decades of changes in the European avifauna*. Biol Lett 8:780–782. doi: 10.1098/rsbl.2012.0496

Lebreton J.-D. 2005. *Dynamical and statistical models for exploited populations*. Aust NZ J Stat 47:49–63. doi: 10.1111/j.1467-842X.2005.00371.x

Leggett W.C., Carscadden J.E. 1978. *Latitudinal Variation in Reproductive Characteristics of American Shad (* Alosa sapidissima *): Evidence for Population Specific Life History Strategies in Fish*. J Fish Res Bd Can 35:1469–1478. doi: 10.1139/f78-230

Lei B.R., Green J.A., Pichegru L. 2014. *Extreme microclimate conditions in artificial nests for Endangered African Penguins*. Bird Conservation International 24:201–213. doi: 10.1017/S0959270913000671

Lewis S.L., Maslin M.A. 2015. *Defining the Anthropocene*. Nature 519:171–180.

Libois E., Gimenez O., Oro D., Mínguez E., Pradel R., Sanz-Aguilar A. 2012. *Nest boxes: A successful management tool for the conservation of an endangered seabird*. Biological Conservation 155:39–43. doi: 10.1016/j.biocon.2012.05.020

Life+ ENVOLL Project. 2018. *Proceedings of the concluding seminar*. Palais des Congrès, Arles, 15-17th October 2018.

Likens G.E., editor. 1989. *Long-Term Studies in Ecology [Internet]*. New York, NY: Springer New York; [cited 2020 Jul 8]. doi: 10.1007/978-1-4615-7358-6

Lima S.L. 2009. *Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation*. Biological Reviews 84:485–513. doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00085.x

Lin Z., Liu H. 2006. *How species diversity responds to different kinds of human-caused habitat destruction*. Ecol Res 21:100–106. doi: 10.1007/s11284-005-0102-5

Lindenmayer D., MacGregor C., Gibbons P. 2002. *Comment Economics of a nest-box program for the conservation of an endangered species: a re-appraisal*. Canadian Journal of Forest Research 32:2244–2247.

Lindenmayer D.B., Crane M., Evans M.C., Maron M., Gibbons P., Bekessy S., Blanchard W. 2017. *The anatomy of a failed offset*. Biological Conservation 210:286–292. doi: 10.1016/j.biocon.2017.04.022

Lindenmayer D.B., Likens G.E., Andersen A., Bowman D., Bull C.M., Burns E., Dickman C.R., Hoffmann A.A., Keith D.A., Liddell M.J., Lowe A.J., Metcalfe D.J., Phinn S.R., Russell-Smith J., Thurgate N., Wardle G.M. 2012. *Value of long-term ecological studies*. Austral Ecology 37:745–757. doi: 10.1111/j.1442-9993.2011.02351.x

Lindenmayer D.B., Welsh A., Donnelly C., Crane M., Michael D., Macgregor C., McBurney L., Montague-Drake R., Gibbons P. 2009. *Are nest boxes a viable alternative source of cavities for hollow-dependent animals? Long-term monitoring of nest box occupancy, pest use and attrition*. Biological Conservation 142:33–42. doi: 10.1016/j.biocon.2008.09.026

Llambías P.E., Fernández G.J. 2009. *Effects of nestboxes on the breeding biology of Southern House Wrens* Troglodytes aedon bonariae *in the southern temperate zone*. Ibis 151:113–121. doi: 10.1111/j.1474-919X.2008.00868.x

Llewelyn J., Macdonald S.L., Hatcher A., Moritz C., Phillips B.L. 2016. *Intraspecific variation in climate-relevant traits in a tropical rainforest lizard*.Franklin J, editor. Diversity Distrib 22:1000–1012. doi: 10.1111/ddi.12466

Loarie S.R., Duffy P.B., Hamilton H., Asner G.P., Field C.B., Ackerly D.D. 2009. *The velocity of climate change*. Nature 462:1052–1055. doi: 10.1038/nature08649

Lopes C.S., Ramos J.A., Paiva V.H. 2015. *Changes in Vegetation Cover Explain Shifts of Colony Sites by Little Terns (* Sternula albifrons *) in Coastal Portugal*. Waterbirds 38:260–268. doi: 10.1675/063.038.0306

Lüütsepp G., Kalamees A., Lüütsepp O. 2011. *European roller Coracias garrulus in Estonia 2000-2011*. Hirundo 24:61–72.

Lynam C.P., Gibbons M.J., Axelsen B.E., Sparks C.A.J., Coetzee J., Heywood B.G., Brierley A.S. 2006. *Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem*. Current Biology 16:R492–R493. doi: 10.1016/j.cub.2006.06.018

Madsen B., Carroll N., Moore Brands K. 2010. *State of Biodiversity Markets Report: Offset and Compensation Programs Worldwide [Internet]*. [place unknown]: Ecosystem Marketplace. Retrieved from http://www.ecosystemmarketplace. com/documents/acrobat/sbdmr.pdf

Mänd R., Leivits A., Leivits M., Rodenhouse N.L. 2009. *Provision of nestboxes raises the breeding density of Great Tits Parus major equally in coniferous and deciduous woodland*. Ibis 151:487–492.

Manlik O., Lacy R.C., Sherwin W.B. 2018. *Applicability and limitations of sensitivity analyses for wildlife management*.Tulloch A, editor. J Appl Ecol 55:1430–1440. doi: 10.1111/1365-2664.13044

Manlik O., McDonald J.A., Mann J., Raudino H.C., Bejder L., Krützen M., Connor R.C., Heithaus M.R., Lacy R.C., Sherwin W.B. 2016. *The relative importance of reproduction and survival for the conservation of two dolphin populations*. Ecol Evol 6:3496–3512. doi: 10.1002/ece3.2130

Maron M., Gordon A., Mackey B.G., Possingham H.P., Watson J.E.M. 2015. *Conservation: Stop misuse of biodiversity offsets*. Nature 523:401–403. doi: 10.1038/523401a

Maron M., Hobbs R.J., Moilanen A., Matthews J.W., Christie K., Gardner T.A., Keith D.A., Lindenmayer D.B., McAlpine C.A. 2012. *Faustian bargains? Restoration realities in the context of biodiversity offset policies*. Biological Conservation 155:141–148.

Maron M., Ives C.D., Kujala H., Bull J.W., Maseyk F.J., Bekessy S., Gordon A., Watson J.E., Lentini P.E., Gibbons P. 2016. *Taming a wicked problem: resolving controversies in biodiversity offsetting*. BioScience 66:489–498.

Martin J. 1999. *When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard*. Behavioral Ecology 10:487–492. doi: 10.1093/beheco/10.5.487

Martin M., Drake A., Rock C.A., Green D.J. 2019. *Latitudinal gradients in some, but not all, avian life history traits extend into the Arctic*. Ibis:ibi.12789. doi: 10.1111/ibi.12789

Martin P.R., MCKay J.K. 2004. *Latitudinal variation in genetic divergenc of populations and the potential for future speciation*. Evolution 58:938–945. doi: 10.1111/j.0014-3820.2004.tb00428.x

Martin T.E. 1993. *Evolutionary Determinants of Clutch Size in Cavity-Nesting Birds: Nest Predation or Limited Breeding Opportunities?* The American Naturalist 142:937–946. doi: 10.1086/285582

Maxim Integrated Products Inc. 2011. *DS1923: Hygrochron Temperature/Humidity Logger iButton with 8KB Data-Log Memory. 19–4991, Rev 4.*

May J., Hobbs R.J., Valentine L.E. 2017. *Are offsets effective? An evaluation of recent environmental offsets in Western Australia*. Biological Conservation 206:249–257.

Maziarz M. 2019. *Breeding birds actively modify the initial microclimate of occupied tree cavities*. Int J Biometeorol 63:247–257. doi: 10.1007/s00484-018-01658-x

Maziarz M., Broughton R.K., Wesołowski T. 2017. *Microclimate in tree cavities and nest-boxes: Implications for hole-nesting birds*. Forest Ecology and Management 389:306–313. doi: 10.1016/j.foreco.2017.01.001

Maziarz M., Wesołowski T. 2013. *Microclimate of Tree Cavities Used by Great Tits (* Parus Major *) in a Primeval Forest*. Avian Biology Research 6:47–56. doi: 10.3184/175815513X13611994806259

Maziarz M., Wesołowski T., Hebda G., Cholewa M., Broughton R.K. 2016. *Breeding success of the Great Tit Parus major in relation to attributes of natural nest cavities in a primeval forest*. Journal of Ornithology 157:343–354. doi: 10.1007/s10336-015-1294-2

McAlpine C., Catterall C.P., Nally R.M., Lindenmayer D., Reid J.L., Holl K.D., Bennett A.F., Runting R.K., Wilson K., Hobbs R.J. 2016. *Integrating plant-and animal-based perspectives for more effective restoration of biodiversity*. Frontiers in Ecology and the Environment 14:37–45.

McCarthy D.P., Donald P.F., Scharlemann J.P.W., Buchanan G.M., Balmford A., Green J.M.H., Bennun L.A., Burgess N.D., Fishpool L.D.C., Garnett S.T., Leonard D.L., Maloney R.F., Morling P.,

Schaefer H.M., Symes A., Wiedenfeld D.A., Butchart S.H.M. 2012. *Financial Costs of Meeting Global Biodiversity Conservation Targets: Current Spending and Unmet Needs*. Science 338:946–949. doi: 10.1126/science.1229803

McClure C.J.W., Pauli B.P., Heath J.A. 2017. *Simulations reveal the power and peril of artificial breeding sites for monitoring and managing animals*. Ecological Applications [Internet] [cited 2017 Feb 7]. doi: 10.1002/eap.1509

McDonald T., Gann G.D., Jonson J., Dixon K.W. 2016. *International standards for the practice of ecological restoration – including principles and key concepts*. Washington, D.C.: Society for Ecological Restoration.

McKenney B.A., Kiesecker J.M. 2010. *Policy Development for Biodiversity Offsets: A Review of Offset Frameworks*. Environmental Management 45:165–176. doi: 10.1007/s00267-009-9396-3

McKenney D.W., Lindenmayer D.B. 1994. *An economic assessment of a nest-box strategy for the conservation of an endangered species*. Canadian Journal of Forest Research 24:2012–2019. doi: 10.1139/x94-258

McKinney M.L., Lockwood J.L. 1999. *Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction*. Trends in Ecology & Evolution 14:450–453. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01679-1

McKinnon L., Smith P.A., Nol E., Martin J.L., Doyle F.I., Abraham K.F., Gilchrist H.G., Morrison R.I.G., Bety J. 2010. *Lower Predation Risk for Migratory Birds at High Latitudes*. Science 327:326–327. doi: 10.1126/science.1183010

Medeiros R., Ramos J.A., Pedro P., Thomas R.J. 2012. *Reproductive Consequences of Nest Site Selection by Little Terns Breeding on Sandy Beaches*. Waterbirds 35:512–524. doi: 10.1675/063.035.0402

Menkhorst P. 1984. *Use of Nest Boxes by Forest Vertebrates in Gippsland: Acceptance, Preference and Demand*. Wildl Res 11:255. doi: 10.1071/WR9840255

Miller J.R., Hobbs R.J. 2007. *Habitat Restoration: Do We Know What We're Doing?* Restoration Ecology 15:382–390. doi: 10.1111/j.1526-100X.2007.00234.x

MME, Birdlife-International. 2008. *International Species Action Plan for the European Roller Coracias garrulus garrulus*. [place unknown]: European commission.

MNHN (coord.). 2014. *Résultats synthétiques de l'évaluation des statuts et tendances des espèces d'oiseaux sauvages en France, période 2008-2012. Rapportage article 12 envoyé à la Commission européenne, mars 2014 [Internet]*. [place unknown]. Retrieved from http://inpn.mnhn.fr/docs/N2000_EC/ResultatsSynthetiquesRapportage2014DO.xlsx

MNHN, LPO, SEOF, ONCFS. 2016. *La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Oiseaux de France métropolitaine*. Paris, France.

Møller A.P. 1989. *Parasites, Predators and Nest Boxes: Facts and Artefacts in Nest Box Studies of Birds?* Oikos 56:421. doi: 10.2307/3565628

Møller A.P., Adriaensen F., Artemyev A., Bańbura J., Barba E., Biard C., Blondel J., Bouslama Z., Bouvier J.-C., Camprodon J., Cecere F., Charmantier A., Charter M., Cichoń M., Cusimano C., Czeszczewik D., Demeyrier V., Doligez B., Doutrelant C., Dubiec A., Eens M., Eeva T., Faivre B., Ferns P.N., Forsman J.T., García-Del-Rey E., Goldshtein A., Goodenough A.E., Gosler A.G., Góźdź I., Grégoire A., Gustafsson L., Hartley I.R., Heeb P., Hinsley S.A., Isenmann P., Jacob S., Järvinen A.,

Juškaitis R., Korpimäki E., Krams I., Laaksonen T., Leclercq B., Lehikoinen E., Loukola O., Lundberg A., Mainwaring M.C., Mänd R., Massa B., Mazgajski T.D., Merino S., Lambrechts M.M., et al. 2014. *Variation in clutch size in relation to nest size in birds*. Ecology and Evolution 4:3583–3595. doi: 10.1002/ece3.1189

Mönkkönen M., Forsman J.T., Kananoja T., Ylönen H. 2009. *Indirect cues of nest predation risk and avian reproductive decisions*. Biol Lett 5:176–178. doi: 10.1098/rsbl.2008.0631

Monti F., Nelli L., Catoni C., Dell'Omo G. 2019. *Nest box selection and reproduction of European Rollers in Central Italy: a 7-year study*. Avian Research [Internet] [cited 2019 Apr 25]; 10. doi: 10.1186/s40657-019-0150-0

Montiglio P.-O., Dammhahn M., Dubuc Messier G., Réale D. 2018. *The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum*. Behav Ecol Sociobiol 72:116. doi: 10.1007/s00265-018-2526-2

Moreno-Mateos D., Maris V., Béchet A., Curran M. 2015. *The true loss caused by biodiversity offsets*. Biological Conservation 192:552–559. doi: 10.1016/j.biocon.2015.08.016

Moreno-Mateos D., Power M.E., Comín F.A., Yockteng R. 2012. *Structural and Functional Loss in Restored Wetland Ecosystems*.Loreau M, editor. PLoS Biol 10:e1001247. doi: 10.1371/journal.pbio.1001247

Muller S., Dutoit T., Alard D., Grévilliot F. 1998. *Restoration and Rehabilitation of Species-Rich Grassland Ecosystems in France: a Review*. Restoration Ecology 6:94–101. doi: 10.1046/j.1526-100x.1998.06112.x

Nevoux M., Forcada J., Barbraud C., Croxall J., Weimerskirch H. 2010. *Bet-hedging response to environmental variability, an intraspecific comparison*. Ecology 91:2416–2427. doi: 10.1890/09-0143.1

Newberry G.N., Swanson D.L. 2018. *Elevated temperatures are associated with stress in rooftop-nesting Common Nighthawk (Chordeiles minor) chicks*. Conservation Physiology [Internet] [cited 2018 Nov 13]; 6. doi: 10.1093/conphys/coy010

Newton I. 1994. *The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review*. Biological Conservation 70:265–276. doi: 10.1016/0006-3207(94)90172-4

Nilsen E.B., Gaillard J.-M., Andersen R., Odden J., Delorme D., van Laere G., Linnell J.D.C. 2009. *A slow life in hell or a fast life in heaven: demographic analyses of contrasting roe deer populations*. Journal of Animal Ecology 78:585–594. doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01523.x

Nilsson S.G. 1984. *The Evolution of Nest-Site Selection among Hole-Nesting Birds: The Importance of Nest Predation and Competition*. Ornis Scandinavica 15:167. doi: 10.2307/3675958

Noss R.F. 1990. *Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach*. Conservation Biology 4:355–364. doi: 10.1111/j.1523-1739.1990.tb00309.x

Oli M.K. 2004. *The fast–slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation*. Basic and Applied Ecology 5:449–463. doi: 10.1016/j.baae.2004.06.002

Oli M.K., Dobson F.S. 2003. *The Relative Importance of Life-History Variables to Population Growth Rate in Mammals: Cole's Prediction Revisited*. The American Naturalist 161:422–440. doi: 10.1086/367591

Pakanen V.-M., Hongell H., Aikio S., Koivula K. 2014. *Little tern breeding success in artificial and natural habitats: modelling population growth under uncertain vital rates*. Popul Ecol 56:581–591. doi: 10.1007/s10144-014-0446-1

Palumbi S.R. 2001. *Humans as the World's Greatest Evolutionary Force*. Science 293:1786–1790. doi: 10.1126/science.293.5536.1786

Parcs Canada, Direction générale des parcs nationaux, Conseil canadien des parcs. 2008. *Principes et lignes directrices pour la restauration écologique dans les aires naturelles protégées du Canada*. Gatineau, Québec: Direction générale des parcs nationaux, Agence Parcs Canada.

Parejo D., Avilès J.M. 2011. *Predation risk determines breeding territory choice in a Mediterranean cavity-nesting bird community*. Oecologia 165:185–191.

Parejo D., Danchin E., Avilés J.M. 2005. *The heterospecific habitat copying hypothesis: can competitors indicate habitat quality?* Behavioral Ecology 16:96–105.

Parlement Européen, Conseil de l'Union Européenne. 2013. *Réglement (UE) No 1305/2013 du Parlement Européen et du Conseil du 17 décembre 2013 relatif au soutien au développement rural par le Fonds européen agricole pour le développement rural (Feader)*. Journal officiel de l'Union européenne:347–487.

Patten M.A., Kelly J.F. 2010. *Habitat selection and the perceptual trap*. Ecological Applications 20:2148–2156. doi: 10.1890/09-2370.1

Peipoch M., Brauns M., Hauer F.R., Weitere M., Valett H.M. 2015. *Ecological Simplification: Human Influences on Riverscape Complexity*. BioScience 65:1057–1065. doi: 10.1093/biosci/biv120

Perennou C., Sadoul N., Pineau O., Johnson A.R., Hafner H. 1996. *Management of nest sites for colonial waterbirds*. Station Biologique de la Tour du Valat. Arles: A J Crivelli, J Jalbert.

Perrins C.M. 1970. *The timing of birds' breeding seasons*. Ibis 112:242–255. doi: 10.1111/j.1474-919X.1970.tb00096.x

Perry G. 2007. *Movement patterns in lizards: measurement, modality and behavioral correlates*. In: Reilly SM, McBrayer LD, Miles DB, editors. Lizard ecology: the evolutionary consequences of foraging mode. Cambridge, UK ; New York: Cambridge University Press; p. 13–48.

Pimm S.L., Raven P. 2000. *Extinction by numbers*. Nature 403:843–845. doi: 10.1038/35002708

Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., R Core Team. 2016. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-124 [Internet]*. [place unknown]. Retrieved from http://CRAN.R-project.org/package=nlme

Pius S.M., Leberg P.L. 2010. *The Protector Species Hypothesis: Do Black Skimmers Find Refuge from Predators in Gull-billed Tern Colonies?* Ethology 104:273–284. doi: 10.1111/j.1439-0310.1998.tb00068.x

Plummer M. 2003. *JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling*. Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing. [place unknown].

Pöysä H., Ruusila V., Milonoff M., Virtanen J. 2001. *Ability to assess nest predation risk in secondary hole-nesting birds: an experimental study*. Oecologia 126:201–207. doi: 10.1007/s004420000512

Promislow D.E.L., Harvey P.H. 1990. *Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals*. Journal of Zoology 220:417–437. doi: 10.1111/j.1469-7998.1990.tb04316.x

Pulliam H.R. 1988. *Sources, Sinks, and Population Regulation*. The American Naturalist 132:652–661. doi: 10.1086/284880

Pulliam H.R., Danielson B.J. 1991. *Sources, Sinks, and Habitat Selection: A Landscape Perspective on Population Dynamics*. The American Naturalist 137:S50–S66. doi: 10.1086/285139

Pullin A.S., Knight T.M., Stone D.A., Charman K. 2004. *Do conservation managers use scientific evidence to support their decision-making?* Biological Conservation 119:245–252. doi: 10.1016/j.biocon.2003.11.007

Purcell K.L., Verner J., Oring L.W. 1997. *A Comparison of the Breeding Ecology of Birds Nesting in Boxes and Tree Cavities*. The Auk 114:646–656. doi: 10.2307/4089284

R Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing [Internet]*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from http://www.R-project.org/

Račinskis E., Mardega I. 2017. *Status of the European Roller in Latvia [Internet]*. Retrieved from https://rollerproject.eu/sites/default/files/allando_tartalmak/Letoltesek/2017_ISAP_konferencia_eloadasok/latvia_edmunds_racinskis_ieva_mardega.pdf

Rannap R., Lõhmus A., Briggs L. 2009. *Restoring ponds for amphibians: a success story*. Hydrobiologia 634:87–95. doi: 10.1007/s10750-009-9884-8

Rantanen E.M., Buner F., Riordan P., Sotherton N., Macdonald D.W. 2010. *Habitat preferences and survival in wildlife reintroductions: an ecological trap in reintroduced grey partridges: Ecological traps in wildlife reintroductions*. Journal of Applied Ecology 47:1357–1364. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01867.x

Ratcliffe N., Newton S., Morrison P., Merne O., Cadwallender T., Frederiksen M. 2008. *Adult Survival and Breeding Dispersal of Roseate Terns Within the Northwest European Metapopulation*. Waterbirds 31:320–329. doi: 10.1675/1524-4695-31.3.320

Reever Morghan K.J., Sheley R.L., Svejcar T.J. 2006. *Successful Adaptive Management—The Integration of Research and Management*. Rangeland Ecology & Management 59:216–219. doi: 10.2111/05-079R1.1

Reid J.M., Monaghan P., Ruxton G.D. 2000. *Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 267:37–41. doi: 10.1098/rspb.2000.0963

Rhodes B., O'Donnell C., Jamieson I. 2009. *Microclimate of Natural Cavity Nests and Its Implications for a Threatened Secondary-Cavity-Nesting Passerine of New Zealand, the South Island Saddleback*. The Condor 111:462–469. doi: 10.1525/cond.2009.080030

Richards M.H., Morris R.D. 1984. *An Experimental Study of Nest Site Selection in Common Terns*. Journal of Field Ornithology 4:457–466.

Ricklefs R.E. 1997. *Comparative demography of New World populations of thrushes (Turdus spp.)*. Ecological Monographs 67:23–43. doi: 10.1890/0012-9615(1997)067[0023:CDONWP]2.0.CO;2

Ripple W.J., Wolf C., Newsome T.M., Betts M.G., Ceballos G., Courchamp F., Hayward M.W., Valkenburgh B., Wallach A.D., Worm B. 2019. *Are we eating the world's megafauna to extinction?* CONSERVATION LETTERS:e12627. doi: 10.1111/conl.12627

Robertson B.A. 2012. *Investigating Targets of Avian Habitat Management to Eliminate an Ecological Trap*. ACE 7:art2. doi: 10.5751/ACE-00533-070202

Robertson B.A., Blumstein D.T. 2019. *How to disarm an evolutionary trap*. Conservat Sci and Prac [Internet] [cited 2020 Feb 22]; 1. doi: 10.1111/csp2.116

Robertson B.A., Chalfoun A.D. 2016. *Evolutionary traps as keys to understanding behavioral maladapation*. Current Opinion in Behavioral Sciences 12:12–17. doi: 10.1016/j.cobeha.2016.08.007

Robertson B.A., Hutto R.L. 2006. *A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence.* Ecology 87:1075–1085. doi: https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1075:AFFUET]2.0.CO;2

Robertson B.A., Rehage J.S., Sih A. 2013. *Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps*. Trends in Ecology & Evolution 28:552–560. doi: 10.1016/j.tree.2013.04.004

Robertson R.J., Rendell W.B. 1990. *A comparison of the breeding ecology of a secondary cavity nesting bird, the Tree Swallow (Tachycineta bicolor), in nest boxes and natural cavities*. Canadian Journal of Zoology 68:1046–1052. doi: 10.1139/z90-152

Rodríguez-Ruiz J., Avilés J.M., Parejo D. 2011. *The value of nestboxes in the conservation of Eurasian Rollers Coracias garrulus in southern Spain: Nestboxes and Roller conservation*. Ibis 153:735–745. doi: 10.1111/j.1474-919X.2011.01161.x

Rodríguez-Ruiz J., Expósito-Granados M., Avilés J.M., Parejo D. 2020. *Apparent survival, growth rate and dispersal in a declining European Roller population*. J Ornithol 161:103–113. doi: 10.1007/s10336-019-01699-y

Rodríguez-Ruiz J., de la Puente J., Parejo D., Valera F., Calero-Torralbo M.A., Reyes-González J.M., Zajková Z., Bermejo A., Avilés J.M. 2014. *Disentangling Migratory Routes and Wintering Grounds of Iberian Near-Threatened European Rollers Coracias garrulus*.Ambrosini R, editor. PLoS ONE [Internet] [cited 2017 Oct 10]; 9. doi: 10.1371/journal.pone.0115615

Roff D.A. 2002. *Life history evolution*. Sunderland, Mass: Sinauer Associates.

Rosenberg K.V., Dokter A.M., Blancher P.J., Sauer J.R., Smith A.C., Smith P.A., Stanton J.C., Panjabi A., Helft L., Parr M., Marra P.P. 2019. *Decline of the North American avifauna*. Science 366:120–124. doi: 10.1126/science.aaw1313

Rowland J.A., Briscoe N.J., Handasyde K.A. 2017. *Comparing the thermal suitability of nest-boxes and tree-hollows for the conservation-management of arboreal marsupials*. Biological Conservation 209:341–348. doi: 10.1016/j.biocon.2017.02.006

Ruddiman W.F., Ellis E.C., Kaplan J.O., Fuller D.Q. 2015. *Defining the epoch we live in*. Science 348:38–39. doi: 10.1126/science.aaa7297

Sadoul N. 1996. *Dynamique spatiale et temporelle des colonies de charadriiformes dans les salins de Camargue : implications pour la conservation [PhD thesis]*. France: University of Montpellier 2.

Sadoul N. 1997. *The Importance of Spatial Scales in Long-Term Monitoring of Colonial Charadriiformes in Southern France.* Colonial Waterbirds 20:330–338.

Sadoul N. 2011. *Impact de la restauration des îlots et de la gestion hydraulique sur la nidification des laro-limicoles coloniaux*. In: Actes du séminaire sur la conservation des laro-limicoles sur le littoral méditerranéen français Restitutions des actions 2007-2010 et actions futures du programme. La Bélugue, Arles; p. 24–29.

Sadoul N., Pin C. 2009a. *Goéland railleur Chroicocephalus genei*. In: Atlas des oiseaux nicheurs de Provence-Alpes-Côte d'Azur. LPO PACA. Paris: Delachaux et Niestlé; p. 198–199.

Sadoul N., Pin C. 2009b. *Mouette mélanocephale Larus melanocephalus*. In: Atlas des oiseaux nicheurs de Provence-Alpes-Côte d'Azur. LPO PACA. Paris: Delachaux et Niestlé; p. 194–195.

Sadoul N., Pin C. 2009c. *Mouette rieuse Chroicocephalus ridibundus*. In: Atlas des oiseaux nicheurs de Provence-Alpes-Côte d'Azur. LPO PACA. Paris: Delachaux et Niestlé; p. 196–197.

Sadoul N., Pin C. 2009d. *Sterne hansel Gelochelidon nilotica*. In: Atlas des oiseaux nicheurs de Provence-Alpes-Côte d'Azur. LPO PACA. Paris: Delachaux et Niestlé; p. 204–205.

Sadoul N., Pin C. 2009e. *Sterne caugek Sterna sandvicensis*. In: Atlas des oiseaux nicheurs de Provence-Alpes-Côte d'Azur. LPO PACA. Paris: Delachaux et Niestlé; p. 206–207.

Sæther B.-E., Bakke Ø. 2000. *Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate*. Ecology 81:642–653. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[0642:ALHVAC]2.0.CO;2

Salafsky N., Margoluis R. 1999. *Threat Reduction Assessment: a Practical and Cost-Effective Approach to Evaluating Conservation and Development Projects*. Conservation Biology 13:830–841. doi: 10.1046/j.1523-1739.1999.98183.x

Salgado-Ortiz J., Marra P.P., Sillett T.S., Robertson R.J. 2008. *Breeding ecology of the Mangrove warbler (Dendroica petechia bryanti) and comparative life history of the yellow warbler subspecies complex*. The Auk 125:402–410. doi: 10.1525/auk.2008.07012

Salguero-Gómez R., Jones O.R., Jongejans E., Blomberg S.P., Hodgson D.J., Mbeau-Ache C., Zuidema P.A., de Kroon H., Buckley Y.M. 2016. *Fast–slow continuum and reproductive strategies structure plant life-history variation worldwide*. Proc Natl Acad Sci USA 113:230–235. doi: 10.1073/pnas.1506215112

Saunders P. 2016. *Habitat change and climate effects on the European Roller (Coracias garrulus); implications for conservation [PhD thesis] [Internet]*. Norwich: University of East Anglia. Retrieved from https://ueaeprints.uea.ac.uk/

Scarton F., Cecconi G., Cerasuolo C., Valle R. 2013. *The importance of dredge islands for breeding waterbirds. A three-year study in the Venice Lagoon (Italy)*. Ecological Engineering 54:39–48. doi: 10.1016/j.ecoleng.2013.01.013

Scarton F., Valle R., Borella S. 1994. *Some comparative aspects of the breeding biology of Black-headed Gull, Common Tern and Little Tern in the Lagoon of Venice*. Avocetta:119–124.

Schaffer W.M. 1974. *Optimal Reproductive Effort in Fluctuating Environments*. The American Naturalist 108:783–790. doi: 10.1086/282954

Schippers P., Snep R.P.H., Schotman A.G.M., Jochem R., Stienen E.W.M., Slim P.A. 2009. *Seabird metapopulations: searching for alternative breeding habitats*. Popul Ecol 51:459–470. doi: 10.1007/s10144-009-0159-z

Schippers P., Verboom J., Vos C.C., Jochem R. 2011. *Metapopulation shift and survival of woodland birds under climate change: will species be able to track?* Ecography 34:909–919. doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.06712.x

Schlaepfer M.A., Runge M.C., Sherman P.W. 2002. *Ecological and evolutionary traps*. Trends in Ecology & Evolution 17:474–480. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02580-6

Schnitzler A., Génot J.-C., Wintz M. 2008. *Espaces protégés : de la gestion conservatoire vers la non-intervention*. Courrier de l'environnement de l'INRA 56:29–45.

Schwartz T. 2019. *Etude des déplacements et de l'activité des lézards ocellés Timon lepidus dans différents types de gîtes en plaine de Crau : premiers résultats.*

Schwartz T., Caucal G. 2017. *Recensement de la population de Rolliers d'Europe le long du Canal du Midi en 2017*. [place unknown]: Fondation Tour du Valat.

Schwartz T., Genouville A., Besnard A. 2020. *Increased microclimatic variation in artificial nests does not create ecological traps for a secondary cavity breeder*. bioRxiv [Internet]. doi: 10.1101/2020.05.14.095950

Seber G.A.F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters. 2nd ed*. Chapman, London and Macmillan. New York.

Seddon P.J., Soorae P.S., Launay F. 2005. *Taxonomic bias in reintroduction projects*. Animal Conservation 8:51–58. doi: 10.1017/S1367943004001799

Sedgwick J.A., Knopf F.L. 1992. *Cavity Turnover and Equilibrium Cavity Densities in a Cottonwood Bottomland*. The Journal of Wildlife Management 56:477. doi: 10.2307/3808862

Semel B., Sherman P.W. 2001. *Intraspecific parasitism and nest-site competition in wood ducks*. Animal Behaviour 61:787–803. doi: 10.1006/anbe.2000.1657

Sepp T., McGraw K.J., Kaasik A., Giraudeau M. 2018. *A review of urban impacts on avian life-history evolution: Does city living lead to slower pace of life?* Glob Change Biol 24:1452–1469. doi: 10.1111/gcb.13969

Severns P.M. 2011. *Habitat restoration facilitates an ecological trap for a locally rare, wetland-restricted butterfly: Habitat restoration facilitates ecological traps*. Insect Conservation and Diversity 4:184–191. doi: 10.1111/j.1752-4598.2010.00120.x

Shealer D.A., Buzzell J.M., Heiar J.P. 2006. *Effect of floating nest platforms on the breeding performance of Black Terns*. J Field Ornithology 77:184–194. doi: 10.1111/j.1557-9263.2006.00040.x

Sih A. 2013. *Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview*. Animal Behaviour 85:1077–1088. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.02.017

Sih A., Ferrari M.C., Harris D.J. 2011. *Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change*. Evolutionary applications 4:367–387.

Sih A., Spiegel O., Godfrey S., Leu S., Bull C.M. 2018. *Integrating social networks, animal personalities, movement ecology and parasites: a framework with examples from a lizard*. Animal Behaviour 136:195–205. doi: 10.1016/j.anbehav.2017.09.008

Simon R.N., Fortin D. 2019. *Linking habitat use to mortality and population viability to disarm an ecological trap*. Biological Conservation 236:366–374.

Slatkin M. 1974. *Hedging one's evolutionary bets*. Nature 250:704–705. doi: 10.1038/250704b0

Smith R.K., Meredith H., Sutherland W.J. 2019. *Amphibian Conservation*. In: Sutherland WJ, Dicks LV, Ockendon N, Petrovan SO, Smith RK, editors. What Works in Conservation 2019. Open Book Publishers. Cambridge, U.K.; p. 9–65.

Smith V.H., Schindler D.W. 2009. *Eutrophication science: where do we go from here?* Trends in Ecology & Evolution 24:201–207. doi: 10.1016/j.tree.2008.11.009

Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. *The SER international primer on ecological restoration*. Society for Ecological Restoration International. Tucson, Arizona.

Sosnowski J., Chmielewski S. 1996. *Breeding biology of the Roller Coracias garrulus in Puszcza Pilicka forest (centra Poland)*. Acta Ornithologica 31.

Souter N.J., Michael Bull C., Hutchinson M.N. 2004. *Adding burrows to enhance a population of the endangered pygmy blue tongue lizard, Tiliqua adelaidensis*. Biological Conservation 116:403–408. doi: 10.1016/S0006-3207(03)00232-5

Spellerberg I.F. 2005. *Monitoring Ecological Change [Internet]*. 2nd ed. [place unknown]: Cambridge University Press; [cited 2020 Jul 9]. doi: 10.1017/CBO9780511614699

Spring D.A., Bevers M., Kennedy J.O., Harley D. 2001. *Economics of a nest-box program for the conservation of an endangered species: a reappraisal*. Canadian Journal of Forest Research 31:1992–2003.

Stahl J.T., Oli M.K. 2006. *Relative importance of avian life-history variables to population growth rate*. Ecological Modelling 198:23–39. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2006.04.001

Starrfelt J., Kokko H. 2012. *Bet-hedging-a triple trade-off between means, variances and correlations*. Biological Reviews 87:742–755. doi: 10.1111/j.1469-185X.2012.00225.x

Stearns S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford ; New York: Oxford University Press.

Stearns S.C., Kawecki T.J. 1994. *Fitness Sensitivity and the Canalization of Life-History Traits*. Evolution 48:1438. doi: 10.2307/2410238

Stone L. 1995. *Biodiversity and habitat destruction: a comparative study of model forest and coral reef ecosystems*. Proc R Soc Lond B 261:381–388. doi: 10.1098/rspb.1995.0163

Su Y.S., Yajima M. 2012. *R2jags: A Package for Running jags from R*. [place unknown].

Suckling K., Greenwald N., Curry T. 2012. *On Time, on target. How the Endangered Species Act Is Saving America's Wildlife*. [place unknown]: Center for Biological Diversity.

Suding K., Higgs E., Palmer M., Callicott J.B., Anderson C.B., Baker M., Gutrich J.J., Hondula K.L., LaFevor M.C., Larson B.M. 2015. *Committing to ecological restoration*. Science 348:638–640.

Suding K.N. 2011. *Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead*. Annual review of ecology, evolution, and systematics 42.

Sutherland D.R., Dann P., Jessop R.E. 2014. *Evaluation of artificial nest sites for long-term conservation of a burrow-nesting seabird: Artificial Nest Sites for Penguins*. The Journal of Wildlife Management 78:1415–1424. doi: 10.1002/jwmg.783

Sutherland W.J., Adams W.M., Aronson R.B., Aveling R., Blackburn T.M., Broad S., Ceballos G., Côté I.M., Cowling R.M., Da Fonseca G.A.B., Dinerstein E., Ferraro P.J., Fleishman E., Gascon C., HUNTER Jr. M., Hutton J., Kareiva P., Kuria A., Macdonald D.W., Mackinnon K., Madgwick F.J., Mascia M.B., Mcneely J., Milner-Gulland E.J., Moon S., Morley C.G., Nelson S., Osborn D., Pai M., Parsons E.C.M., Peck L.S., Possingham H., Prior S.V., Pullin A.S., Rands M.R.W., Ranganathan J., Redford K.H., Rodriguez J.P., Seymour F., Sobel J., Sodhi N.S., Stott A., Vance-Borland K., Watkinson A.R. 2009. *One Hundred Questions of Importance to the Conservation of Global Biological Diversity*. Conservation Biology 23:557–567. doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01212.x

Sutherland W.J., Dicks L.V., Ockenden N., Petrovan S.O., Smith R.K., Open Book Publishers, editors. 2019. *What works in conservation*. Fourth edition. Cambridge: Open Book Publishers.

Sutherland W.J., Pullin A.S., Dolman P.M., Knight T.M. 2004. *The need for evidence-based conservation*. Trends in Ecology & Evolution 19:305–308. doi: 10.1016/j.tree.2004.03.018

Tarantovich M.V. 2016. *Peculiarities of nutrition and chicks feeding of European Roller (Coracias garrulus) in Belarus*. Berkut 25:45–49.

Tatin L. 2015. *Planification des suivis de la Réserve Naturelle des Coussouls de Crau (espèces, communautés et conditions écologiques)*. [place unknown]: Réserve Naturelle Nationale des Coussouls de Crau.

Tatin L., Renet J. 2016. *Créer des gîtes artificiels afin de restaurer des populations de Reptiles : retour d'expériences sur le Lézard ocellé Timon lepidus (Daudin, 1802) en Crau (Bouches-du-Rhône)*. Bulletin de la Société d'Herpétologie Française:47–59.

Tatin L., Wolff A., Boutin J., Colliot É. 2013. *Écologie et conservation d'une steppe méditerranéenne: Hors collection*. [place unknown]: Quae.

Telesetsky A. 2013. *Ecoscapes: The future of place-based ecological restoration laws*. Vermont Journal of Environmental Law 14:494.

Teyssèdre A. 2004. *Vers une sixième grande crise d'extinctions ?* In: Biodiversité et changements globaux Enjeux de société et défis pour la recherche. édition adpf. [place unknown]; p. 24–36.

Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F.N., de Siqueira M.F., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., van Jaarsveld A.S., Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M.A., Townsend Peterson A., Phillips O.L., Williams S.E. 2004. *Extinction risk from climate change*. Nature 427:145–148. doi: 10.1038/nature02121

Tilman D., May R.M., Lehman C.L., Nowak M.A. 1994. *Habitat destruction and the extinction debt*. Nature 371:65–66. doi: 10.1038/371065a0

Tingley M.W., Estes L.D., Wilcove D.S. 2013. *Climate change must not blow conservation off course*. Nature 500:271–272. doi: 10.1038/500271a

Tokody B., Butler S.J., Finch T., Folch A., Schneider T.C., Schwartz T., Valera F., Kiss O. 2017. *The Flyway Action Plan for the European Roller (Coracias garrulus)*. [place unknown]: BirdLife Hungary (MME).

Travis J.M.J. 2003. *Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail*. Proc R Soc Lond B 270:467–473. doi: 10.1098/rspb.2002.2246

Unander S., Pedersen Å.Ø., Soininen E.M., Descamps S., Hörnell-Willebrand M., Fuglei E. 2016. *Populations on the limits: survival of Svalbard rock ptarmigan*. Journal of Ornithology 157:407–418. doi: 10.1007/s10336-015-1282-6

Usher M.B. 1986. *Wildlife conservation evaluation: attributes, criteria and values*. In: Usher MB, editor. Wildlife Conservation Evaluation [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; [cited 2020 Jul 9]; p. 3–44. doi: 10.1007/978-94-009-4091-8_1

Václav R., Betáková T., Švančarová P., Pérez-Serrano J., Criado-Fornelio Á., Škorvanová L., Valera F. 2016. *Nest ecology of blood parasites in the European roller and its ectoparasitic carnid fly*. Experimental Parasitology 165:71–80. doi: 10.1016/j.exppara.2016.03.014

Václav R., Valera F., Martínez T. 2011. *Social information in nest colonisation and occupancy in a long-lived, solitary breeding bird*. Oecologia 165:617–627. doi: 10.1007/s00442-010-1848-1

Valera F., Václav R., Calero-Torralbo M.Á., Martínez T., Veiga J. 2019. *Natural cavity restoration as an alternative to nest box supplementation: Nest boxes and natural cavity restoration*. Restor Ecol 27:220–227. doi: 10.1111/rec.12841

Van Dyck H. 2012. *Changing organisms in rapidly changing anthropogenic landscapes: the significance of the 'Umwelt'-concept and functional habitat for animal conservation*. Evolutionary Applications 5:144–153.

Van Dyck H., Bonte D., Puls R., Gotthard K., Maes D. 2015. *The lost generation hypothesis: could climate change drive ectotherms into a developmental trap?* Oikos 124:54–61. doi: 10.1111/oik.02066

Van Dyke F. 2008. *Conservation biology: foundations, concepts, applications*. United States: Springer.

Veen J. 1977. *Functional and Causal Aspects of Nest Distribution in Colonies of the Sandwich Tern (Sterna S. Sandvicencis Lath.)*. Behaviour Supplement 20:1–201.

Veľký M., Kaňuch P., Krištín A. 2010. *Selection of winter roosts in the Great Tit Parus major: influence of microclimate*. J Ornithol 151:147–153. doi: 10.1007/s10336-009-0436-9

Venables W.N., Ripley B.D., Venables W.N. 2002. *Modern applied statistics with S*. 4th ed. New York: Springer.

Vida E., Valkó O., Kelemen A., Török P., Deák B., Miglécz T., Lengyel Sz., Tóthmérész B. 2010. *Early vegetation development after grassland restoration by sowing low-diversity seed mixtures in former sunflower and cereal fields*. Acta Biologica Hungarica 61:226–235. doi: 10.1556/ABiol.61.2010.Suppl.22

Vidaller C., Dutoit T., Ramone H., Bischoff A. 2019. *Fire increases the reproduction of the dominant grass* Brachypodium retusum *and Mediterranean steppe diversity in a combined burning and grazing experiment*.Acosta ATR, editor. Appl Veg Sci 22:127–137. doi: 10.1111/avsc.12418

Wachob D.G. 1996. *A Microclimate Analysis of Nest-Site Selection by Mountain Chickadees (Un Analisis Microclimatico de la Seleccion de Nidos en Parus gambeli)*. Journal of Field Ornithology 67:525–533.

Walker S., Brower A.L., Stephens R.T., Lee W.G. 2009. *Why bartering biodiversity fails*. Conservation Letters 2:149–157.

Walters C.J., Holling C.S. 1990. *Large-Scale Management Experiments and Learning by Doing*. Ecology 71:2060–2068. doi: 10.2307/1938620

Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F. 2002. *Ecological responses to recent climate change*. Nature 416:389–395. doi: 10.1038/416389a

Ward M.P., Semel B., Jablonski C., Deutsch C., Giammaria V., Miller S.B., McGuire B.M. 2011. *Consequences of using Conspecific Attraction in Avian Conservation: A Case Study of Endangered Colonial Waterbirds*. Waterbirds 34:476–480. doi: 10.1675/063.034.0410

Ward N.L., Masters G.J. 2007. *Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores*. Global Change Biol 13:1605–1615. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01399.x

Weissgerber M., Roturier S., Julliard R., Guillet F. 2019. *Biodiversity offsetting: Certainty of the net loss but uncertainty of the net gain*. Biological Conservation 237:200–208.

Wesołowski T. 2002. *Anti-predator adaptations in nesting Marsh Tits Parus palustris: the role of nest-site security: Anti-predator adaptations in nesting Marsh Tits*. Ibis 144:593–601. doi: 10.1046/j.1474-919X.2002.00087.x

Wesołowski T. 2011. *Reports from Nestbox Studies: A Review of Inadequacies*. Acta Ornithologica 46:13–17. doi: 10.3161/000164511X589866

Wesolowski T., Czeszczewik D., Rowinski P., Walankiewicz W. 2002. *Nest soaking in natural holes - a serious cause of breeding failure?* Ornis Fennica 79:132–138.

Wesolowski T., Stanska M. 2001. *High ectoparasite loads in hole-nesting birds - a nestbox bias?* Journal of Avian Biology 32:281–285. doi: 10.1111/j.0908-8857.2001.320313.x

West A.G., Waite D.W., Deines P., Bourne D.G., Digby A., McKenzie V.J., Taylor M.W. 2019. *The microbiome in threatened species conservation*. Biological Conservation 229:85–98. doi: 10.1016/j.biocon.2018.11.016

Westgate M.J., Likens G.E., Lindenmayer D.B. 2013. *Adaptive management of biological systems: A review*. Biological Conservation 158:128–139. doi: 10.1016/j.biocon.2012.08.016

White G.C., Burnham K.P. 1999. *Program MARK: survival estimation from populations of marked animals*. Bird Study 46:S120–S139. doi: 10.1080/00063659909477239

Wiebe K.L. 2001. *Microclimate of tree cavity nests: is it important for reproductive success in northern flickers?* The Auk 118:412. doi: 10.1642/0004-8038(2001)118[0412:MOTCNI]2.0.CO;2

Wiens J.A., Hobbs R.J. 2015. *Integrating Conservation and Restoration in a Changing World*. BioScience 65:302–312. doi: 10.1093/biosci/biu235

Wiersma P., Munoz-Garcia A., Walker A., Williams J.B. 2007. *Tropical birds have a slow pace of life*. Proceedings of the National Academy of Sciences 104:9340–9345. doi: 10.1073/pnas.0702212104

Wikelski M., Spinney L., Schelsky W., Scheuerlein A., Gwinner E. 2003. *Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes*. Proc R Soc Lond B 270:2383–2388. doi: 10.1098/rspb.2003.2500

Williams B.K., Brown E.D. 2014. *Adaptive Management: From More Talk to Real Action*. Environmental Management 53:465–479. doi: 10.1007/s00267-013-0205-7

Williams B.K., Szaro R.C., Shapiro C.D. 2009. *Adaptive Management: The U.S. Department of the Interior Technical Guide*. Adaptive Management Working Group. U.S. Department of the Interior, Washington DC.

Williams D.R., Child M.F., Dicks L.V., Ockendon N., Pople R.G., Showler D.A., Walsh J.C., Sutherland W.J. 2019. *Bird Conservation*. In: Sutherland WJ, Dicks LV, Ockendon N, Petrovan SO,

Smith RK, editors. What Works in Conservation 2019. Open Book Publishers. Cambridge, U.K.; p. 141–290.

Wilson L.J., Rendell-Read S., Lock L., Drewitt A.L., Bolton M. 2020. *Effectiveness of a five-year project of intensive, regional-scale, coordinated management for little terns Sternula albifrons across the major UK colonies*. Journal for Nature Conservation 53:125779. doi: 10.1016/j.jnc.2019.125779

Wintle B.A., Cadenhead N.C.R., Morgain R.A., Legge S.M., Bekessy S.A., Cantele M., Possingham H.P., Watson J.E.M., Maron M., Keith D.A., Garnett S.T., Woinarski J.C.Z., Lindenmayer D.B. 2019. *Spending to save: What will it cost to halt Australia's extinction crisis?* CONSERVATION LETTERS [Internet] [cited 2020 Mar 5]; 12. doi: 10.1111/conl.12682

WWF. 2018. *Living Planet Report - 2018: Aiming Higher*. Grooten, M. and Almond, R.E.A. Gland, Switzerland: WWF.

Wyman K.E., Wires L.R., Cuthbert F.J. 2014. *Colonial waterbird site occupancy dynamics reflect variation in colony site environments in the U.S. Great Lakes*. Journal of Great Lakes Research 40:956–963. doi: 10.1016/j.jglr.2014.09.013

Young T.P. 2000. *Restoration ecology and conservation biology*. Biological Conservation 92:73–83. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00057-9

Young T.P., Petersen D., Clary J. 2005. *The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms*. Ecology letters 8:662–673.

Zalasiewicz J., Waters C.N., Wolfe A.P., Barnosky A.D., Cearreta A., Edgeworth M., Ellis E.C., Fairchild I.J., Gradstein F.M., Grinevald J., Haff P., Head M.J., Ivar do Sul J.A., Jeandel C., Leinfelder R., McNeill J.R., Oreskes N., Poirier C., Revkin A., Richter D. deB., Steffen W., Summerhayes C., Syvitski J.P.M., Vidas D., Wagreich M., Wing S., Williams M. 2017. *Making the case for a formal Anthropocene Epoch: an analysis of ongoing critiques*. nos 50:205–226. doi: 10.1127/nos/2017/0385

Zingg S., Arlettaz R., Schaub M. 2010. *Nestbox design influences territory occupancy and reproduction in a declining, secondary cavity-breeding bird*. Ardea 98:67–75.

Table des illustrations

Figure 1 : Changements environnementaux à long terme d'origine anthropique. Repris de Ruddiman et al. (2015). Traduction des principaux éléments de gauche à droite : Megaufauna extinction : Extinction de la mégafaune ; Crop and livestock domestication : Domestication des plantes et du bétail ; Spread of agriculture : développement de l'agriculture ; Forest clearance : déforestation ; Soil erosion : Erosion du sol ; Atm : Atmosphère ; Industrial Era : Aire industrielle ; Bomb tests : tests de la bombe nucléaire ; Ocean acidification : Acidification des océans ; Mass extinction : Extinction de masse ; Years ago : années passées ; Future : futur. 2

Figure 2 : Evolution des gaz à effet de serre, des halocarbones d'origine anthropiques, du plutonium et du carbone 14 atmosphériques entre 1860 et 2010. Repris de Zalasiewicz et al. (2017). RF_{GHG} *– Forçage radiatif, PBq – petabecquerel, Fm – Fraction moderne. Le pic de plutonium et de carbone 14 dans l'atmosphère au début des années 1960 pourrait marquer le début de l'anthropocène.* 3

Figure 3 : Evolution de l'indice Planète vivante de 1970 à 2014. L'abondance moyenne de 16704 populations représentant 4005 espèces suivies dans le monde a diminué de 60%. La ligne blanche montre la valeur de l'indice et les zones vertes montrent l'intervalle de confiance à 95% autour de cette valeur. Repris de (WWF 2018). 4

Figure 4 : Trois projections de l'évolution possible du nombre d'extinctions d'espèces en conséquence de la déforestation. La courbe (a) en noir se base sur les estimations d'extinctions en 2000, sans considérer les points chauds de biodiversité, et avec un rythme de déforestation constant. La courbe (b) en rouge simule l'évolution du nombre d'extinctions si les points chauds actuellement protégés sont épargnés par la déforestation. La courbe (c) en bleu simule cette évolution si tous les points chauds de biodiversité sont protégés de la déforestation. Repris de Pimm et Raven (2000). 5

Figure 5 : Principaux outils législatifs existants contribuant à la protection de la biodiversité. Repris et modifié à partir de Gustafsson (1998)..... 9

Figure 6 : Pourcentage de publications au sein de Web of Science utilisant le mot « restoration », des années 1970 aux années 2000. Repris de Young et al. (2005). 11

Figure 7 : Modèle conceptuel de la dégradation et de la restauration d'un écosystème. Issu de Parcs Canada et al. (2008)...... 12

Figure 8 : Le rôle de la compensation pour atteindre l'absence de perte nette de biodiversité. Les impacts anticipés du projet sur la biodiversité sont représentés en marron (Anticipated impacts). La première étape (de gauche à droite) est de réduire ces impacts en les évitant. Ces impacts évités sont figurés en jaune (Avoided impacts). Les impacts résiduels (Residual impacts), en rouge, sont alors réduits par des mesures de réduction des impacts, en bleu (Minimize). La compensation des impacts (Impact offset), en vert, vise alors à restaurer au moins autant de biodiversité que les impacts résiduels réels en détruiront, et ce afin de ne pas perdre de biodiversité globalement à l'issue du projet (pas de perte nette : No net loss). Issu de Kiesecker et al. (2009) 14

Figure 9 : Equivalences nécessaires entre impact sur l'environnement et compensation à deux niveaux pour atteindre l'absence de perte nette de biodiversité dans les projets de compensation écologique. Le site choisi pour la compensation doit idéalement être équivalent au site impacté par les aménagements à l'issu de l'aménagement, en termes d'unité de biodiversité. L'objectif de la compensation est d'avoir, à l'issue de la compensation, des unités de biodiversités équivalentes à celles du site aménagé avant le début des travaux. Issu de Weisgerber et al. (Weissgerber et al. 2019). 17

Figure 10 : Représentation graphique du lien entre valeur sélective des individus et préférence pour une option comportementale. Repris de Robertson et al. (2013). L'ovale bleu foncé représente des comportements adaptatifs attendus, autours d'une ligne en pointillés qui représente une réponse « optimale ». Le rond bleu clair représente de nouvelles combinaisons possibles entre préférence et valeur sélective associées aux situations nouvelles liées par exemple à la modification de l'habitat. Les pièges écologiques se produisent lorsque les animaux montrent une forte préférence pour des situations associées à une faible valeur sélective. A l'inverse, les situations favorables à la valeur sélective qui ne sont pas sélectionnées par les individus sont des ressources sous-évaluées. Les pièges sont définis relativement à une autre option de l'environnement, en général l'habitat naturel présent. « Attraction » désigne des pièges résultant d'une préférence accrue pour des options de faible valeur sélective. « Degradation » désigne des pièges créés par une baisse de la valeur sélective associée à l'option sans modification de la préférence. « Combinaton » désigne des pièges qui impliquent à la fois attraction et dégradation simultanément. 21

Figure 11 : Différents types de nichoirs bénéficiant à différentes espèces cavicoles (A) Mésange bleue Cyanistes caerulescens *©Villy Fink Isaksen ; (B) Petit-duc maculé* Megascops asio *©FWC ; (C) Rollier d'Europe* Coracias garrulus *©A Rocha France*..... 26

Figure 12 : Sites artificiels utilisés pour favoriser la nidification de laridés coloniaux. (A) Îlot artificiel construit pour la nidification de la Sterne caspienne Sterna caspia à Crump Lake, Oregon, USA. ©Oregon State University. (B): Colonie de sternes caspiennes sur l'îlot A. ©Oregon State

University. (C) Radeau flottant construit pour la nidification des sternes au Nord de Liverpool, GB. ©Mike Pennington. 27

Figure 13 : Plateformes et terriers artificiels utilisés pour la nidification des oiseaux. (A) Plateforme artificielle construite pour la nidification de la Cigogne blanche Ciconia ciconia. ©www.walpaperflare.com. (B): Plateforme artificielle construite pour la nidification du Balbuzard pêcheur Pandion haliaetus à Alum Creek, Columbus, Ohio, USA. ©Jim Martin. (C) Terrier artificiel construit pour la nidification de la Chevêche des terriers Athene cunicularia, USA. ©Georges Gentry. 28

Figure 14 : Différents types de gîtes à chiroptères (a) cylindrique en béton de bois ©M J Richardson ©Lalupa ; (b) plat en bois fixé sur un support en hauteur ; (c) bâtiment dédié ©Larry D. Moore 29

Figure 15 : Différentes constructions en faveur des reptiles et des amphibiens ; (a) Gîte à Lézard ocellé Timon lepidus en Crau ©A Rocha France ; (b) Hibernaculum ©www.conservationandaccess.co.uk ; (c) Mare artificielle ©www.boyslife.org 30

Figure 16 : Modèle conceptuel d'évaluation des dispositifs artificiels par le test de l'hypothèse écologique 40

Figure 17 : Rollier d'Europe en vol. ©Peter Harris 43

Figure 18 : Espèces de mouettes et de goélands coloniaux se reproduisant dans le Sud de la France. (a) Colonie de Goélands railleurs Chroicocephalus genei ©El Golli Mohamed; (b) Mouette mélanocéphale Ichthyaetus melanocephalus ©Michel wal ; (c) Mouette rieuse et son poussin Chroicocephalus ridibundus ©Alexiyas 49

Figure 19 : (a) Couple de Sternes naines Sternula albifrons ©Augustin Povedano ; (b) Sterne pierregarin Sterna hirundo ©Charles J Sharp 50

Figure 20 : (a) Sternes hansel Gelochelidon nilotica©Eric Kershner ; (b) Sterne caugek Thalasseus sandvicensis et son jeune ©Mickaël Dia 52

Figure 21 : Lézard ocellé mâle équipé d'une balise GPS fixée sur la ceinture pelvienne. NB : après plusieurs tests, il apparait que l'usage de panneaux solaires et de câble téléphoniques ne sont pas à recommander. ©Thomas altherr 182

Figure 22 : *Probabilité d'activité du Lézard ocellé en fonction de (a) l'heure et (b) le type de gîte principal utilisé (artificiel ou naturel). En (a), les bornes de l'intervalle de confiance (95%) sont*

représentés par les lignes en pointillées. En (b) le point figure l'estimation pour le type de gîte et les lignes noires représentent l'intervalle de confiance (95%). 183

Figure 23 : Eléments de l'écologie des espèces ciblées par les dispositifs artificiels dont la connaissance est nécessaire pour une bonne conception et pour l'évaluation des dispositifs. Seuls les compartiments les plus à même d'intervenir dans la conception et l'évaluation des dispositifs sont présentés. Les menaces considérées sont celles extérieures au système espèce – habitat et qui influent directement sur les caractéristiques physiques de l'habitat naturel ou sur les espèces (actions anthropiques directes, changements climatiques, espèces invasives, etc.). 186

Figure 24 : Exemple d'arbre de décision pour la mise en place de dispositifs artificiels visant à compléter ou se substituer à l'habitat naturel d'une espèce ciblée. 192

Figure 25 : *Cavité naturelle utilisée par un couple de Rollier d'Europe pour leur nidification, située dans un platane le long du Canal du Midi. ©Gabriel Caucal* 193

Figure 26 *: Gîte artificiel mis en place sur les Costières de Nîmes pour la conservation du Lézard ocellé. N.B. : verser de la terre sur le haut et plus de 50% du gîte s'est révélé être une erreur de conception puisque la terre colmate rapidement tout interstice existant entre les blocs de roche après les premières pluies, diminuant de fait les chances de colonisation et d'utilisation par le Lézard ocellé.©Thomas Altherr* 196

Figure 27 : Probabilité de présence moyenne du Lézard ocellé en fonction du type de carré (Tests de Wald réalisés sur les intervalles de confiance à 95%, χ^2=24.101 p = 9,14e-07). Les barres verticales représentent les intervalles de confiance. Les lettres c et d représentent la significativité des différences observées. 197

Figure 28 : Cycle des principales étapes de la gestion adaptative. La flèche en pointillés indique la phase itérative du cycle entre ajustement et suivi (d'après Williams et al. (2009; 2014)) 201

Figure 29 : *Lézard ocellé en thermorégulation sur un bloc de pierre. ©Thomas Altherr* 203

Figure 30 : Cycle de la conception adaptative des dispositifs artificiels montrant des boucles pour les interactions nécessaires avec les connaissances sur l'écologie de l'espèce ciblée, son habitat naturel et les menaces pesant sur elle. Les boucles A et B sont détaillées dans les figures 31 et 32, respectivement. Adapté de Gillson et al. (2019). 209

Figure 31 : Détail de la boucle A de la figure 6, montrant comment la connaissance sur l'écologie de l'espèce ciblée, de son habitat naturel et des menaces extérieures peut informer la conception des

dispositifs artificiels. Dans le détail, la conception des dispositifs est aussi contrainte par des éléments socio-économiques extérieurs, et notamment le budget alloué à l'aménagement, qui va nécessairement contraindre, à minima, le design et la quantité de dispositifs mis en place. 210

Figure 32 : Détail de la boucle B de la figure 6, montrant comment l'évaluation des dispositifs par le test de l'hypothèse de piège écologique (menant à 4 conclusions possibles : Succès du dispositif, Echec du dispositif, Création de piège écologique, Création de ressource sous-évaluée), peut contribuer non seulement à ajuster leur conception, mais aussi à la production de la connaissance sur l'écologie de l'espèce ciblée. 211

Table des annexes

ANNEXE A : Finch et al. (2019) Context-dependent conservation of the cavity-nesting European Roller

ANNEXE B : Annexes du Chapitre 5

ANNEXE A

Finch et al. (2019) Context-dependent conservation of the cavity-nesting European Roller

IBIS
BOU international journal of avian science
Ibis (2018) doi: 10.1111/ibi.12650

Context-dependent conservation of the cavity-nesting European Roller

TOM FINCH,[1†*] CLAIRE BRANSTON,[1§] HARRIET CLEWLOW,[1¶] JAMIE DUNNING,[2] ALDINA M. A. FRANCO,[3] EDMUNDS RAČINSKIS,[4] TIMOTHÉE SCHWARTZ[5,6,7] & SIMON J. BUTLER[1]

[1]*School of Biological Sciences, University of East Anglia, Norwich NR4 7TJ, UK*
[2]*School of Life Sciences, University of Nottingham, Nottingham NG7 2RD, UK*
[3]*School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich NR4 7TJ, UK*
[4]*Latvian Ornithological Society, Skolas iela 3, Riga, LV-1010, Latvia*
[5]*A Rocha France, 233 route de Coste Basse, 13200, Arles, France*
[6]*Institut de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200, Arles, France*
[7]*PSL Research University, CEFE UMR 5175, CNRS, EPHE, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, 1919 route de Mende, 34293, Montpellier, France*

To maximize the effectiveness of conservation interventions, it is crucial to have an understanding of how intraspecific variation determines the relative importance of potential limiting factors. For bird populations, limiting factors include nest-site availability and foraging resources, with the former often addressed through the provision of artificial nestboxes. However, the effectiveness of artificial nestboxes depends on the relative importance of nest-site vs. foraging resource limitations. Here, we investigate factors driving variation in breeding density, nestbox occupation and productivity in two contrasting study populations of the European Roller *Coracias garrulus*, an obligate cavity-nesting insectivorous bird. Breeding density was more than four times higher at the French study site than at the Latvian site, and there was a positive correlation between breeding density (at the 1-km^2 scale) and nest-site availability in France, whereas there was a positive correlation between breeding density and foraging resource availability in Latvia. Similarly, the probability of a nestbox being occupied increased with predicted foraging resource availability in Latvia but not in France. We detected no positive effect of foraging resource availability on productivity at either site, with most variation in breeding success driven by temporal effects: a seasonal decline in France and strong interannual fluctuations in Latvia. Our results indicate that the factors limiting local breeding density can vary across a species' range, resulting in different conservation priorities. Nestbox provisioning is a sufficient short-term conservation solution at our French study site, where foraging resources are typically abundant, but in Latvia the restoration of foraging habitat may be more important.

Keywords: foraging resource limitation, France, intraspecific variation, Latvia, nest-site limitation.

Conservation actions tend to focus on manipulating breeding season processes because these are generally the easiest to control, especially for migratory populations which often disperse over distant and disparate non-breeding sites (Finch *et al.* 2017). Understanding the factors which limit the breeding density or productivity of threatened species is therefore often crucial for their

†Present address: RSPB Centre for Conservation Science, The Lodge, Sandy SG19 2DL, UK.
§Present address: Conservation Ecology Group, Department of Biosciences, Durham University, Durham DH1 3LE, UK.
¶Present address: British Antarctic Survey, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, UK.

*Corresponding author.
Email: tom.finch21@gmail.com
Twitter : @tomfinch89

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.
This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

conservation. Breeding birds are generally limited by the availability of nesting and/or foraging resources (Burke & Nol 1998, Cockle *et al.* 2010, Martin 2015, Vincenzi *et al.* 2015). Reductions in the availability of these resources have been implicated in recent population declines (Franco *et al.* 2005, Thorup *et al.* 2010, Aebischer & Ewald 2012) and efforts to augment them form a key part of many conservation efforts. For example, direct food supplementation is used for the conservation of many vulnerable and endangered species (e.g. Pink Pigeon *Nesoenas mayeri*, Edmunds *et al.* 2008; Stitchbird *Notiomystis cincta*, Ewen *et al.* 2015; European vultures, Moreno-Opo *et al.* 2015), and several European agri-environment schemes aim to increase the quantity and quality of foraging habitat for farmland species of conservation concern (e.g. Cirl Bunting *Emberiza cirlus*, Peach *et al.* 2001; Grey Partridge *Perdix perdix*, Ewald *et al.* 2010; Corn Bunting *Emberiza calandra*, Perkins *et al.* 2011; European Roller *Coracias garrulus* Catry *et al.* 2017). For obligate cavity-nesting species, artificial nestboxes are frequently prescribed where changes in land management have reduced the availability of natural nesting resources (e.g. Echo Parakeet *Psittacula eques*, Tatayah *et al.* 2007; Eurasian Hoopoe *Upupa epops*, Arlettaz *et al.* 2010; Eurasian Wryneck *Jynx torquilla*, Zingg *et al.* 2010). Nestboxes also facilitate monitoring, and may allow competitors or predators to be excluded (Bailey & Bonter 2017).

Conservation interventions are sometimes implemented without an assessment of their necessity or of the likelihood of negative outcomes (Sutherland *et al.* 2004). Supplementary feeding can reduce breeding success at the population level (Plummer *et al.* 2013) and may attract generalist nest predators (Hanmer *et al.* 2017), and artificial nestboxes may present an 'ecological trap' if they attract breeders to suboptimal sites (Klein *et al.* 2007, Bragin *et al.* 2017) or places which could become less suitable under environmental change (Catry *et al.* 2015). Measures that increase the availability of foraging resources will be ineffective in situations where nest-sites are limiting, and vice versa. An added complication is that anthropogenic threats (Olea & Mateo-Tomás 2014), habitat associations (Whittingham *et al.* 2007), population demography (Morrison *et al.* 2016), vulnerability to local extinction (Yackulic *et al.* 2011) and response to conservation interventions (Walker *et al.* 2018) can vary across a species' range, sometimes over relatively small spatial scales. This means that threats and solutions identified in one part of a species' range may not generalize across space (Whittingham *et al.* 2007), and uniform approaches to conservation will often be unsuccessful, or at least inefficient (Kay *et al.* 2016). Instead, to maximize the effectiveness of local conservation interventions, it is important to understand not only the mechanisms underlying resource limitation, but how these vary under different contexts. This requires the use of consistent monitoring across space, allowing explicit intraspecific comparisons. Such intensive multi-site studies are currently rare (Morris *et al.* 2001, but see e.g. Öst *et al.* 2016), with global inventories of threat typically generalizing within species (Birdlife International 2018) and conservation action plans often lacking detailed information on intraspecific variation (e.g. Kovacs *et al.* 2008).

The European Roller (hereafter, 'Roller') is an insectivorous, obligate secondary cavity-nesting bird, breeding in open habitats in warm, lowland regions of Eurasia (Cramp 1985). Rollers principally feed on large invertebrates (grasshoppers, bush-crickets, beetles), as well as small vertebrates and smaller insects (e.g. winged ants) opportunistically (Sosnowski & Chmielewski 1996, Avilés & Parejo 2002, Kiss *et al.* 2014). Their versatile foraging strategies include swallow-like aerial foraging, raptor-like quartering and warbler-like sally-gleaning, but they most often use a 'sit-and-wait' pounce strategy (Cramp 1985, Sosnowski & Chmielewski 1996, Catry *et al.* 2017). The Roller is declining in number and in range (Birdlife International 2015) and reductions in the availability of both food and nesting resources – driven primarily by the intensification of land management, but also land abandonment – have been implicated in this decline (Kovacs *et al.* 2008). Nestbox provisioning has been the primary conservation action, and we estimate there to be a minimum of 7500 nestboxes across Europe targeted specifically at Roller conservation (Appendix S1). In a recent synthesis of conservation evidence, however, the provisioning of artificial nests for Rollers was assessed as 'unknown effectiveness – limited evidence' (Sutherland *et al.* 2015). Nonetheless, nestbox schemes in Spain (Avilés & Sanchez 2000, Václav *et al.* 2011), France (Aleman & Laurens 2013), Hungary (Molnar 1998) and Serbia (Ružić *et al.* 2014) have apparently been successful, achieving high occupation rates and resulting in local

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

population increases. This suggests that nest-site limitation is potentially widespread across the species' range (Avilés *et al.* 2000), although the failure of other nestbox schemes, particularly towards the north of the range (e.g. Poland, Sosnowski & Chmielewski 1996; Estonia, Lüütsepp *et al.* 2011) suggests other factors may be limiting.

Here, we contrast the drivers of variation in breeding density and productivity for two nestbox schemes, one in France (a stable population, towards the centre of the species' core Mediterranean range) and one in Latvia (a relict population at the northern range limit). This represents the first explicit test of intraspecific variation in the factors limiting breeding density and productivity in this species. Based on 3 years of intensive monitoring of both schemes, we quantify spatial variation in foraging resource availability, and then describe variation in landscape-level breeding density, local-level nestbox occupation and nest-level productivity. Given the lower levels of primary and secondary productivity typical of higher latitudes (Gillman *et al.* 2015), we hypothesize that: (1) foraging resource availability, breeding density and productivity will be lower in Latvia than France; (2) breeding density will be limited by nesting resource availability in France but by foraging resource availability in Latvia; and (3) the effect of foraging resource availability on nestbox occupation and productivity will be stronger in Latvia than in France.

METHODS

Study sites

We collected data on Roller nest-site use, breeding productivity and foraging resource availability for 3 years (2013–2015) for two established nestbox schemes (Fig. 1). The French site (42.81°N, 2.94°E) lies to the north of the Plaine du Roussillon, occupying a gradient from dry vineyard-dominated landscape in the south to orchard- and meadow-dominated landscape on the edge of a brackish lagoon to the north-east. Some 2000 km to the northeast, the Latvian site (57.05°N, 24.47°E) is situated on an ancient sand dune system, where the well-drained soil supports dry Scot's Pine *Pinus sylvestris* forest, with a low understorey of moss, lichen and dwarf ericaceous shrubs, interspersed with patches of open heath and clear-cuts.

Both schemes use wooden nestboxes; the design varies slightly between and within schemes, with a typical internal volume of 0.016 m^3 and entrance hole diameter of 6 cm. The mean height (±sd) from ground to entrance was 3.9 ± 0.95 m in France and 5.1 ± 0.36 m in Latvia. In France, boxes were fixed either to trees (n = 13–14, mostly Black Poplar *Populus nigra*), or pylons (n = 52–58), whereas in Latvia they were all fixed to Scots Pine (n = 97–98). Figure 1 shows the spatial configuration of nestboxes, as well as the location of known natural cavities.

The French Roller population is thought to be increasing (Tron *et al.* 2008), with numbers in the Pyrénées-Orientales département growing substantially following the installation of approximately 150 nestboxes from 1997 onwards (Aleman & Laurens 2013). In contrast, the Roller is 'one of the most rapidly disappearing species' in Latvia (Kerus & Račinskis 2008), with our study site now holding almost all known breeding pairs in the country; the provisioning of approximately 150 nestboxes since 1999 is currently sustaining a population of 20–25 pairs (Račinskis & Mārdega 2011). Since the extirpation of Rollers as a breeding species in Estonia in 2011 (Lüütsepp *et al.* 2011), the relict Latvian population now represents the most northerly known European breeding population.

Foraging resource availability

We first produced a 5 × 5-m resolution land-use map of each study site (Figs S1 and S2). We manually digitized every land parcel (median size = 0.75 ha in France, 1.01 ha in Latvia) within 1 km of a nestbox in QGIS (QGIS Development Team 2015) with reference to aerial photography (BD ORTHO 50 cm, National Geography Institute (IGN); 1:10 000 Orthophotographic Maps, Latvian Geospatial Information Agency). The land-use of each parcel was classified in the field using the definitions in Tables S1 and S2, then converted to a 5 × 5-m raster using the raster R package (Hijmans 2016). Land-use in each parcel was confirmed each year of the study in France but, due to logistical constraints, only in 2014 in Latvia. Although land-use maps were available for only 1 year in Latvia, temporal changes in land-use have been relatively minor at this study site. The only major interannual change arises through clear-felling which, based on the area and

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

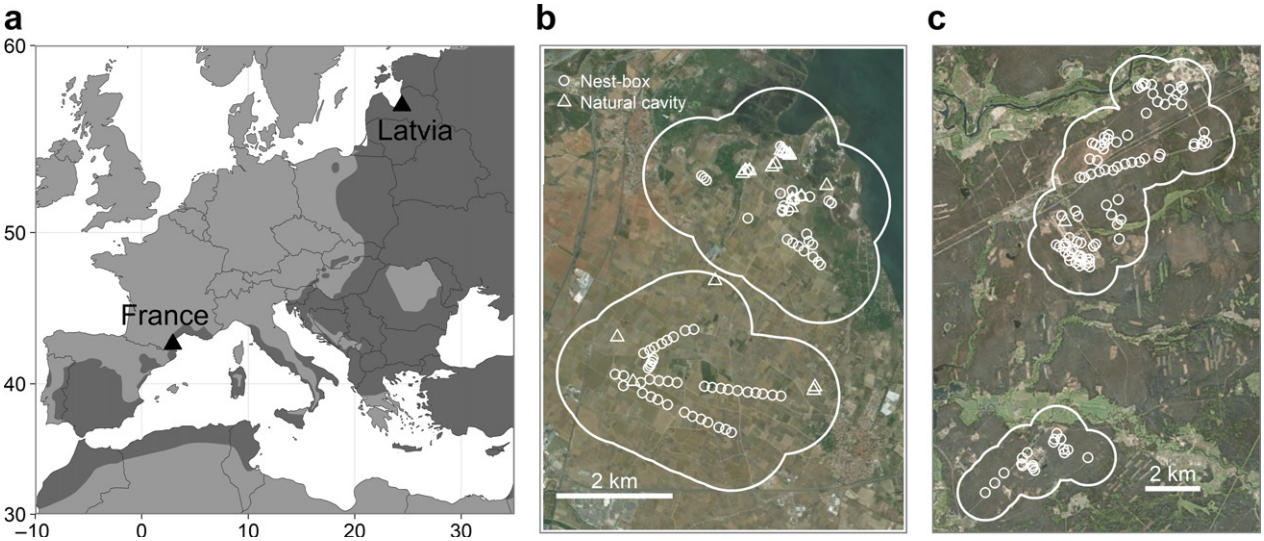


Figure 1. Study sites across Europe. (a) Location of study sites in France and Latvia, with the Roller breeding distribution (Birdlife International & NatureServe 2013) illustrated by the dark grey shading. Detail of (b) French (2015) and (c) Latvian (2014) study sites. Circular points are nestboxes (n = 72 in France, 98 in Latvia), triangles are natural cavities (n = 24 in France, 1 in Latvia), and the white outline shows the 1-km buffer around all nestbox locations.

approximate age of clear-cuts recorded in 2014, we estimate has affected < 1% of the total study area annually.

The Roller is typically a sit-and-wait, 'pounce' hunter. To mimic broadly the hunting method of the Roller, we used visual transects to quantify the availability of large terrestrial insect prey. We randomly selected 48 (France) and 44 (Latvia) land parcels from a starting pool of all parcels within 250 m of a nestbox, corresponding approximately to the Roller's core foraging range (Avilés & Costillo 1998, Bouvier *et al.* 2014, Catry *et al.* 2017). Surveys were limited to the four main land-use types at each study site to ensure sufficient independent replications: in France, *vine*, *fallow*, *orchard* and *hay meadow*, which covered 81% of the total area within 250 m of all nestboxes in 2014, and in Latvia, *pine forest*, *clear-cut*, *heath* and *sand*, which covered 80% of the total area within 250 m of all nestboxes in 2014. We stratified this selection process according to the approximate proportional cover of each land-use type, with more transects allocated to the most widespread land-uses, while ensuring a minimum of two transects per land-use type (Table S3). Each 40-m transect started at a random distance (> 40 m) along a randomly selected parcel edge. Each transect was walked perpendicular to the parcel edge at a constant slow pace of approximately 0.3 m/s. A 1.5-m-wide strip was surveyed for large (> 10 mm) terrestrial insects in the orders Coleoptera (beetles), Orthoptera (grasshoppers and bush-crickets), Hemiptera (true bugs, including cicadas) and Mantoidea (mantises), which make up the majority of the Roller's diet (Cramp 1985, Sosnowski & Chmielewski 1996, Avilés & Parejo 2002). Insects were identified, generally to family level, but sometimes to order or genus, then classed into 10-mm bins. Transects were repeated once every 2 weeks throughout the breeding season in Latvia (2014) and France (2015). These counts were then converted into summed per-transect per-visit biomass estimates, using the taxon-specific relationship between body length and ash-free dry weight detailed in Table S4 and Appendix S2. Additional invertebrate surveys using the same methodology were carried out in France in 2014, but over a slightly different time period and by a different observer.

To generate predicted insect biomass in different land-use types across the season, and due to the zero-inflated, non-integer data structure, we used a two-part hurdle model. The first part predicted the probability of recording an insect during a transect (using a generalized linear mixed model (GLMM) with binomial error structure and logit link; 'binomial model'), and the second part predicted the biomass of recorded insects given that

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

one or more had been recorded during a transect (GLMM with gamma error structure and log link; 'gamma model'). Both model parts were fitted using the R package lme4 (Bates *et al.* 2015) with a random intercept of transect identity to account for the pseudo-replication arising from repeating the same transects through the season. We modelled the fixed effect of land-use type, as well as calendar date and its quadratic effect (both scaled and centred). In France we also included the interaction between land-use and calendar date. However, due to low invertebrate numbers recorded in Latvia, models including the interaction term failed to converge. To identify the best-performing predictive model of insect biomass, candidate models using all combinations of predictor variables were fitted and compared according to corrected Akaike information criterion (AICc) values using the R package MuMIn (Barton 2016). Predictions were model-averaged over the set of 'top' models with ΔAICc < 4 using the 'full' method, in which absent variables are set to zero rather than excluded (Burnham & Anderson 2002).

By multiplying the predictions of the two parts of the hurdle model (i.e. weighting predicted biomass by the probability of observing an insect), we obtained predictions of insect biomass in each land-use type over the course of the season. For rarer land-uses in which insect surveys were not conducted, we assigned insect biomass as detailed in Tables S1 and S2. Briefly, we assume that open water, built-up land and bare ground provide no foraging resources (key prey groups are generally absent from bare ground because of the lack of vegetation). In France, we treated grassy land-uses (wheat and wet grass) as hay meadow, and abandoned or fallow orchard as fallow; all other land-uses (covering just 5.4% of the area within 250 m of all nestboxes) were set to the mean of surveyed land-uses. In Latvia, we treated all forested land-uses as pine forest; all other land-uses (covering just 2.8% of the area within 250 m of all nestboxes) were set to the mean of surveyed land-uses.

Land-use-specific values were then mapped onto the 5 × 5-m land-use raster for two time windows; the 7-day period starting 23 May, corresponding to the pre-egg-laying period (approximately 1 week prior to the median first egg date), and the 7-day period starting 27 June, corresponding to the 'chick-rearing period' (approximately 1 week after the median hatching date). Predicted insect biomass (summed at the nest-level across a 250-m buffer) in the preceding and following 7-day periods was strongly correlated in France ($r_{72} > 0.84$, $P < 0.001$), and in Latvia predicted insect biomass was strongly correlated among all 7-day periods ($r_{95} > 0.99$, $P < 0.001$).

As intensive insect surveys were only conducted in 1 year at each site, subsequent analyses assume that these relative differences in insect biomass between land-use types change little from year to year. Comparison of 2015 French survey data with pilot data collected in 2014 supports this assumption (Fig. S3), although absolute biomass was lower in 2015, perhaps due to observer differences and an earlier survey window. Despite slight inter-annual differences in relative insect biomass among land-uses, when aggregated to the 1-km-square level, predicted relative insect biomass was similar when based on 2014 or 2015 survey data (Fig. S4). In both years, biomass in France was substantially higher than in Latvia in 2014.

Nest monitoring

Potential Roller nest-sites (both artificial nestboxes and suitable cavities in trees and buildings) were monitored throughout the 2013–2015 breeding seasons in France and Latvia (Table S5). Although an intensive search of suitable natural cavities was beyond the scope of this study, Roller nests were found in Iberian Green Woodpecker *Picus sharpei* nest hollows, decaying tree hollows and rural buildings in France, and Black Woodpecker *Dryocopus martius* nest hollows in Latvia. Nest contents were observed either directly or with an inspection camera (Rigid CA-100 with 360-cm extension) attached to a telescopic pole.

We categorized nest-sites as 'Roller' (Roller eggs or nestlings observed during a season), 'empty' (no eggs or nestlings of any species observed during a season) or 'competitor' (eggs or nestlings of another bird species observed during a season, most commonly Western Jackdaw *Coloeus monedula* or Little Owl *Athene noctua* in France, and Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus*, Eurasian Hoopoe or Great Tit *Parus major* in Latvia), and recorded parameters relating to the circumstances, timing and success of breeding (Table S6). Note that the 'Roller' and 'competitor' categories are not mutually exclusive; some nests were occupied by a competitor followed by a Roller (in that order, without exception).

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

Analysis: landscape-level breeding density

To compare the relative importance of nest-site and food availability in predicting landscape-level breeding density, we divided each site into a regular 1000-m grid (following UTM gridlines) and calculated for each square, or 'landscape': (1) the number of nestboxes, as a measure of nest-site availability; (2) the mean predicted insect biomass during the chick-rearing period, as a measure of foraging resource availability; and (3) the number of Roller breeding attempts in nestboxes (but not natural cavities), as a measure of breeding density. In France, 12 squares contained nestboxes in 2013 and 2014, and 13 squares in 2015. In Latvia there were 24 squares in all years.

We compared five nested models designed to test our hypothesis that the effects of nestbox density and foraging resource availability on breeding density should differ between the two countries, controlling for interannual variation. All models were GLMMs (with Poisson error structure and log link) with Roller nest density as the dependent variable and a random intercept grouping each unique grid cell (surveyed in multiple years). Independent variables were either: (1) the four-way interaction of nestbox density, foraging resource availability (both scaled and centred separately for each country), year (a three-level factor) and country (a two-level factor); (2) the three-way interaction of nestbox density, foraging resource availability and country; (3) the two-way interactions between nestbox density and country and foraging resource availability and country; (4) the additive effects of nestbox density and foraging resource availability; or (5) an intercept-only model (Table 1). These competing models were ranked according to AICc and, for the purposes of plotting fitted relationships (Fig. 4), we averaged model predictions over the set of models with ΔAICc < 4 (Burnham & Anderson 2002).

We also tested the sensitivity of this analysis to grid size (comparing 500- and 1000-m grids) and placement (comparing 500 random origin coordinates) by fitting two Poisson GLMMs for each resolution, origin and country, with either nestbox density or foraging resource availability as the independent variable and a random intercept grouping each grid cell.

Table 1. Model selection for landscape-scale breeding density analysis.

Model (n = 109)	k	AICc	Δ_i	w_i
Nestbox density × Country + Foraging resource availability × Country	6	230.9	0.00	0.84
Nestbox density × Foraging resource availability × Country	8	234.2	3.32	0.16

Five competing models are ranked in order of AICc. k = number of parameters, Δ_i = difference in AICc between ith model and 'best' model, w_i = Akaike model weight. Parameter estimates are not shown. Only models with $\Delta_i < 4$ are shown, although w_i is calculated across all models.

Analysis: local-level nest-site selection

To test whether Rollers selected nestboxes based on the availability of surrounding foraging resources, we calculated mean predicted prey biomass within 250 m of each nestbox based on land-use in the appropriate year for the pre-laying and chick-rearing periods. We also calculated the distance to the next-nearest known Roller nest (including those in natural cavities) based on occupancy patterns in the appropriate year. Additionally, to test whether Rollers avoided the approximately 12% of French nestboxes with missing lids (through disrepair), we generated a two-level factor describing whether the lid was present (1) or absent (0).

We constructed GLMMs (with binomial error structure and logit link) separately for France and Latvia, because we include slightly different independent variables in each country (see below). Nestboxes which were empty but checked only once during a season were excluded, as were nestboxes occupied by competitors but not Rollers. The dependent variable was a binary outcome distinguishing whether, in a particular year, a nest was occupied by a Roller (1) or was empty (0). For France, the model included predicted prey biomass for laying- and chick-rearing periods, distance to nearest neighbour and lid presence/absence. There was no variation in nestbox condition in Latvia, so lid presence/absence was not considered in the model. Furthermore, due to strong correlations between predicted prey biomass for laying- and chick-rearing periods ($r_{95} > 0.99$, $P < 0.001$) in Latvia, only the latter was included in this model. A random intercept grouping nests into 1-km grid cells was included to account for spatial

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

non-independence, and continuous variables were centred and scaled. As above, we ranked several competing models (testing all combinations of additive effects as well as an intercept-only model, Table 2) according to AICc, with the expectation that models including the effect of foraging resource availability would receive more support in Latvia than in France.

This modelling approach assumed that only empty nestboxes were available to Rollers. We repeated these analyses under the alternative assumption that competitor nests were also available to Rollers, with the binary variable distinguishing Roller (1) from empty or competitor (0) nestboxes (Table S9).

Analysis: reproductive parameters

To compare differences between France and Latvia across all years in the mean number of eggs (excluding clutches which were possibly incomplete at the time of failure, assuming a 2-day laying interval), hatchlings and fledglings, we used a generalized linear model (with Poisson error structure and log link) with the single fixed effect of country. In France, there were four apparent instances of repeat laying following the failure of a previous breeding attempt. We excluded the initial failures from analysis, but because we cannot be certain that these consecutive attempts involved the same individual birds, our measures should be interpreted as number of eggs per cavity, rather than per pair. Equivalently, 'breeding density' measures occupied cavity density rather than breeding pair density; it is not possible to rule out the possibility of two pairs using the same cavity in the same year.

We then tested whether fecundity (clutch size) and success (fledglings per egg) varied according to surrounding foraging resource availability. As above, we constructed separate models for each country. Variation in the number of eggs per cavity (excluding nests which had incomplete clutches at the time of failure) was modelled using a Poisson error structure with log link, and variation in fledglings per egg (excluding nests which were discovered after hatching) was modelled using a binomial error structure with logit link. Data from nestboxes and natural cavities were combined over 2013–2015. Fixed effects were year (a factor), lay date, nearest-neighbour distance and predicted prey biomass (for the pre-egg-laying period for the clutch size model, and both pre-egg-laying and chick-rearing period for the breeding success model in France, and the chick-rearing period only for the breeding success model in Latvia), with a random intercept grouping nests into regular 1-km grid cells. As above, continuous variables were scaled and centred, and we compared several competing models using AICc, fitting combinations of spatial (nearest-neighbour distance and/or prey biomass) and temporal predictors (year and lay date), as well as an intercept-only model (Tables 3 and 4), with the expectation that models including the effect of foraging resource availability would receive more support in Latvia than in France. For the purposes of plotting fitted relationships (Fig. 5), predictions were averaged across the set of models with ΔAICc < 4.

Table 2. Model selection for nestbox occupation (Roller–empty model).

	Neighbour distance	Nestbox condition	Foraging resource availability (laying)	Foraging resource availability (chick-rearing)	k	AICc	Δ_i	w_i
France (n = 148)	0.622*	●*	○	0.554	5	166.8	0.00	0.296
	0.798*	●*	0.536	0.585	6	166.9	0.03	0.292
	0.842*	●*	0.606	○	5	168.2	1.38	0.148
	0.674*	●*	○	○	4	168.4	1.61	0.132
	○	●*	○	0.595*	4	169.6	2.77	0.074
Latvia (n = 206)	−0.462			0.473*	4	185.1	0.00	0.403
	○			0.559*	3	185.2	0.12	0.380
	−0.583			○	3	187.2	2.15	0.138
	○			○	2	188.3	3.23	0.080

● = categorical factor present; ○ = continuous variable or categorical factor absent from model; k = number of parameters in model; Δ_i = difference in AICc between ith model and 'best' model; w_i = Akaike model weight. Intercept, although not shown, is present in all models. Parameter estimates marked with * have 95% confidence intervals which do not overlap 0. Parameter estimates are not shown for categorical factors. Only models with $\Delta_i < 4$ are shown, although w_i is calculated across all models.

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

For all analyses we tested for spatial autocorrelation by calculating Moran's *I* on raw residuals (from the best performing model across each analysis) at a range of different spatial lag distances, using the Moran.I function in the ape package in R (Paradis *et al.* 2004).

RESULTS

Foraging resource availability

Insect biomass varied substantially between countries, land-use types and across the course of the breeding season (Fig. 2). Most striking were the differences in biomass between France (mean ± se biomass per transect = 0.25 ± 0.025 g) and Latvia (0.05 ± 0.006 g), indicating a fundamental disparity in the availability of large terrestrial insects.

There was strong support for the fixed effect of land-use in both the binomial and gamma models in France (Table S7), but only in the binomial model in Latvia (Table S8). In France, insect biomass was more than twice as high in hay meadow and fallow than in orchard and vine, and in Latvia, insect biomass was substantially higher in open (sunny) habitats (clear-cut, heath and sand) than in pine forest (Fig. 2).

Temporal patterns were more complex, but there was a general increase in insect biomass across the season with a peak in late June (corresponding approximately to the start of the chick-rearing period), except in hay meadows in France, which saw a decline in biomass after harvesting in early June (Fig. 2). Towards the end of the breeding season, insect biomass declined in most land-use types.

Landscape-level breeding density

Despite the density of nestboxes being similar between sites (France: mean ± se = 5.4 ± 0.66/km^2, range 1–17; Latvia: 4.0 ± 0.38/km^2, range 1–15), the mean density of Roller-occupied nestboxes was more than four times higher in France (2.2 ± 0.43 pairs/km^2, range 0–11) than in Latvia (0.5 ± 0.09 pairs/km^2, range 0–3).

The importance of nestbox density and foraging resource availability in predicting variation in landscape-level breeding density varied strongly between countries, with strong support for interaction terms (Table 1). Breeding density was strongly positively related to nestbox availability in France but not in Latvia (Fig. 3a,c); conversely, it was strongly positively related to foraging resource availability in Latvia but not in France (Fig. 3b,d).

These patterns were insensitive to the resolution and placement of the grid used to calculate density (Fig. S5). In France, the relationship between nestbox density and breeding density was positive (lower 95% confidence bound > 0) for 100% of 500 random origin points at both grid sizes, whereas the effect of foraging resource availability was positive for only 1 and 20% of random origin points at 500- and 1000-m grid sizes, respectively. In Latvia, the effect of foraging resource availability was positive for 96 and 75% of random origin points, whereas the effect of nestbox density was positive for only 6 and 24% of random origin points at 500- and 1000-m grid sizes, respectively.

Table 3. Model selection for clutch size.

	Neighbour distance	Foraging resource availability (laying)	Year	Lay date	k	AICc	Δ_i	w_i
France (n = 87)	○	○	○	○	2	317.4	0.00	0.363
	○	0.064	○	○	3	317.9	0.47	0.286
	−0.020	○	○	○	3	319.4	2.00	0.133
	−0.018	0.064	○	○	4	319.9	2.54	0.102
Latvia (n = 39)	○	○	○	○	2	136.7	0.00	0.540
	○	0.043	○	○	3	138.8	2.06	0.193
	0.021	○	○	○	3	139.0	2.28	0.172

● = categorical factor present; ○ = continuous variable or categorical factor absent from model; k = number of parameters in model; Δ_i = difference in AICc between ith model and 'best' model; w_i = Akaike model weight. Intercept, although not shown, is present in all models. Parameter estimates are not shown for categorical factors. Only models with $\Delta_i < 4$ are shown, although w_i is calculated across all models.

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

Table 4. Model selection for breeding success.

	Neighbour distance	Foraging resource availability (laying)	Foraging resource availability (chick-rearing)	Year	Lay date	k	AICc	Δ_i	w_i
France (n = 79)	○	0.180	−0.648*	●*	−0.508*	7	299.7	0.00	0.756
	−0.004	0.181	−0.647*	●*	−0.508*	8	302.1	2.48	0.219
Latvia (n = 39)	○		○	●*	0.390	5	110.1	0.00	0.484
	○		−0.296	●*	0.331	6	111.4	1.28	0.256
	−0.191		○	●*	0.407	6	112.3	2.18	0.163
	−0.256		−0.341	●*	0.344	7	113.3	3.21	0.097

● = categorical factor present; ○ = continuous variable or categorical factor absent from model; k = number of parameters in model; Δ_i = difference in AICc between ith model and 'best' model; w_i = Akaike model weight. Intercept, although not shown, is present in all models. Parameter estimates marked with * have 95% confidence intervals which do not overlap 0. Parameter estimates are not shown for categorical factors. Only models with $\Delta_i < 4$ are shown, although w_i is calculated across all models.

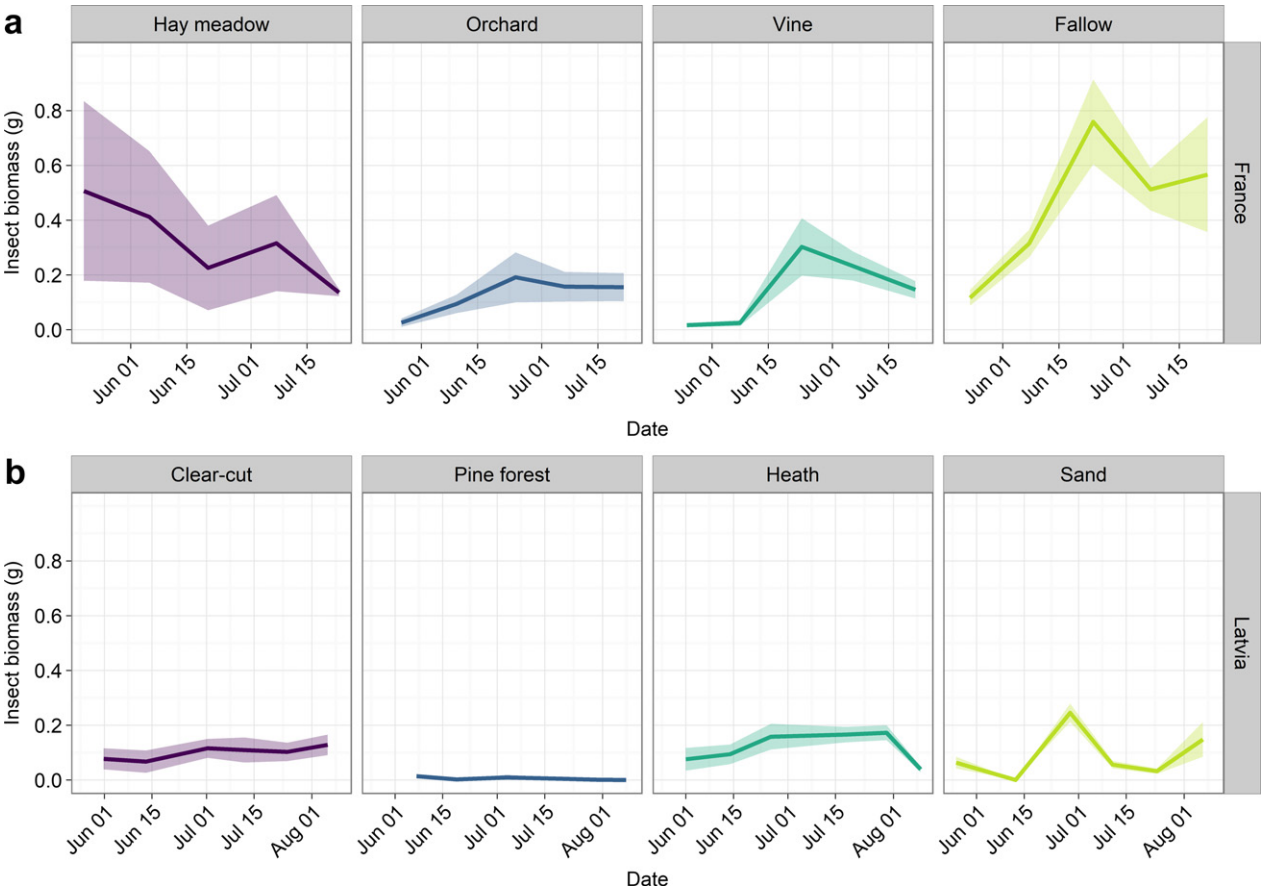


Figure 2. Insect biomass (g per transect) as a function of calendar date and land-use in (a) France and (b) Latvia. Lines show mean observed biomass per transect ±se.

Nestbox occupation

Consistent with differences in nestbox density relative to landscape-level breeding density, nestbox occupation rates were much higher in France than in Latvia; on average, Roller breeding attempts were recorded in 42% of nestboxes in France but in only 13% in Latvia. In France, only 21% of nestboxes were empty – the remainder being occupied by other avian species – compared with 58% in Latvia.

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

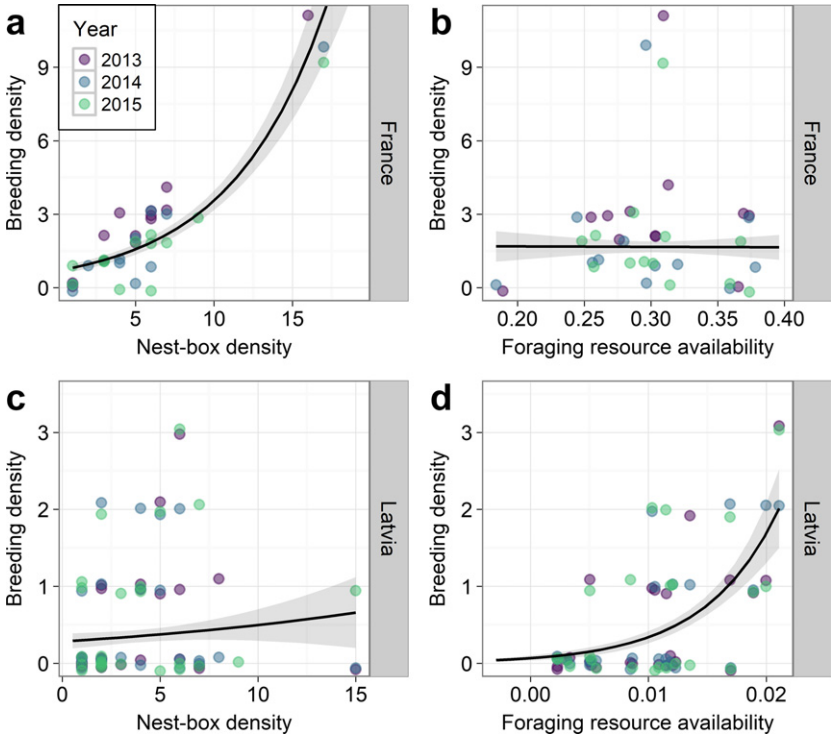


Figure 3. Local breeding density correlates with nestbox density in France (a) but not Latvia (c), and estimated foraging resource availability in Latvia (d) but not France (b); these results are consistent across years. Each point represents one 1 × 1-km square. Points are semi-transparent, coloured by year, and vertically jittered to reduce overlap. Dashed lines and shaded regions represent predictions (±se) of the best-fitting model.

Models describing the probability of a nestbox being occupied by a Roller had relatively low explanatory power (France best model: $R^2_m = 0.29$, $R^2_c = 0.43$; Latvia best model: $R^2_m = 0.13$, $R^2_c = 0.29$). In both France and Latvia, no model stood out as having especially strong support, although the majority of models outperformed the intercept-only model (Table 2). In France, the only variable appearing in all top models (ΔAICc < 4) was nestbox condition (Table 2), with intact boxes more likely to be occupied than those without lids. On average, 57% (13/23) of nestboxes without lids were empty, compared with only 26% (33/125) of nests with lids (Fig. 4e). There was also a positive effect of nearest breeding neighbour distance such that, compared with empty boxes, Roller nests tended to be farther away from other Roller nests (Table 2, Fig. 4a). In Latvia, there was a positive effect of foraging resource availability during the chick-rearing period, with empty nestboxes concentrated in areas with lower predicted prey biomass (Fig. 4b, d). The 95% confidence intervals of these parameters did not overlap 0, suggesting that they represent reliable effects (Table 2).

The above results are based on the 'Roller-empty' model, in which nestboxes occupied by competitors were assumed to be unavailable. Models assuming that competitor nests were also available yielded similar results in Latvia, but slightly different results in France, where support for the effects of nestbox condition and foraging resource availability was reduced (Table S9).

Reproductive parameters

Although there were differences in reproductive parameters between France and Latvia (Fig. 5a), none of these were significant (chi-square likelihood ratio test, $P > 0.05$). Losses in France primarily occurred due to partial and complete failures during the egg stage (mean ± se = 0.68 ± 0.04 hatchlings per egg, with 15% of clutches producing no chicks at all), whereas chick survival was high (0.92 ± 0.02 fledglings per hatchling). In Latvia, losses were higher during the chick stage

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

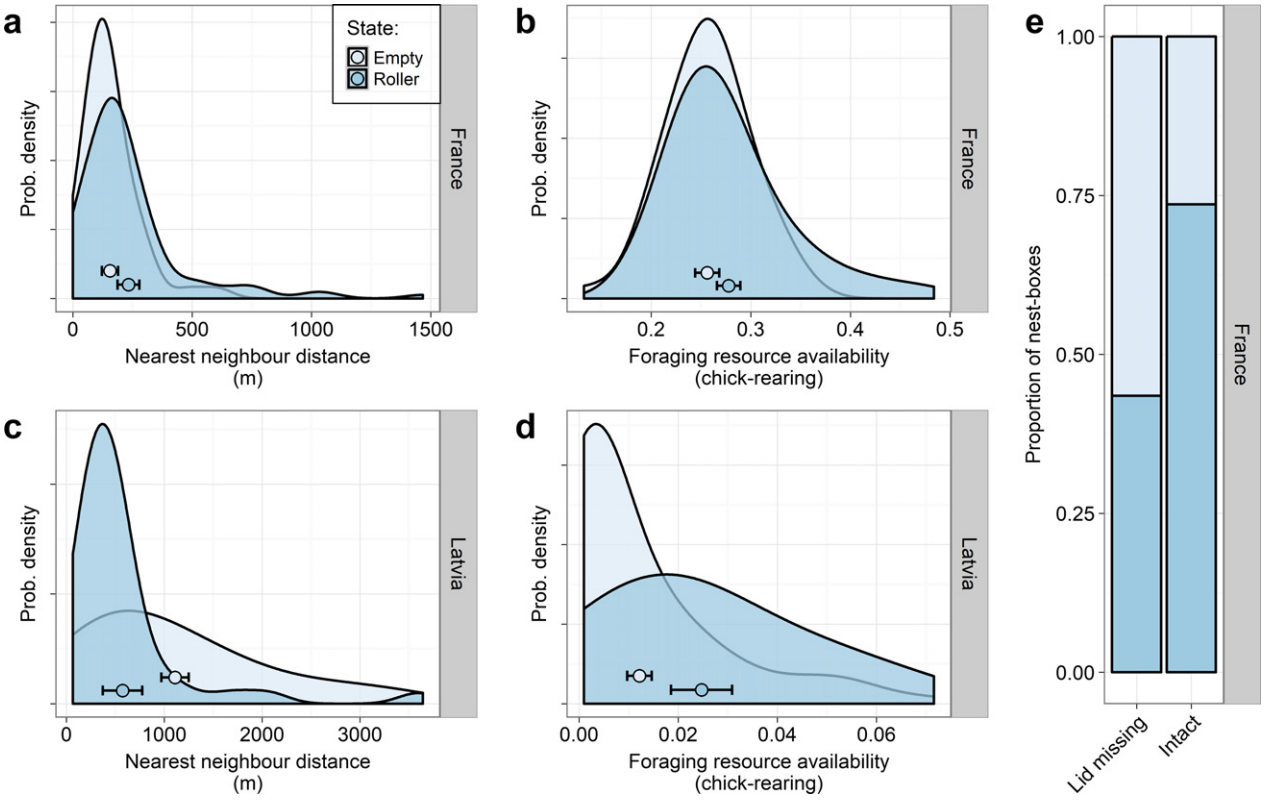


Figure 4. Probability density distributions for nearest-neighbour distance (a, c) and estimated foraging resource availability (b, d) of empty nestboxes (pale blue) and those occupied by Rollers (dark blue). Points and horizontal bars show mean ± 95% confidence interval. (e) Proportion of intact and lid-less nestboxes which are empty or occupied by Rollers (France only). Data are combined across all years 2013–2015.

(0.84 ± 0.03 hatchlings per egg, 0.68 ± 0.06 fledglings per hatchling), with several complete post-hatching losses (20% of broods produced no fledglings).

Models predicting variation in fecundity (clutch size) performed poorly; in both France and Latvia, the best model was the intercept-only model (Table 3). Models predicting variation in breeding success (fledglings per egg) performed better, with R^2_m values of 0.21 and 0.34 for the best models in France and Latvia, respectively. Contrary to our expectations, there was little support for an effect of foraging resource availability on breeding success in Latvia (Table 4). Instead, temporal predictors appeared in all top models, with strong interannual variations driven by particularly low productivity in 2014 compared with 2013 (Fig. 5c). In France there was a significant seasonal decline in breeding success (Fig. 5b), as well as a surprising negative effect on breeding success of foraging resource availability during the chick-rearing period (Table 4).

Spatial autocorrelation

Across all models and most spatial lag distances, Moran's I was low and not significantly different from 0 (Fig. S6). For the nestbox occupation model in Latvia, Moran's I was significant and positive at the smallest spatial lag ($I = 0.184$, $P = 0.018$; Fig. S6c), and for the clutch size analysis in France, Moran's I was significant and positive at lag distances ≥ 900 m ($I < 0.08$, $P < 0.05$; Fig. S6d). The spatial autocorrelation observed in the France clutch size model is weak and of little concern. Spatial autocorrelation was stronger for the Latvia occupation model (but still relatively weak), suggesting that high and low residuals are clustered in space, at least over small (50-m) spatial scales. Fitting separate models to data from each year in turn reduced Moran's I close to 0

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

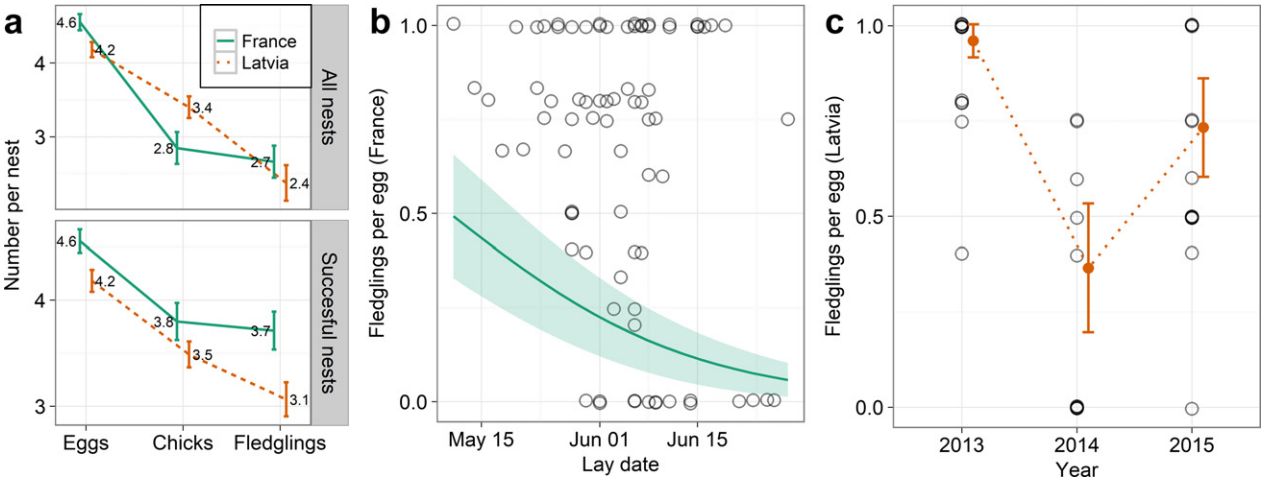


Figure 5. Variation in productivity between and within study sites. (a) Mean (±se) number of eggs, chicks and fledglings per nest (top panel) and successful nest (bottom panel) in France and Latvia. Numbers beside points indicate the mean value. (b) Model-averaged relationship (±se) between lay date and survival of eggs to fledging in France. (c) Model-averaged relationship (±se) between year (a fixed factor) and survival of eggs to fledging in Latvia. Points are vertically jittered in (b) and (c) to reduce overlap.

($P > 0.05$), with no effect on the sign, and little effect on the magnitude, of the estimated model coefficients.

DISCUSSION

To maximize the effectiveness of conservation interventions, an understanding of between-population variation in the relative importance of different limiting factors, and the mechanisms underpinning these, is crucial. The effectiveness of nestboxes is likely to be maximized in areas where foraging resource availability is not currently limiting, whereas other interventions may be necessary where populations are limited by foraging resource availability. By testing which factors drive variation in breeding density and nestbox occupation at two contrasting study populations, we provide evidence to improve the efficacy of conservation interventions at both sites.

Nest cavity limitation

At our French study site, variation in landscape-level breeding density was strongly driven by nest-site availability. The linear relationship between nestbox density and Roller breeding density was striking, with almost half of all nestboxes being occupied by breeding Rollers even at high nestbox densities of 15 per km^2. This result corroborates observed population increases following the provisioning of nestboxes in this region (Aleman & Laurens 2013). Although our inventory of natural cavities was not comprehensive, when we included the availability and use of these natural cavities (in addition to nestboxes), our conclusions remained unchanged; breeding density increases with cavity availability in France but not in Latvia.

Given the *ad hoc* distribution of nestboxes, we were unable to test whether Roller density continues to increase beyond nestbox densities of 15 per km^2. However, over small areas, natural cavities can reach very high densities in our French study site, especially in poplar hedges surrounding fruit orchards. These areas of high cavity availability have correspondingly high breeding density, and more extreme instances of 'semi-coloniality' have been reported elsewhere (Butler 2001, Václav *et al.* 2011). Nonetheless, we did find a slightly negative density-dependent effect (i.e. a positive effect of nearest-neighbour distance) on nestbox occupation probability, suggesting that at the territory-scale, Rollers tend to avoid conspecifics (Kiss *et al.* 2017).

Nestboxes have become a central tool for Roller conservation (Kovacs *et al.* 2008), in part because they facilitate monitoring, but also because of their apparent effectiveness, as indicated by high occupation rates and increases in local population size (e.g. Ružić *et al.* 2014). However, the long-term viability of these schemes must be borne in mind. Our results

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

suggest that nestboxes with damaged lids (making up approximately 12% of all nestboxes at our French study site in 2015) are twice as likely to remain empty compared with intact boxes. If sufficient funds cannot be secured to ensure maintenance and replacement, then the conservation gains attributable to nestbox schemes may be short-lived. The negative density-dependent effect on nestbox occupation probability suggests that Rollers avoid proximity to conspecifics. High nestbox densities may force Rollers into inter- and intraspecific competition, and we suspect that the high egg loss rates observed in France may be due as much to competition as to predation. Additionally, evidence from Spain suggests that exposed (i.e. unconcealed) nestboxes may present an ecological trap by attracting Rollers to nest-sites in which breeding success is depressed (Rodríguez *et al.* 2011), and in Portugal, wooden nestboxes offer poorer insulation from high temperatures compared with traditional cavities in rural mudbrick buildings (Catry *et al.* 2015). Nestbox provisioning should therefore be accompanied by longer-term solutions such as planting and protecting suitable tree species (Lindenmayer *et al.* 2009) and supporting populations of primary excavators (Blanc & Walters 2008).

The high local densities observed in France may not necessarily translate into wider population increases if nestboxes draw breeders away from neighbouring breeding sites. Nestboxes – usually placed on pylons or exposed tree trunks – are conspicuous and potentially attractive (Rodríguez *et al.* 2011, Kiss *et al.* 2017), so increases in local density may reflect the abandonment of natural cavities, perhaps re-enforced through conspecific attraction (Václav *et al.* 2011). In France, our observations of high natural cavity occupation within the study site suggest that this is not the case, although we cannot rule out that nestboxes cause a redistribution (rather than an augmentation) of breeding pair numbers at the regional scale. At our Latvian study site, there has been gradual redistribution of Roller nests from natural cavities to nestboxes, which has facilitated the protection of nests against predation by Pine Martens *Martes martes*. In addition, the narrow entrance hole diameter excludes Stock Doves *Columba oenas*, which otherwise compete with Rollers for natural cavities.

Foraging resource limitation

In Latvia, we found no relationship between the availability of nestboxes and the density of breeding Rollers, with many nestboxes remaining empty. This suggests that, here, Rollers have reached a carrying capacity set by some other factor. Previous studies have demonstrated associations between insect-rich habitats (as opposed to more intensively managed ones) and Roller nest-site use in Spain, Portugal and France (Avilés & Costillo 1998, Catry *et al.* 2011, 2017, Rodríguez *et al.* 2011, Bouvier *et al.* 2014) but not Hungary (Kiss *et al.* 2017). There is also evidence that variation in breeding productivity can be explained by surrounding foraging habitat (e.g. Avilés & Parejo 2004, Kiss *et al.* 2014), although this is not always the case (e.g. Rodríguez *et al.* 2011).

In Latvia, we found positive relationship between predicted insect biomass and both Roller breeding density and nestbox occupation. The availability of insect prey in Latvia is low and restricted mainly to open habitats (open heaths and clear-cuts); even the richest land-use types in Latvia had a lower insect biomass than the poorest types in France. The clustered distribution of open habitats and the slight negative effect of nearest-neighbour distance on nestbox occupation probability suggest that Rollers are aggregating in patches of high-quality foraging habitat. In France, there was no support for an effect of foraging resource availability on breeding density, and only a weak effect on nestbox occupation. Clearly, our ability to detect such an effect depends on there being sufficient variation in habitat quality at an appropriate spatial scale, and the fine-scale mosaic of land-use types in France may result in most nestboxes being within a few hundred metres of insect-rich habitat. Alternatively, the higher rates of occupation by medium-sized resident avian competitors (Jackdaws and Little Owls) in France compared with Latvia may prevent higher quality breeding sites being immediately available to Rollers on arrival. When we assumed that nestboxes occupied by competitor species were available to Rollers (i.e. the Roller–other model), the weak positive effect of foraging resource availability on nestbox occupation disappeared, suggesting that competitor species may indeed be tending towards higher quality breeding sites.

We also detected no positive correlation between foraging resource availability and breeding

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

productivity. In Latvia, contrary to our expectation, there was no association, and in France the effect was surprisingly negative. In Latvia, variation in breeding success was primarily driven by inter-annual variations in weather, perhaps swamping any effects of foraging resource availability (which may be small anyway, given that most nests were located near areas of open habitat). In France, the negative relationship between breeding success and predicted prey biomass during the chick-rearing period is surprising. One hypothesis which deserves further attention is that inter- and intraspecific nest-site competition is elevated in areas of high foraging habitat quality, with despotic interactions resulting in the loss of eggs (or, we speculate, in some cases in the death of breeding adults).

Although our visual transects were coarsely analogous to the foraging mode of the Roller, it is possible that some important taxa went under-recorded. Beetles, for instance, were poorly represented in Latvia (28% of biomass) despite being known to contribute an important part of the Roller's diet in central and northern Europe (Cramp 1985, Sosnowski & Chmielewski 1996). Beetles were patchily distributed, often around piles of dung or dead wood; this low encounter rate does not lend itself to our relatively short transects. Similarly, in France we may have under-estimated cicada abundance (also 28% of biomass), which can form an important part of Roller nestling diet (Christof 1991). Cicadas tend to aggregate around taller vegetation (e.g. poplar and cypress *Cupressus sempervirens* hedges, but also vines, scrub and rank vegetation), often towards field edges. In addition to this taxonomic-bias, encounter rates may have varied between habitats and across the course of the season (e.g. lower detectability in denser vegetation). All invertebrate survey methods have their biases, however (Doxon *et al.* 2011), and our visual transects at least provide a quantification of general terrestrial insect activity. Although we surveyed insects in only 1 year in each country, comparable data from 2 years in France suggest that relative differences between land-uses were relatively consistent between 2014 and 2015, and unlikely to influence our findings.

Context-dependent conservation

Our results point towards context-dependent priorities for Roller conservation. In France, the maintenance and expansion of the nestbox scheme appears sufficient to increase local population size. If all 1-km^2 landscapes in our study area contained 15 nestboxes, we would expect breeding density to increase to approximately 8 pairs/km^2 (a substantial increase on the current average of 2.2 pairs/km^2). In Latvia, although the erection of nestboxes has almost certainly prevented the extinction of this relict population – in part because they facilitate active protection against nest predation – we suggest that efforts should also focus on protecting, improving and expanding the open habitats which provide important foraging resources.

We suspect that our findings will extend to other parts of the Roller's range, with northerly populations tending to be the most sensitive to foraging resources and southerly populations to nesting resources. Many southern populations have expanded into suitable foraging habitat following the provisioning of nestboxes over the last few decades (Rodríguez *et al.* 2011, Václav *et al.* 2011, Aleman & Laurens 2013), whereas the provisioning of nestboxes has had limited success in Poland (Sosnowski & Chmielewski 1996), and the small and isolated population in Estonia became extinct despite the provisioning of nestboxes (Lüütsepp *et al.* 2011).

Although our results point to the factors currently limiting local breeding density, they do not necessarily explain historical changes in Roller numbers. We found no evidence of nest-site limitation in Latvia, indicating that availability is currently sufficient. However, prior to the installation of nestboxes, nest-site availability may have been a limiting factor, and probably still is, in suitable foraging habitats away from the nestbox scheme. Black Woodpecker holes are few and far apart, and often far from appropriate Roller foraging habitat. Our Latvian study population is somewhat atypical of the historical national population, which was until recently widely distributed across the farmed landscape (Kerus & Račinskis 2008). The cause of this decline was probably a location-specific combination of loss of suitable foraging habitat and, through the removal of large old trees as well as the decline of the Green Woodpecker *Picus viridis* (Birdlife International 2015), loss of nest-sites.

Nestboxes represent the primary conservation intervention for the European Roller, and probably account for the 'actions in several countries [which] have contributed to national recoveries', resulting in the recent down-listing of the species

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

from Near Threatened to Least Concern (Birdlife International 2017). The extent to which the estimated 7000–10 000 breeding pairs in Europe (Birdlife International 2015) are dependent on artificial nestboxes is unclear, but taking our estimate of 7500 boxes and an occupation rate of 27.5% (the mean across our two study sites), the numbers could be significant. Our results suggest that the efficacy of nestbox installation might vary across the species' range, and highlights the need for longer-term solutions.

Thanks to Lourdes del Horno Sempere, Ieva Mārdega and Patrick Mayet for help in the field, and to the *Groupe Ornithologique du Roussillon* for allowing access to the French nestbox scheme. Thanks to Jenny Gill, Stuart Bearhop and Phil Saunders for useful discussions. T.F. was funded by an NERC studentship (student number 6109659). Two anonymous reviewers provided useful comments which improved an earlier version of this paper.

REFERENCES

Aebischer, N. & Ewald, J.A. 2012. The Grey Partridge in the UK: population status, research, policy and prospects. *Anim. Biodivers. Conserv.* **35**: 353–362.

Aleman, Y. & Laurens, J. 2013. Répartition et effectifs du Rollier d'Europe (*Coracias garrulus*) dans les Pyrénées-Orientales en 2011. *La Mélano* **13**: 1–11.

Arlettaz, R., Schaub, M., Fournier, J., Reichlin, T.S., Sierro, A., Watson, J.E.M. & Braunisch, V. 2010. From publications to public actions: when conservation biologists bridge the gap between research and implementation. *Bioscience* **60**: 835–842.

Avilés, J.M. & Costillo, E. 1998. Selection of breeding habitats by the Roller (*Coracias garrulus*) in farming areas of the southwestern Iberian peninsula. *Die Vogelwarte* **39**: 242–247.

Avilés, J.M. & Parejo, D. 2002. Diet and prey type selection by Rollers *Coracias garrulus* during the breeding season in southwest of the Iberian Peninsula. *Alauda* **70**: 227–230.

Avilés, J.M. & Parejo, D. 2004. Farming practices and Roller *Coracias garrulus* conservation in south-west Spain. *Bird Conserv. Int.* **14**: 173–181.

Avilés, J.M. & Sanchez, A. 2000. Avian responses to nest-box installation in steppes of the south-west of the Iberian Peninsula (Extremadura). *Avocetta* **241**: 51–54.

Avilés, J.M., Sanchez, J.M. & Parejo, D. 2000. Nest-site selection and breeding success in the Roller (*Coracias garrulus*) in the Southwest of the Iberian peninsula. *J. Ornithol.* **141**: 345–350.

Bailey, R. & Bonter, D. 2017. Predator guards on nest boxes improve nesting success of birds. *Wildl. Soc. Bull.* **41**: 434–441.

Barton, K. 2016. *MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6*.

Bates, D., Mächler, M. & Bolker, B. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* **67**: 1–48.

Birdlife International 2015. *European Red List of Birds*. Cambridge: Birdlife International.

Birdlife International 2017. *Coracias garrulus* (amended version published in 2016). The IUCN Red List of Threatened Species 2017. Cambridge: Birdlife International. e.T22682860A111884908.

Birdlife International 2018. *State of the World's Birds*. Cambridge: Birdlife International.

Birdlife International & NatureServe 2013. *Bird Species Distribution Maps of the World*. Cambridge: BirdLife International; Arlington: NatureServe.

Blanc, L.A. & Walters, J.R. 2008. Cavity-nest webs in a longleaf pine ecosystem. *Condor* **110**: 80–92.

Bouvier, J.-C., Muller, I., Génard, M., Lescourret, F. & Lavigne, C. 2014. Nest-site and landscape characteristics affect the distribution of breeding pairs of European Rollers *Coracias garrulus* in an agricultural area of Southeastern France. *Acta Ornithologica* **49**: 23–32.

Bragin, E.A., Bragin, A.E. & Katzner, T.E. 2017. Demographic consequences of nestbox use for Red-footed Falcons *Falco vespertinus* in Central Asia. *Ibis* **159**: 841–853.

Burke, D. & Nol, E. 1998. Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding Ovenbirds. *Auk* **115**: 96–104.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach*, 2nd edn. New York, NY: Springer.

Butler, S.J. 2001. *Nest-site selection by the European roller (Coracias garrulus) in southern France*. MSc Thesis.

Catry, I., Silva, J.P., Cardoso, A., Martins, A., Delgado, A., Sanches, A.R., Santos, A., Estanque, B., Cruz, C.M., Pacheco, C., Leitao, D., Pereira, E., Matilde, E., Moital, F., Romba, F., Sequeira, N., Monteiro, P., Rocha, P., Correia, R., Alcazar, R., Congarato, R., Heleno, R., Catry, T., Silva, T. & Ferro, T. 2011. Distribution and population trends of the European Roller in pseudo-steppe areas of Portugal: results from a census in sixteen SPAs and IBAs. *Airo* **21**: 3–14.

Catry, I., Catry, T., Patto, P., Franco, A.M.A. & Moreira, F. 2015. Differential heat tolerance in nestlings suggests sympatric species may face different climate change risks. *Clim. Res.* **66**: 13–24.

Catry, I., Marcelino, J., Franco, A.M.A. & Moreira, F. 2017. Landscape determinants of European Roller foraging habitat: implications for the definition of agri-environmental measures for species conservation. *Biodivers. Conserv.* **26**: 553–566.

Christof, A. 1991. *Le rollier d'Europe*. Puteaux: Point Vétérinaire.

Cockle, K.L., Martin, K. & Drever, M.C. 2010. Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. *Biol. Cons.* **143**: 2851–2857.

Cramp, S. 1985. *The Birds of the Western Palearctic, Vol. 4: Terns to Woodpeckers*. Oxford: Oxford University Press.

Doxon, E.D., Davis, C.A. & Fuhlendorf, S.D. 2011. Comparison of two methods for sampling invertebrates: vacuum and sweep-net sampling. *J. Field Ornithol.* **82**: 60–67.

Edmunds, K., Bunbury, N., Sawmy, S., Jones, C.G. & Bell, D.J. 2008. Restoring avian island endemics: use of supplementary food by the endangered Pink Pigeon (*Columba mayeri*). *Emu* **108**: 74–80.

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

Ewald, J.A., Aebischer, N., Richardson, S.M., Grice, P.V. & Cooke, A.I. 2010. The effect of agri-environment schemes on grey partridges at the farm level in England. *Agr. Ecosyst. Environ.* **138**: 55–63.

Ewen, J.G., Walker, L., Canessa, S. & Groombridge, J.J. 2015. Improving supplementary feeding in species conservation. *Conserv. Biol.* **29**: 341–349.

Finch, T., Butler, S., Franco, A. & Cresswell, W. 2017. Low migratory connectivity is common in long-distance migrant birds. *J. Anim. Ecol.* **86**: 662–673.

Franco, A.M.A., Marques, J.T. & Sutherland, W.J. 2005. Is nest-site availability limiting Lesser Kestrel populations? A multiple scale approach. *Ibis* **147**: 657–666.

Gillman, L.N., Wright, S.D., Cusens, J., McBride, P.D., Malhi, Y. & Whittaker, R.J. 2015. Latitude, productivity and species richness. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **24**: 107–117.

Hanmer, H.J., Thomas, R.L. & Fellowes, M.D.E. 2017. Provision of supplementary food for wild birds may increase the risk of local nest predation. *Ibis* **159**: 158–167.

Hijmans, R.J. 2016. *raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.5-8.*

Kay, G.M., Barton, P.S., Driscoll, D.A., Cunningham, S.A., Blanchard, W., McIntyre, S. & Lindenmayer, D.B. 2016. Incorporating regional-scale ecological knowledge to improve the effectiveness of large-scale conservation programmes. *Anim. Conserv.* **19**: 515–525.

Kerus, V. & Račinskis, E. 2008. The second Latvian Breeding Bird Atlas 2000–2004: preliminary results. *Rev. Catalana Ornitol.* **24**: 100–106.

Kiss, O., Elek, Z. & Moskat, C. 2014. High breeding performance of European Rollers *Coracias garrulus* in heterogeneous farmland habitat in southern Hungary. *Bird Study* **61**: 496–505.

Kiss, O., Tokody, B., Ludnai, T. & Moskát, C. 2017. The effectiveness of nest-box supplementation for the conservation of European Rollers (*Coracias garrulus*). *Acta Zool. Acad. Scie. Hung.* **63**: 123–135.

Klein, Á., Nagy, T., Csörgő, T. & Mátics, R. 2007. Exterior nest-boxes may negatively affect Barn Owl *Tyto alba* survival: an ecological trap. *Bird Conserv. Int.* **17**: 263–271.

Kovacs, A., Barov, B., Orhun, C. & Gallo-Orsi, U. 2008. *International Species Action Plan for the European Roller Coracias garrulus garrulus*.

Lindenmayer, D.B., Welsh, A., Donnelly, C., Crane, M., Michael, D., Macgregor, C., McBurney, L., Montague-Drake, R. & Gibbons, P. 2009. Are nest boxes a viable alternative source of cavities for hollow-dependent animals? Long-term monitoring of nest box occupancy, pest use and attrition. *Biol. Cons.* **142**: 33–42.

Lüütsepp, G., Kalamees, A. & Lüütsepp, O. 2011. European Roller *Coracias garrulus* in Estonia 2000–2011. *Hirundo* **24**: 61–72.

Martin, T.E. 2015. Consequences of habitat change and resource selection specialization for population limitation in cavity-nesting birds. *J. Appl. Ecol.* **52**: 475–485.

Molnar, G. 1998. Breeding biology and foraging of Rollers (*Coracias garrulus*) nesting in nest-boxes. *Ornis Hungar.* **8** (Suppl. 1): 119–124.

Moreno-Opo, R., Trujillano, A., Arredondo, Á., González, L.M. & Margalida, A. 2015. Manipulating size, amount and appearance of food inputs to optimize supplementary feeding programs for European vultures. *Biol. Cons.* **181**: 27–35.

Morris, A.J., Whittingham, M.J., Bradbury, R.B., Wilson, J.D., Kyrkos, A., Buckingham, D.L. & Evans, A.D. 2001. Foraging habitat selection by Yellowhammers (*Emberiza citrinella*) nesting in agriculturally contrasting regions in lowland England. *Biol. Cons.* **101**: 197–210.

Morrison, C.A., Robinson, R.A., Butler, S.J., Clark, J.A., Gill, J.A. & Morrison, C.A. 2016. Demographic drivers of decline and recovery in an Afro-Palaearctic migratory bird population. *Proc. R. Soc. B* **283**: 20161387.

Olea, P.P. & Mateo-Tomás, P. 2014. Living in risky landscapes: delineating management units in multithreat environments for effective species conservation. *J. Appl. Ecol.* **51**: 42–52.

Öst, M., Ramula, S., Lindén, A., Karell, P. & Kilpi, M. 2016. Small-scale spatial and temporal variation in the demographic processes underlying the large-scale decline of eiders in the Baltic Sea. *Popul. Ecol.* **58**: 121–133.

Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* **20**: 289–290.

Peach, W.J., Lovett, L.J., Wotton, S.R. & Jeffs, C. 2001. Countryside stewardship delivers Cirl Buntings (*Emberiza cirlus*) in Devon, UK. *Biol. Cons.* **101**: 361–373.

Perkins, A.J., Maggs, H.E., Watson, A. & Wilson, J.D. 2011. Adaptive management and targeting of agri-environment schemes does benefit biodiversity: a case study of the *corn bunting Emberiza calandra*. *J. Appl. Ecol.* **48**: 514–522.

Plummer, K.E., Bearhop, S., Leech, D.I., Chamberlain, D.E. & Blount, J.D. 2013. Winter food provisioning reduces future breeding performance in a wild bird. *Sci. Rep.* **3**: 2002.

QGIS Development Team 2015. *QGIS Geographic Information System*. Beaverton: Open Source Geospatial Foundation Project.

Račinskis, E. & Mārdega, I. 2011. *Conservation and population status of the European Roller in Latvia. Poster at 8th Conference of the European Ornithologists' Union, Riga*.

Rodríguez, J., Avilés, J.M. & Parejo, D. 2011. The value of nestboxes in the conservation of Eurasian Rollers *Coracias garrulus* in southern Spain. *Ibis* **153**: 735–745.

Ružić, M.M., Szekeres, O., Ágoston, A., Balog, I. & Brdarić, B. 2014. *The recovery of the European Roller Coracias garrulus population in Vojvodina Province, Serbia. Proceedings of the Second Adriatic Flyway Conference*.

Sosnowski, J. & Chmielewski, S. 1996. Breeding biology of the Roller *Coracias garrulus* in Puszcza Pilicka Forest (Central Poland). *Acta Ornithol.* **31**: 119–131.

Sutherland, W.J., Pullin, A.S., Dolman, P.M. & Knight, T.M. 2004. The need for evidence-based conservation. *Trends Ecol. Evol.* **19**: 305–308.

Sutherland, W.J., Dicks, L.V., Ockendon, N. & Smith, R.K. 2015. *What Works in Conservation*. Cambridge: Open Book Publishers.

Tatayah, R.V.V., Malham, J., Haverson, P., Reuleaux, A. & Van de Wetering, J. 2007. Design and provision of nest boxes for Echo Parakeets *Psittacula eques* in Black River Georges National Park, Mauritius. *Conservat. Evid* **4**: 16–19.

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

Thorup, K., Sunde, P., Jacobsen, L.B. & Rahbek, C. 2010. Breeding season food limitation drives population decline of the Little Owl *Athene noctua* in Denmark. *Ibis* **152**: 803–814.

Tron, F., Zenasni, A., Bousquet, G., Cramm, P. & Beesnard, A. 2008. Réévaluation du statut du Rollier d'Europe [*Coracias garrulus*] en France. *Ornithos* **15**: 84–89.

Václav, R., Valera, F. & Martínez, T. 2011. Social information in nest colonisation and occupancy in a long-lived, solitary breeding bird. *Oecologia* **165**: 617–627.

Vincenzi, S., Hatch, S., Merkling, T. & Kitaysky, A.S. 2015. Carry-over effects of food supplementation on recruitment and breeding performance of long-lived seabirds. *Proc. Roy. Soc. B Biol. Sci.* **282**: 20150762.

Walker, L.K., Morris, A.J., Cristinacce, A., Dadam, D., Grice, P.V. & Peach, W.J. 2018. Effects of higher-tier agri-environment scheme on the abundance of priority farmland birds. *Anim. Conserv.* **21**: 183–192.

Whittingham, M.J., Krebs, J.R., Swetnam, R.D., Vickery, J.A., Wilson, J.D. & Freckleton, R.P. 2007. Should conservation strategies consider spatial generality? Farmland birds show regional not national patterns of habitat association. *Ecol. Lett.* **10**: 25–35.

Yackulic, C.B., Sanderson, E.W. & Uriarte, M. 2011. Anthropogenic and environmental drivers of modern range loss in large mammals. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **108**: 4024–4029.

Zingg, S., Arlettaz, R. & Schaub, M. 2010. Nestbox design influences territory occupancy and reproduction in a declining, secondary cavity-breeding bird. *Ardea* **98**: 67–75.

Received 2 January 2018;
revision accepted 5 July 2018.
Associate Editor: Dan Chamberlain.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

Table S1. Land-use categories and definitions for France.

Table S2. Land-use categories and definitions for Latvia.

Table S3. Number of insect transects conducted in each major land-use in France and Latvia.

Table S4. Modelled ash-free dry weight (g) according to insect taxon (rows) and size class (columns).

Table S5. Nest control effort across the study period in France and Latvia. Median values per nest (25th–75th percentiles).

Table S6. Definitions of parameters calculated for each Roller breeding attempt.

Table S7. Model summaries for models predicting variation in (a) the probability of observing an insect on a transect and (b) the biomass of observed insects in France. Results are presented only for models with $\Delta_i < 4$, but w_i is calculated across all models.

Table S8. Model summaries for models predicting variation in (a) the probability of observing an insect on a transect and (b) the biomass of observed insects in Latvia. Results are presented only for models with $\Delta_i < 4$, but w_i is calculated across all models.

Table S9. Model selection table for nest-box occupation (Roller–other model).

Figure S1. 5×5-m land-use map of the French study site (2015).

Figure S2. 5×5-m land-use map of the Latvian study site (2014).

Figure S3. Predicted insect biomass per land-use type over 2 years in France.

Figure S4. Relationship between predicted insect biomass within each 1-km grid square derived from either 2014 (x-axis) or 2015 (y-axis) insect survey data.

Figure S5. Sensitivity of breeding density analysis to grain size and grid origin.

Figure S6. Spatial auto-correlation.

Appendix S1. Estimating the number of European Roller nestboxes.

Appendix S2. Converting insect counts to biomass estimates.

© 2018 The Authors. *Ibis* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of British Ornithologists' Union.

ANNEXE B : Annexes du Chapitre 5

Appendix 1: Le suivi des laro-limicoles coloniaux sur le littoral méditerranéen français

Appendix 2: Bayesian models

Le suivi des laro-limicoles coloniaux sur le littoral méditerranéen français

1) Méthode et biais à l'échelle du site *: à un moment donné*

La question est ici : quel est le nombre de couples sur la colonie le jour de mon passage ?

a) Recensement à pied des nids avec œufs

La méthode la plus précise présentant le moins de biais dans l'estimation des effectifs des espèces coloniales reste le comptage à pied des nids avec des œufs. Cette méthode présente, en outre, l'avantage de se rendre compte sur place du bon déroulement de la reproduction (présence/absence de nids détruits, d'œufs prédatés etc.). Cette méthode est d'autant plus adaptée que les colonies sont denses et peu visibles de l'extérieur. Il est important de noter que même une telle méthode n'est pas exempte d'erreurs comme le montre les méthodes de double-observateur sur les colonies de grands goélands en Bretagne (fonction de la typologie de la colonie et des observateurs, le meilleur observateur ne pouvant détecter que 90% des nids).

C'est pourquoi un ensemble de règle sont à suivre pour limiter les biais et l'impact du dérangement occasionné.

Eviter de se rendre sur la colonie :

- les jours de pluie et de fortes chaleurs (recensement en matinée ou soirée),
- en début d'installation, un dérangement précoce pouvant provoquer un abandon de l'ensemble de la colonie. A distance, pour l'espèce la plus précoce, faire le ratio entre le nombre d'oiseaux présents et le nombre d'oiseaux en posture d'incubation et ne réaliser le recensement à pied que lorsque le nombre d'oiseaux en posture d'incubation dépasse 25%. Ces oiseaux nicheurs reviendront rapidement sur le site de la colonie et attireront avec eux tous les autres,
- durant l'élevage des jeunes. L'intrusion de l'observateur peut entraîner un déplacement des poussins en dehors de leur nid et induire une mortalité accrue (cas des poussins qui subissent l'agression des adultes en voulant rejoindre leur nid après le départ de l'observateur). Les poussins de quelques jours sont cependant peu mobiles et restent dans leur nid malgré le dérangement. C'est la première espèce qui arrive à l'éclosion qui détermine l'arrêt du recensement à pied à la session suivante. Cette contrainte ne s'applique pas à l'Avocette qui emmène rapidement ses poussins en dehors du site de la colonie.

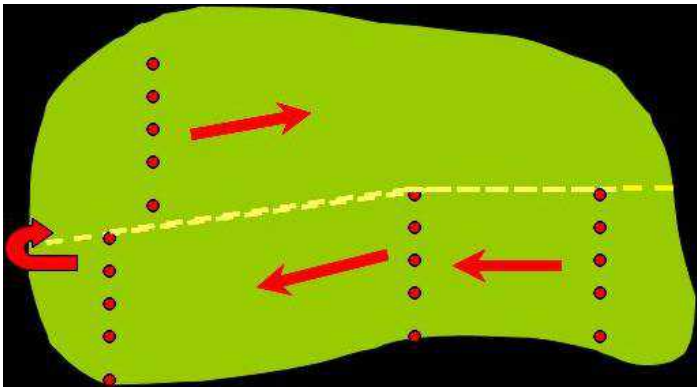
Réduire la durée du dérangement (20-30mn max) en :

- adaptant le nombre d'observateurs à la taille de la colonie,
- utilisant un dictaphone pour dicter le contenu des nids en répétant pour chaque nid le nom de l'espèce et la taille de ponte (gain de temps par rapport à l'utilisation de carnet). Attention à l'utilisation du dictaphone (s'assurer de son fonctionnement avant d'aller sur la colonie, bien parler dans le micro les jours de vent, ne pas parler trop vite, retranscrire le jour même sur papier ou informatique le contenu du dictaphone).

Réduire les biais :

- observateur expérimenté (apprentissage) pour notamment distinguer les nids et œufs selon les espèces,

- en présence de plusieurs observateurs, ils avancent ensemble sur une seule ligne de façon synchrone en signalant du doigt à leurs plus proches voisins les nids qu'ils comptent afin d'éviter le double comptage ou les nids non détectés,
- dans le cas des grandes colonies ou de colonies denses, marquage d'un transect au sol avant de commencer le recensement (utilisation d'une ficelle posée au sol, de canes de Provence etc.) marquage qui est ensuite enlevé après le recensement.



Cette méthode est particulièrement adaptée pour les goélands, mouettes, sternes et avocettes nichant sur les îlots, les digues et berges d'étang. Elle est moins adaptée pour les colonies très clairsemées, comme souvent les sternes naines installées sur les plages pour lesquelles la forte distance inter-nids et le caractère cryptique des nids (œufs de petite taille) rend leur détection difficile.

Les autres méthodes présentent des biais plus importants mais non quantifiés. Il serait nécessaire de développer une étude quantitative afin d'estimer les sources d'erreurs et leur importance respective. En absence de telles études, la validité des résultats provenant de ces méthodes réclame une certaine prudence.

b) Recensement à distance des oiseaux en incubation

Le recensement à distance des oiseaux en incubation complète la méthode de recensement à pied. En effet, cette dernière préconise de ne pas se rendre sur les colonies au début de l'installation (moins de 25% des oiseaux installés) et après les premières éclosions (quelque soit l'espèce exceptée l'Avocette). Le recensement à distance des oiseaux en incubation est même préféré au comptage à pied pour les colonies à faible densité dans des milieux offrant une bonne visibilité (couverture végétale réduite, point d'observation plus haut que la colonie, distance réduite entre observateur et colonie).

Afin de réduire les biais dus à la non détection des individus (forte sous-estimation, souvent supérieure à 50%), il est préconisé de :

- utiliser des mêmes points d'observation afin que les recensements soient comparables,
- chercher à identifier clairement les individus en incubation des oiseaux au repos (apprentissage)
- réduire la distance si nécessaire en s'approchant de la colonie avec une cache.

c) Recensement aérien

Le manque de visibilité et un accès difficile au site de la colonie peuvent rendre les deux méthodes précédentes inopérantes. C'est le cas notamment des colonies de mouettes installées dans les roselières. Le recensement aérien est alors la seule méthode pertinente. Les comptages sont réalisés sur photo.

Les biais du recensement aérien sont liés à la difficulté de distinguer les individus en incubation des individus au repos, voire à distinguer les espèces. Aussi, la réduction de ces biais est liée à la qualité des clichés et il est préconisé de :

- voler à 300 pieds au dessus de la colonie,
- utiliser un appareil photo numérique de bonne qualité afin de faire le décompte en zoomant à l'écran,
- photographier le plus à la verticale possible de la colonie,
- choisir une météo sans vent pour le confort du vol et éviter les écrans provoqués par la végétation en mouvement.

2) Méthode et biais à l'échelle du site *: sur l'ensemble de la saison*

La question est ici : quel est le nombre de couples reproducteurs sur la colonie pour l'année considérée ?

Il est à noter que le nombre total de couples ayant pondu restera inconnu du fait de la désynchronisation des installations et de l'impossibilité de distinguer les couples entre eux. Ainsi, à chaque session de comptage, l'observateur peut recenser le nombre de couples ayant pondu avant son passage et encore présents mais ignore le nombre de couples ayant échoué avant son passage. Même un marquage individuel des nids lors d'une première session de comptage ne permettra pas de distinguer à la session suivante les pontes des nouveaux couples venant de s'installer (et qu'il faudrait prendre en compte) des pontes de remplacement des couples ayant échoué entre les deux sessions sur la même colonie (et qu'il ne faudrait pas prendre en compte).

Par conséquent, le mieux que l'on puisse faire est de recenser le nombre de couples présents au pic de ponte.

Les petits laro-limicoles coloniaux montrent une forte variation inter-annuelle, inter-colonies (Figure 1) et inter-spécifique (Figure 2) de leur phénologie. Dans ces conditions, il est donc impossible de connaître à l'avance la date du pic de ponte d'une espèce sur une colonie donnée. Seul un suivi périodique de la nidification peut permettre d'identifier ce pic de présence *a posteriori*.

Un **recensement hebdomadaire** apparaît comme le meilleur compromis entre la nécessité de faire des passages répétés au regard de la vitesse de croissance des effectifs sur les colonies, la nécessité de réduire l'impact du dérangement et le besoin d'investissement modéré en temps.

Figure 1 : exemple de variation de la phénologie de reproduction de la Sterne pierregarin sur trois colonies des salins de Salin de Giraud (source AMV/TdV).

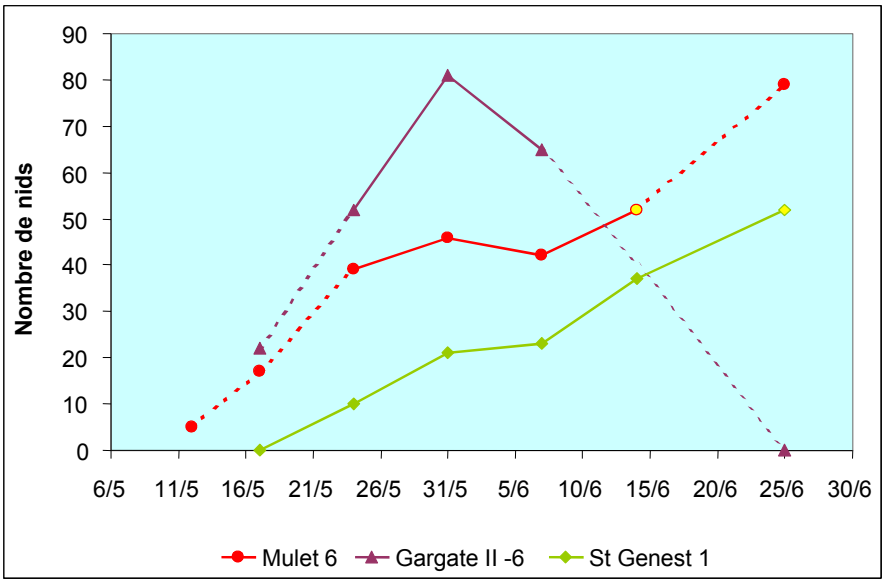
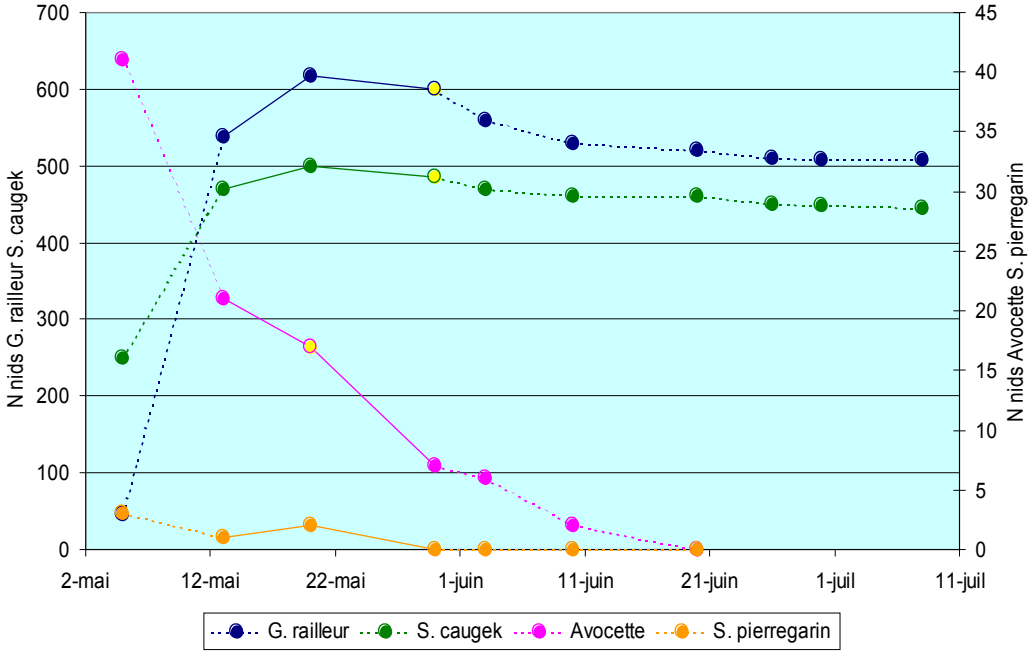


Figure 2 : exemple de variation de la phénologie de reproduction d'une colonie pluri-spécifique sur le salin d'Aigues-Mortes en 2008 (source AMV/TdV).



La figure 2 illustre le déroulement du protocole de recensement sur une colonie au cours d'une saison. La première session de comptage le 4 mai est réalisée à distance (moins de 25% des oiseaux installés). Durant la seconde session, plus de 25% des oiseaux sont en posture d'incubation et le comptage est réalisé à pied sur la colonie. Cette méthode est répétée lors des deux sessions suivantes malgré les premières éclosions des avocettes le 20 mai (troisième session). A la quatrième session, les premières pontes de Goéland railleur et de Sterne caugek

sont en éclosion. Par conséquent, les comptages seront réalisés à distance lors des sessions suivantes.

Quand les poussins deviennent thermiquement indépendants des parents et que leur besoin alimentaire grandit, les parents sont de moins en moins présents sur la colonie. Selon le site, il peut alors devenir difficile de faire un recensement exhaustif du nombre de couples. Dans ces conditions, il est préférable de cesser le comptage afin de ne pas sous-estimer le nombre de couples. De fait, le passage hebdomadaire se limitera à vérifier la présence de la colonie, le bon déroulement de la nidification en attendant que les poussins soient suffisamment âgés pour estimer le succès de reproduction (voir § 7, « le suivi de la productivité en poussins »).

En cas d'échec de la colonie et abandon du site, se rendre systématiquement à pied sur le site afin de rechercher tout indice permettant d'identifier les causes d'échec : traces de mammifères (chien, renard, sanglier etc.), restes d'œufs (un trou unique et bien délimité = prédation par corvidés, œufs cassés = prédation par goélands, œufs broyés = prédation par mammifères etc.) ou de poussins, indices d'inondation… Ces observations seront notées en remarque dans la base de données.

Le pic d'abondance varie d'une à trois semaines selon les espèces (tableau 1). **Par conséquent, la période minimale de recensement s'étale de la première semaine de mai** (pic le plus précoce des mouettes rieuses) **jusqu'à la troisième semaine de juin** (pic le plus tardif des sternes naines).

Tableau 1 : variabilité du pic d'abondance pour chaque espèce recensée en Camargue entre 1993 et 2010.

Espèce	Minimum	Maximum
G. railleur	3ème semaine de mai	1ère semaine de juin
M. rieuse	1ère mai	4ème mai
M. mélanocéphale	3ème mai	4ème mai
S. pierregarin	3ème mai	2ème juin
S. naine	4ème mai	3ème juin
S. caugek	3ème mai	1ère juin
S. hansel	3ème mai	2ème juin
Avocette	2ème mai	1ère juin

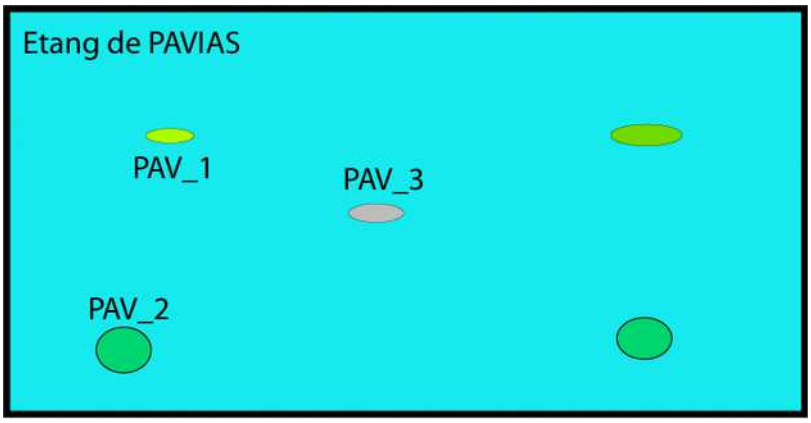
3) Méthode et biais *à l'échelle de la région : détection et dénomination des colonies*

Le suivi des laro-limicoles coloniaux est appréhendé sur le long terme. Il est ainsi indispensable que les données soient conservées dans une base de données standardisée compréhensible par les personnes qui seront en charge du suivi dans l'avenir.

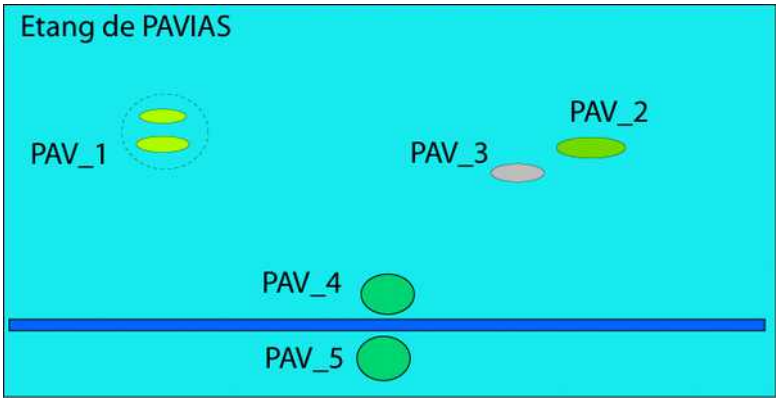
Chaque site de nidification doit être localisé précisément et pointé sur une carte. Chaque site reçoit un nom unique et ses coordonnées géographiques sont relevés par GPS afin de pouvoir être intégré dans un Système d'Information Géographique. Il est recommandé de prendre comme nom de référence le nom de l'étang, du marais sur lequel est situé le site et d'y joindre un numéro ou une lettre. Par exemple, trois îlots occupés sur l'étang de Pavias reçoivent les noms de Pavias_1, Pavias_2, Pavias_3 codés ensuite par PAV_1, PAV_2 et PAV_3 (attention à ce que les codes restent uniques).

Il est recommandé que chaque site soit individualisé selon leur entité physique. L'idée est de pouvoir comprendre le devenir des colonies en fonction de ces entités :

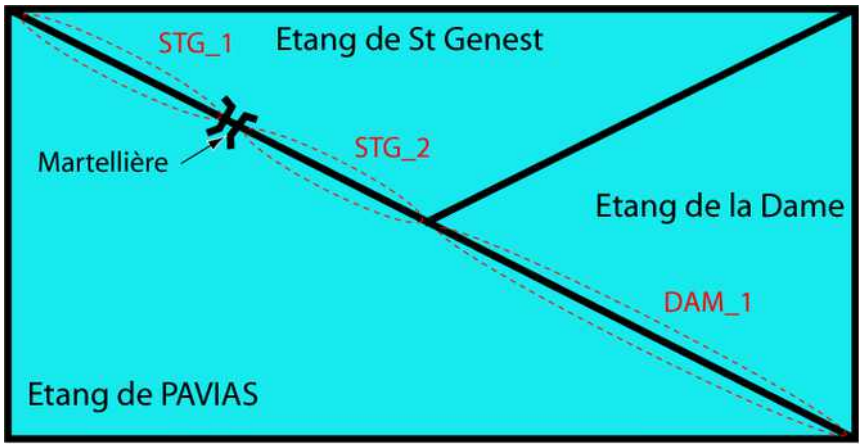
-exemple 1 : deux îlots distinctement séparés l'un de l'autre représente chacun une entité et reçoivent chacun un nom distinct.



-exemple 2 : . deux îlots séparés l'un de l'autre de quelques mètres seulement. Si les îlots présentent par exemple une végétation différente, il est bon de les distinguer car le succès de reproduction des colonies pourra être différent. La situation est similaire si l'un des îlots est séparé de la berge par un canal profond tandis que l'autre est séparé de la berge par de faibles niveaux d'eau, deux situations différentes qui pourront conduire à deux succès de reproduction différents. Inversement, si les deux îlots sont physiquement similaires, ils pourront recevoir le même nom.



-exemple 3 : cas d'une colonie installée sur une digue ou la berge d'un étang. Par convention, la portion de digue entre deux intersections reçoit un nom unique. La portion de digue individualisée peut être raccourcie en présence d'un repère topographique facilement identifiable sur le long terme (cf STG_1 et STG_2 ci-dessous).



Il est recommandé de conserver au bureau une cartographie de référence de l'ensemble des sites historiques de nidification et d'en emmener une copie sur le terrain afin de repérer chaque site occupé au cours du suivi et de localiser les nouveaux sites. La carte de référence pourra ainsi être mise à jour à la fin de la saison. Aujourd'hui, en Languedoc-Roussillon, le CEN L-R fournit cette carte mise à jour à partir de la base de données SIG.

De même, une cartographie générale des zones prospectées doit être établie et mise à jour régulièrement. On doit ainsi pouvoir savoir si l'apparition d'une colonie sur un nouveau site correspond ou bien à la récente colonisation de ce site sur un secteur habituellement prospecté ou à une colonisation peut être ancienne du site situé sur un secteur jamais encore prospecté (extension de la zone de prospection). Les petits laro-limicoles coloniaux sont des espèces très mobiles et un fort renouvellement de l'occupation des sites est observé d'une année à l'autre. C'est pourquoi le recensement de ces espèces nécessite de couvrir tous les ans et de façon hebdomadaire la totalité de la zone de suivi.

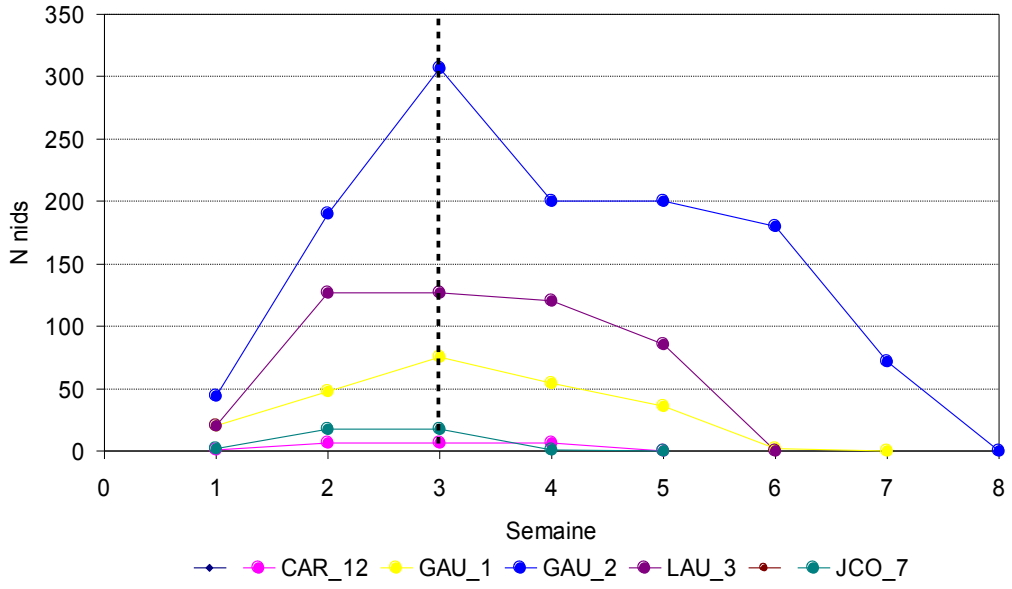
Puisque les données récoltées concernent les colonies en activité l'année considérée, l'absence de données concernant les sites historiques de nidification signifie que ces sites n'ont pas été occupés par des colonies l'année considérée. Il est entendu que ces sites non occupés ont été contrôlés lors de la prospection par les observateurs et que l'absence de colonie a bien été constatée.
La détection des colonies varie en fonction de leur taille et des habitats fréquentés. Les petites colonies de quelques couples peuvent facilement échapper à un observateur. La seule façon de réduire la probabilité de rater des colonies est d'apporter une attention particulière à leur recherche : chaque étang, lagune, marais doivent être parcourue à la jumelle, de préférence à partir de plusieurs points d'observation afin de limiter les angles morts. Ce mode de prospection doit être aussi standardisé que possible afin de réduire la variabilité de la prospection d'une année à l'autre. Dans l'impossibilité de transférer verbalement sur le terrain ce mode de prospection d'un observateur à un autre, l'idéal serait de pouvoir le formaliser par écrit (cartographie des trajets et des points d'observation).

Enfin, assurez-vous d'obtenir les autorisations d'accès sur les propriétés avant le début de la saison afin de pouvoir prospecter l'ensemble de la zone d'étude. En cas de non accès à un secteur, le spécifier en remplissant par « ? » le champ « effectif » dans la base de données à tous les sites historiques de nidification qui n'ont pas été prospectés.

4) Méthode et biais *à l'échelle de la région : bilan régional*

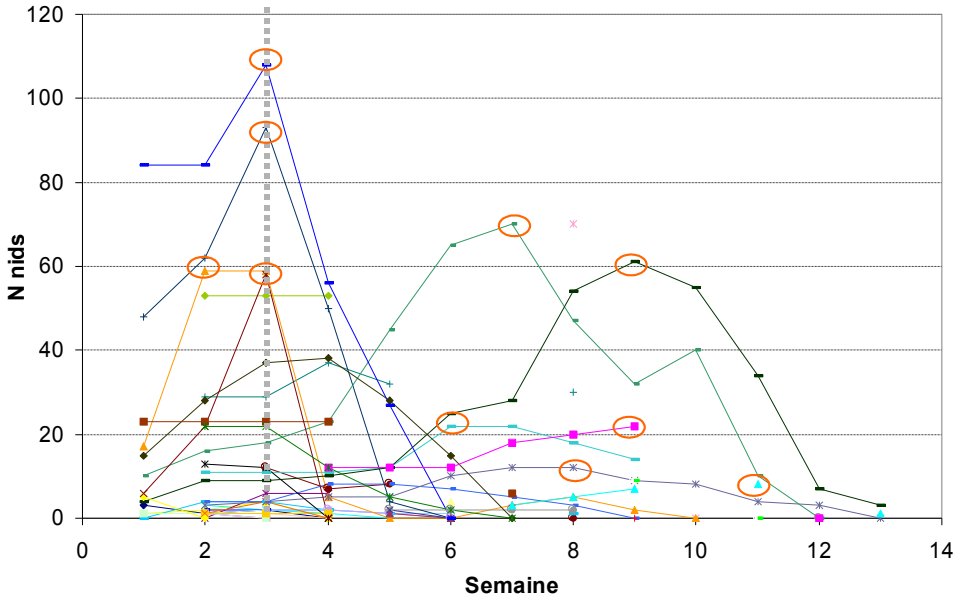
La question est ici : quel est le nombre de couples reproducteurs à l'échelle de la région pour l'année considérée ?
Le décompte des effectifs reproducteurs à l'échelle d'une région, d'un département ou d'une localité vise à intégrer les effectifs de toutes les colonies recensées. Dans le cas d'une bonne synchronisation des colonies, la différence entre l'effectif au pic d'abondance et la somme des effectifs maximaux de chaque colonie est minime. Dans l'exemple de la Mouette mélanocéphale (Figure 3), l'effectif au pic d'abondance est de 533 couples alors que la somme des effectifs max de chaque colonie est de 534 couples.

Figure 3 : Evolution du nombre de nids de la Mouette mélanocéphale en 2008 en Camargue (source AMV/TdV)



Inversement, en présence d'une forte désynchronisation, la différence entre les deux estimations peut être importante. Dans l'exemple de la Sterne pierregarin (Figure 4), l'effectif au pic d'abondance est de 582 couples alors que la somme des effectifs max de chaque colonie (cerclés en orange) est de 860 couples !

Figure 4 : Evolution du nombre de nids de la Sterne pierregarin en 2008 en Camargue. Chaque colonie est représentée d'une couleur différente (source AMV/TdV)



Quelle estimation est la plus proche de l'effectif réel ?

L'effectif au pic d'abondance est une sous-estimation de l'effectif réel car il ne prend en compte ni les couples précoces ayant échoué et qui n'ont pas re-pondu avant le pic, ni les couples tardifs qui ont pondu après le pic. Non biaisé par le double-comptage (probabilité de compter deux fois les mêmes couples), cet estimateur peut être considéré comme l'effectif reproducteur minimum (dans l'exemple de la Sterne pierregarin de la figure 4, on peut être sûr qu'il y avait au minimum 582 couples puisqu'ils étaient tous installés au même moment).

L'estimation des effectifs par la somme des effectifs maximaux de chaque colonie présente l'inconvénient majeur d'être fortement dépendant du taux de réinstallation des colonies : en l'absence de réinstallation, c'est l'estimateur le plus juste car il prend en compte les colonies précoces et tardives ; en présence d'un taux de réinstallation important, tous les oiseaux qui ont échoué sur un site pour se réinstaller sur un autre sont comptés deux fois. Cet estimateur peut être considéré comme l'effectif reproducteur maximum.
La réinstallation et la redistribution des couples ayant échoué en début de saison est un phénomène fréquent chez les petits laro-limicoles coloniaux. C'est lui qui est responsable en grande partie de la désynchronisation des colonies.

Par conséquent, l'estimation des effectifs au pic d'abondance est le moins biaisé et donc le plus appropriée chez ces espèces. Les résultats peuvent cependant être présentés sous forme de fourchette (effectif 2008 de la Sterne pierregarin = 582 – 860 couples), l'effectif réel étant très certainement compris entre ces deux estimateurs et plus proche du premier que du second.

5) Compilation des données

Le résultat de chaque comptage est compilé dans la feuille « Recensement » du fichier excel intitulé « Recensement laro-limicoles ».

Ce fichier est la mémoire du recensement et doit contenir toutes les informations pertinentes relevées au cours de la saison.

Chaque ligne correspond au recensement d'une espèce sur une colonie à une date donnée. Les colonnes suivantes (présentées ici en ligne) sont à compléter :

Intitulé des colonnes	Explication de remplissage	Exemple
Localité	Nom de la localité	Salin de Giraud
Etang	Nom de l'étang	Etang de Pavias
Colonie	Nom de code des colonies	PAV_1
X	Coord. géographique X (WGS84 décimaux)	4,704329
Y	Coord. géographique Y (WGS84 décimaux)	43,361433
Date	Date de l'observation	25/05/2011
Semaine	N° de semaine calendaire	21
Espèce	Goéland railleur Goéland d'Audouin Mouette rieuse Mouette mélanocéphale Sterne pierregarin Sterne naine Sterne caugek Sterne hansel Avocette élégante	Lg La Lr Lm Sh Sa Ss Sn Ra

Consignes :

« Colonie » : un nom unique par site de colonie.

« X » : longitude ; « Y » : latitude ; sur le GPS, prendre la projection Longitude/Latitude en WGS84. Sur Google Earth, cliquer dans le menu sur Outils puis Options et choisir dans l'objet Afficher lat/long l'onglet Degrés décimaux.

« Semaine » : correspond au N° de semaine sur une année.

« Espèce » : prendre l'abréviation du nom de l'espèce basée sur les premières lettres du nom latin.

	Intitulé des colonnes	Explication de remplissage
Contenu des nids lors du passage à pied	VIDE	(1) Nombre de nids vides
	PRED	(2) Nombre de nids prédatés
	PERD	(3) Nombre de nids perdus : œufs froids, perdus etc.
	O1	(4) Nombre de nids à 1 œuf
	O2	(5) Nombre de nids à 2 oeufs
	O3	(6) Nombre de nids à 3 œufs
	O4	(7) Nombre de nids à 4 œufs
	O5	(8) Nombre de nids à 5 œufs
	O6	(9) Nombre de nids à 6 œufs
	O7	(10) Nombre de nids à 7 œufs
	O1P1	(11) Nombre de nids avec 1 œuf et 1 poussin
	O1P2	(12) Nombre de nids avec 1 œuf et 2 poussins
	O1P3	(13) Nombre de nids avec 1 œuf et 3 poussins
	O2P1	(14) Nombre de nids avec 2 œufs et 1 poussin
	O2P2	(15) Nombre de nids avec 2 œufs et 2 poussins
	O3P1	(16) Nombre de nids avec 3 œuf et 1 poussin
	P1	(17) Nombre de nids avec 1 poussin
	P2	(18) Nombre de nids avec 2 poussins
	P3	(19) Nombre de nids avec 3 poussins
	P4	(20) Nombre de nids avec 4 poussins
	P5	(21) Nombre de nids avec 5 poussins
A distance	NID	(22) Nombre de nids ou de couples quand comptés à distance
	TOTAL	Somme des colonnes (4) à (22)

Consignes :

« PRED » et « PERD » : correspond au nombre de nids, et non au nombre d'œufs, prédatés ou perdus. Le nombre d'œufs peut être indiqué dans la colonne Remarques.

« NID » : c'est la colonne à remplir pour les comptes à distance ou par survol et comptabilise le nombre de couples reproducteurs. **Attention, après les premières éclosions, il peut être difficile de comptabiliser les couples avec poussins. Deux cas de figure :**
1) le nombre de couples peut être recensé avec assurance : ou bien la colonne NID peut contenir le nombre de couples (= couples en incubation + couples avec poussins), ou bien la colonne NID ne prend en compte que le nombre de nids en incubation à la condition que les colonnes P1, …, P5 soient remplies avec le nombre de nids avec 1 poussin, …, 5 poussins.
2) le nombre de couples ne peut pas être recensé avec assurance (voir § 2 page 5) : dans ce cas, le comptage n'est pas réalisé et les colonnes NID ou P1, …, P5 ne sont pas remplies. Seule la colonne « Remarques » est complétée par un commentaire sur l'état de la colonie (RAS par exemple), ou une estimation approximative du nombre de poussins ou le nombre de couples en incubation.

« TOTAL » : correspond à la somme des nombre de nids actifs (avec des œufs ou des poussins) et du nombre de nids comptés à distance. Ne prend pas en compte les nids vides perdus ou prédatés.

Quand le nombre de couples ne peut pas être recensé avec assurance (voir § précédent), cette colonne est vide.

	Intitulé des colonnes	Explication de remplissage	Exemples
	Rq	Observations sur le déroulement de la reproduction et les causes d'échec.	Traces de renard
	Obs	Nom de ou des observateur(s)	CPN
	Type comptage	A pied A distance A distance avec une cache Mixte (à pied et à distance) Survol	P D C M S
Compte des poussins pour le succès de reproduction	Pu 1sem	Nombre de poussins âgés d'1 semaine	12
	Pu 2sem	Nombre de poussins âgés de 2 semaines	10
	Pu 3sem	Nombre de poussins âgés de 3 semaines	8
	Pu 4sem	Nombre de poussins âgés de 4 semaines	2
	Pu volants	Nombre de poussins volants	0

Consignes :

« Rq » : Toute information pertinente sur le déroulement de la reproduction. En l'absence de comptage, voir la consigne se référant à la colonne NID. **En cas d'échec de la colonie et abandon du site, se rendre systématiquement à pied sur le site afin de rechercher tout indice permettant d'identifier les causes d'échec (voir § 2 page 5).**

« Pu 1sem », … « Pu volants » : ces colonnes indiquent le nombre de poussins recensés par catégorie d'âge lors de l'estimation du succès de reproduction. Elles permettront de remplir la feuille « Productivité » (voir § 7 « Le suivi de la productivité en poussins ») du fichier excel « Recensement laro-limicoles ».

6) Synthèse pour l'estimation des effectifs reproducteurs régionaux

La feuille « Recensement » du fichier excel « Recensement laro-limicoles » une fois remplie permet de construire la synthèse des données pour estimer les effectifs régionaux de chaque espèce. Vous pouvez la construire pour votre propre territoire de recensement mais la démarche prend toute sa valeur une fois que l'ensemble des données régionales sont compilées.

Pour chaque espèce, la construction de la synthèse du suivi se fait automatiquement en utilisant dans le menu Outils de Excel « Tableaux croisés dynamiques » ou dans le menu Données de Libre Office « Table de Pilote ».
En prenant en compte les colonnes « Espèce », « Semaine », « Colonie » et « TOTAL », on peut alors produire pour chaque espèce un tableau présentant les effectifs reproducteurs (TOTAL) par semaine (en colonne) et par colonie (en ligne).

Ce tableau permet de visualiser l'évolution hebdomadaire des effectifs de l'ensemble des colonies et de déterminer l'effectif maximal observé sur chaque colonie. La somme des effectifs hebdomadaires de chaque colonie (somme sur chaque colonne) permet en outre de calculer l'effectif hebdomadaire de la population et de déterminer le pic d'abondance et son effectif.

Selon les colonies, le nombre de recensement hebdomadaire varie. Par exemple, les colonies recensées par photographie aérienne ne sont couvertes au mieux que par deux passages au cours de la saison. De même, après l'éclosion des poussins, il est souvent difficile de recenser le nombre de couples. Aussi, les séries hebdomadaires de comptage présentent des trous. Des règles empiriques ont été établies afin d'extrapoler un effectif théorique en l'absence de données. Ces règles sont appliquées principalement sur les semaines de recensement qui entourent le pic d'abondance de l'espèce et sont négligées quand on s'éloigne de ce pic.

Les règles d'extrapolation ne sont données ici qu'à titre d'information afin de montrer l'importance de noter certaines informations dans la feuille « Recensement ».

Exemple de tableau de synthèse du suivi :

Colonie	Semaine								Max
	19	20	21	22	23	24	25	26	
BEA_20	0	9	9	0					9
FAN_3		0	2	7	9	6	6	6	9
GAR_6	22	22	52	81	65	56	40	24	81
JCO_3			0	1	0				1
JCO_4	0	5	22	20	1	0			22
JCO_7	19	53	97	97	97	97			97
MUL_6	5	17	39	46	42	42	42		46
PAV_1		0	1	2	2	2	3	4	4
PEB_3				1	1	1	1	1	1
PRA_3				0	4	0			4
PRA_5			0	1	1	1	1	1	1
QUA_4	0	5	6	0	1	2	1		6
RAS_11				0	1	2	3	7	7
STA_23	17	17	8	0					17
STA_4	0	2	2	1	0				2
STG_1			0	10	21	23	37	37	37
STG_13				2	1	1			2
STG_14					0	4	0		4
VAG_5		0	3	0					3
VIG_3					2	2	0		2
Somme	63	130	241	**269**	248	239	134	80	**355**

Signification du code couleur :
Noir : Recensement des nids à pied
Bleu : Recensement à distance
Jaune : Premières éclosions
Rouge : Effectif extrapolé quand la colonie n'est pas contrôlée ou n'est pas recensée.

Cas d'un trou entre deux données : ici, la présence de la colonie est certaine. Le report est calculé par la moyenne entre les deux comptages, rapportée au nombre de semaines manquantes selon une progression linéaire.

Colonie	21	22	23	24	25	26	27
PAV_1		8	12	16			
PAV_2		8	11	14	17		

Cas d'un trou en début ou fin d'une série de données : en l'absence d'information sur la présence ou non de la colonie, un report de l'effectif recensé la semaine précédente (en fin de série) ou la semaine suivante (en début de série) est effectué. Quand la colonie est présente (notée dans la colonne « Remarques ») mais non recensée, le report peut alors être effectué

sur une semaine supplémentaire (c'est la cas notamment en fin de série quand la colonie cesse d'être recensée à cause de la présence des poussins).

Colonie	21	22	23	24	25	26	27
SDG_1			2	2	2		
SAM_4		8	8	6	6		
SAM_8	24	48	54	54	54		

Remarquez l'importance de noter l'absence de colonie (TOTAL = 0) pour le décompte de l'effectif total qui évite de faire une extrapolation inappropriée (exemple de la colonie SAM_4 ci dessous).

Colonie	21	22	23	24	25	26	27
SDG_1			2	2	2		
SAM_4		0	8	6	6		
SAM_8	24	48	54	54	54		

Cas de l'observation d'éclosion sur la colonie : l'observation d'éclosion ou des permiers poussins une semaine donnée (dans les colonnes qui concernent le compte de nids avec poussins ou dans la colonne « Remarques ») permet de savoir que les premiers couveurs étaient présents sur le site depuis un nombre de semaine correspondant à la durée de l'incubation (2 semaines pour la sterne naine, 3 semaines pour les autres espèces) + l'âge des poussins observés. Le report est donc effectué en conséquence.
Si l'observation est faite lors d'un comptage à pied, les poussins ont moins d'une semaine et le report n'est que sur la durée de l'incubation (cas de PAV_2 ci-dessous).
Si l'observation est faite à distance sans information sur l'âge des poussins, il est supposé que les poussins sont âgés d'au moins une semaine (avant, ils restent dans le nid et sont difficilement visibles). Le report est donc effectué sur 1 semaine supplémentaire par rapport à la durée d'incubation (cas de PAV_1 ci-dessous).
Si l'âge des poussins est précisé, le report = durée d'incubation+âge des poussins.

Colonie	21	22	23	24	25
PAV_1 poussins observés à distance en sem25	13	13	13	13	16
PAV_2 compté à pied en sem25		23	23	23	25

7) Le suivi de la productivité en poussins

La variation des effectifs reproducteurs répond à un grand ensemble de facteurs, locaux ou externes, et n'est pas un indicateur suffisamment fiable de l'état de santé d'une population locale. Outre qu'une décroissance des effectifs peut subvenir avec un temps de latence de plusieurs années suite à des problèmes locaux, le mouvement des individus entre populations peut empêcher toute détection de problèmes de conservation. Ainsi, une forte immigration peut entraîner une forte croissance des effectifs reproducteurs sur une localité alors que localement les colonies présentent une production en poussins insuffisante pour assurer, à elle seule, le maintien de la population. C'est le cas par exemple du Goéland railleur.

A ce titre, le succès de la reproduction est un paramètre de premier intérêt car il dépend en grande partie des facteurs locaux (alimentation, prédation etc.) et répond de façon immédiate aux changements.

Le succès de la reproduction s'exprime à proprement parlé à partir d'un échantillon de nids marqués à partir desquels on estime le nombre de poussins parvenus jusqu'à l'envol. Cette approche scientifique requiert un investissement en temps important et des dispositifs de terrain (marquage des poussins au nid, construction d'enclos autour de chaque nid) souvent incompatible avec le besoin de tranquillité des colonies.

Une autre approche, moins précise, consiste à rapporter le nombre total de poussins produits avant l'envol sur le nombre total de couples estimés durant le recensement. Cette méthode laisse place à une faible précision de la productivité en poussins et ne permet pas de distinguer de petites différences entre colonies. Mais elle permet cependant de savoir si la reproduction a été nulle, médiocre ou plutôt bonne sur une colonie. Ce niveau de précision paraît suffisante par rapport aux objectifs de conservation que l'on se fixe au départ.

<u>Méthode</u>

Le but est ici non pas de recenser le nombre maximal de poussins, proches de l'envol, produits sur une colonie mais **de recenser le nombre de poussins proches de l'envol produit par les couples recensés à un moment donné**. Ce moment correspond le plus souvent à celui où l'effectif reproducteur est le plus important dans une semaine proche des éclosions (semaine 3 dans l'exemple ci-dessous). Tous les poussins issus des couples qui se sont installés après cette semaine ne doivent pas être pris en compte.

C'est pourquoi, dans l'absolu, il n'est pas nécessaire de recenser les poussins toutes les semaines. Puisqu'il faut donner le temps aux poussins de grandir, leur compte ne commence que 3 à 4 semaines après les premières éclosions (semaine 8 ci-dessous), c'est à dire au moment où les premiers poussins éclos (à la semaine 4) en sont à leur 4ème semaine et proches de l'envol. Pour la Sterne naine dont le développement des jeunes est plus rapide, faire le premier recensement 3 semaines après les premières éclosions.

Afin d'optimiser la qualité du compte des poussins, l'utilisation d'une cache mobile et portable est fortement recommandée pour réduire la distance entre l'observateur et la colonie. Les poussins se cachent souvent dans le végétation, aussi prenez le temps de compter en observant le nourrissage par les parents (les poussins sortent alors de la végétation).

Les poussins sont recensés par classe d'âge d'une semaine à partir de critères de plumage :

Semaine 1: plumage en duvet
Semaine 2: mue du ventre (apparition plumes sur le ventre)
Semaine 3: mue de la tête
Semaine 4: plumage complet (ou presque)

Dans l'exemple ci-dessous, le but est d'estimer le nombre de poussins proches de l'envol produits par les 151 couples recensés en semaine 3. Ces 151 couples rassemblent les oiseaux ayant pondu en semaine 1, 2 et 3. Durant la semaine 8, sont observés les poussins de 1 à 4 semaines. Les poussins de 4 semaines sont ceux parvenus à l'éclosion la semaine 4, issus des œufs pondus par les 70 couples installés en semaine 1. De même, les poussins de 3 semaines sont ceux issus des œufs pondus en semaine 2 etc. La somme total de ces poussins comptés en semaine 8 est de 110 poussins.

	Sem 1	Sem 2	Sem 3	Sem 4	Sem 5	Sem 6	Sem 7	Sem 8	Sem 9
N couples	70	122	151	147	135	121	146	153	
N poussin 1 sem.								4	5
N poussin 2 sem.								18	3
N poussin 3 sem.								39	23
N poussin 4 sem.								53	38
N poussin volants								0	41
							Somme =	110	102

Sous-estimation

Sous-estimation

Le nombre de poussins de 1 et 2 semaines est fortement sous-estimé car ils sont souvent à cet âge peu mobiles et cachés dans la végétation. Aussi, pour compléter ce compte, un second recensement est réalisé une semaine plus tard. Les poussins de 2 semaine en semaine 8 ont donc trois semaines en semaine 9. Mais les poussins qui avaient alors 4 semaine en semaine 8 sont volants en semaine 9 et leur déplacement ponctuel hors de la colonie fait en sorte que leur nombre est cette fois sous-estimé.

Les effectifs des poussins recensés (ici en sem 8 et 9) sont reportés dans les colonnes « Pu 1sem, … Pu volants » de la feuille « Recensement » du fichier de données. Ils sont ensuite utilisés pour la calcul de productivité.

<u>Estimation de la productivité</u>

La productivité est calculée à partir des comptes de poussins les moins biaisés. Dans l'exemple ci-dessus, le compte final ne retient que les poussins de 3 et 4 semaines de la semaine 9 et les poussins de 4 semaines de la semaine 8 :

53 + 38 + 23 = 114 poussins.

La productivité de la colonie est donc :

114 poussins / 151 couples = 0,75 poussin par couple.

A noter que les 8 poussins de 1 et 2 semaine en semaine 9 ne sont pas pris en compte car issus d'œufs pondus après la semaine 3.
Du fait de la faible précision des recensements à distance, le nombre de poussins est généralement sous-estimé. Il est alors préférable de rendre compte de la productivité sous forme de fourchette :

Classe de productivité	Productivité observée (P)	N jeunes min	N jeunes max
0	aucun poussin à l'envol	0	0
1	$0 < P \leq 0{,}1$ poussin par couple	N couples* 0,01	N couples* 0,1
2	$0{,}1 < P \leq 0{,}5$ poussin par couple	N couples* 0,11	N couples* 0,5
3	$0{,}5 < P \leq 1$ poussin par couple	N couples* 0,51	N couples* 1
4	$1{,}1 < P \leq 1{,}5$ poussin par couple	N couples* 1,1	N couples* 1,5
5	$P > 1{,}5$ poussins par couple	N couples* 1,6	N couples* 2

Dans l'exemple ci dessus, la productivité estimée à 0,75 poussin par couple correspond au code de productivité 3 et le nombre de poussin à l'envol doit être compris entre 77 (151 * 0,51 = 77) et 151 poussins (151*1 = 151).

Le résultat de chaque comptage est compilé dans le fichier excel intitulé « Recensement laro-limicoles », à la feuille « Productivité ». Chaque ligne correspond au résultat de productivité d'une espèce sur une colonie à une date donnée. Les colonnes suivantes (présentées ici en ligne) sont à compléter :

Intitulé des colonnes	Explication de remplissage	Exemple
Localité	Nom de la localité	Salin de Giraud
Etang	Nom de l'étang	Etang de Pavias
Colonie	Nom de code des colonies	PAV_1
Espèce	Goéland railleur Goéland d'Audouin Mouette rieuse Mouette mélanocéphale Sterne pierregarin Sterne naine Sterne caugek Sterne hansel Avocette élégante	Lg La Lr Lm Sh Sa Ss Sn Ra
Date	Date du recensement des couples pris en compte	25/06/2011
Année	Année du recensement	2011
Nombre de couples	Nombre de couples pris en compte	151
Eclosion	Absence d'éclosion Présence d'éclosion Inconnu	0 1 9
N poussins observés	Nombre total de poussins recensés sur les deux visites	114
Productivité	Code productivité	3
N Jeunes min	Nombre min de jeunes calculé à partir du code productivité	77
N jeunes max	Nombre max de jeunes calculé à partir du code productivité	151

Il paraît illusoire de prétendre estimer le succès de toutes les colonies même s'il est estimé sur une partie d'entre elles durant le suivi des effectifs : **en effet, toutes les colonies ayant échoué avant l'envol doivent être prises en compte**.
Parmi les colonies qui amènent des poussins à l'envol, il est souvent nécessaire de faire une sélection. Naturellement, la productivité des colonies où le compte des poussins est impossible ne sera pas estimée. Si, faute de temps, vous ne pouvez réaliser cette estimation sur les autres colonies, choisissez en priorité :

- **les colonies installées sur des îlots ayant fait l'objet d'aménagement depuis 2007, afin de mesurer la pertinence des aménagements. Le suivi de ces colonies est prioritaire.**
- les colonies les plus grandes, qui pourraient contribuer de la façon la plus significative sur la production totale en poussins,
- les colonies sur lesquelles la productivité a été calculée l'année précédente, afin d'avoir une mesure de l'évolution de la productivité entre les années.

Appendix 2: Bayesian models

MODEL A1

```
model
{
### biological parameters ###
# clz = Pr(colonization)
# abd = Pr(abandonment)
### define transition probabilities (math. parameters) ###
for (i in 1:N)
{
for (k in 1:K)
{
p[1,i,k,1] <- 1-pba[k]
p[1,i,k,2] <- pba[k] * (1-clz[i,k])
p[1,i,k,3] <- pba[k] * clz[i,k]
p[2,i,k,1] <- pbna[k]
p[2,i,k,2] <- (1-pbna[k])*(1-clz[i,k])
p[2,i,k,3] <- (1-pbna[k])*clz[i,k]
p[3,i,k,1] <- pbna[k]
p[3,i,k,2] <- (1-pbna[k])*abd[i,k]
p[3,i,k,3] <- (1-pbna[k])*(1-abd[i,k])
}
}
### covariate dependence - type of site ###
for (i in 1:N)
	{
	for (k in 1:K)
		{
		#  effect of island type on prob. of colonization
		logit(clz[i,k]) <- coef.clz[1] + coef.clz[2] * type[i,2]
		#  effect of island type and colony size the year before on prob. of abandonment
		logit(abd[i,k]) <- coef.abd[1] + coef.abd[2] * type[i,2] + coef.abd[3] * size[i,k]
		}
	}
### likelihood ###
# y is the dataset
for (i in 1:N)
	{
	for (j in 2:(K+1))
		{
				y[i,j] ~ dcat(p[y[i,j-1],i,j-1,1:3])
		}
	}
### priors ###
# colonization
for (i in 1:2){
coef.clz[i] ~ dnorm(0,0.001)
```

```
}
# abandonment
for (i in 1:3){
coef.abd[i] ~ dnorm(0,0.001)}
}
# pba and pbna
for (k in 1:K)
{pba[k] ~ dunif(0,1)
pbna[k] ~ dunif(0,1)
}
}
```

MODEL A2

```
model
{
### define transition probabilities (math. parameters) ###
for (i in 1:N)
{
for (k in 1:K)
{
p[1,i,k,1] <- 1-pba[k]
p[1,i,k,2] <- pba[k] * (1-clz[i,k])
p[1,i,k,3] <- pba[k] * clz[i,k]
p[2,i,k,1] <- pbna[k]
p[2,i,k,2] <- (1-pbna[k])*(1-clz[i,k])
p[2,i,k,3] <- (1-pbna[k])*clz[i,k]
p[3,i,k,1] <- pbna[k]
p[3,i,k,2] <- (1-pbna[k])*abd[i,k]
p[3,i,k,3] <- (1-pbna[k])*(1-abd[i,k])
}
}
### covariate dependence ###
for (i in 1:N)
	{
	for (k in 1:K)
	{
	#  effects on prob. of colonization – occupation previous year, type of site
	logit(clz[i,k]) <- coef.clz[1] + coef.clz[2] * species[i,k] + coef.clz[3] * type[i,2]
	#  effects on prob. of abandonment – size of the colony previous year, type of site, breeding
outcome previous year
	logit(abd[i,k]) <- coef.abd[1] + coef.abd[2] * effectif[i,k] + coef.abd[3] * type[i,2] +
coef.abd[4] * repro_e[i,k]
	}
	}
### likelihood ###
for (i in 1:N)
	{
```

```
        for (j in 2:(K+1))
                {
                                y[i,j] ~ dcat(p[y[i,j-1],i,j-1,1:3])
                }
        }
### priors ###
# abandonment
for (i in 1:4){
coef.abd[i] ~ dnorm(0,0.001)}
# colonization
for (i in 1:3){
coef.clz[i] ~ dnorm(0,0.001)}
# pba and pbna
for (k in 1:K)
{pba[k] ~ dunif(0,1)
pbna[k] ~ dunif(0,1)
}
clz.intercept<-coef.clz[1]
clz.type<-coef.clz[1]+coef.clz[3]
clz.species<-coef.clz[1]+coef.clz[2]
abd.intercept<-coef.abd[1]
abd.effectif<-coef.abd[2]
abd.type<-coef.abd[1]+coef.abd[3]
abd.repro<-coef.abd[1]+coef.abd[4]
}
```

MODEL B1

```
model
{
### define transition probabilities (math. parameters) ###
for (i in 1:N)
{
for (k in 1:K)
{
p[1,i,k,1] <- 1-pba[k]
p[1,i,k,2] <- pba[k] * (1-clz[i])
p[1,i,k,3] <- pba[k] * clz[i]
p[2,i,k,1] <- 0
p[2,i,k,2] <- 1-clz[i]
p[2,i,k,3] <- clz[i]
p[3,i,k,1] <- 0
p[3,i,k,2] <- abd[k]
p[3,i,k,3] <- 1-abd[k]
}
}
### covariate dependence ###
for (i in 1:N)
```

```
        {
        # effects on prob. of colonization – shape of the island, depth of the water around the island,
        # substrate type on the island, vegetation cover (covar[i,1]), area of the island (covar[i,2]) and
        #distance to the shore (covar[i,3])
        logit(clz[i]) <- coef.clz[1] + coef.clz[2] * shape[i,2] +
        coef.clz[3] * Cdepth[i,2] + coef.clz[4] * substrate[i,2] + coef.clz[5] * substrate[i,3]+
        coef.clz[6] * covar[i,1] + coef.clz[7] * covar[i,2] + coef.clz[8] * covar[i,3]
        }
### likelihood ###
for (i in 1:N)
        {
        for (j in 2:(K+1))
                {
                                y[i,j] ~ dcat(p[y[i,j-1],i,j-1,1:3])
                }
        }
### priors ###
# availability
for (k in 1:K)
{pba[k] ~ dunif(0,1)
# abandonment
abd[k] <- abdtemp
}
abdtemp ~ dunif(0,1)
# colonization
for (i in 1:8){coef.clz[i] ~ dnorm(0,0.001)}
### OUTPUT ###
clz.intercept<-coef.clz[1]
clz.stretched<-coef.clz[1]+coef.clz[2]
clz.deep<-coef.clz[1]+coef.clz[3]
clz.shell<-coef.clz[1]+coef.clz[4]
clz.sand<-coef.clz[1]+coef.clz[5]
clz.vegetation<-coef.clz[6]
clz.area<-coef.clz[7]
clz.distance<-coef.clz[8]
}
```

MODEL B2

```
model
{
### define transition probabilities (math. parameters) ###
for (i in 1:N)
{
for (k in 1:K)
{
p[1,i,k,1] <- 1-pba[k]
p[1,i,k,2] <- pba[k] * (1-clz[i])
```

```
p[1,i,k,3] <- pba[k] * clz[i]
p[2,i,k,1] <- 0
p[2,i,k,2] <- 1-clz[i]
p[2,i,k,3] <- clz[i]
p[3,i,k,1] <- 0
p[3,i,k,2] <- abd[k]
p[3,i,k,3] <- 1-abd[k]
}
}
### covariate dependence ###
for (i in 1:N)
	{
	# effects on prob. of colonization – shape of the island, depth of the water around the island,
	#vegetation cover (covar[i,1]), area of the island (covar[i,2]) and distance to the shore
	#(covar[i,3])
	logit(clz[i]) <- coef.clz[1] + coef.clz[2] * shape[i,2] +coef.clz[3] * Cdepth[i,2] +
	coef.clz[4] * covar[i,1] + coef.clz[5] * covar[i,2] + coef.clz[6] * covar[i,3]
	}
### likelihood ###
for (i in 1:N)
	{
	for (j in 2:(K+1))
		{
			y[i,j] ~ dcat(p[y[i,j-1],i,j-1,1:3])
		}
	}
### priors ###
# availability
for (k in 1:K)
{pba[k] ~ dunif(0,1)
# abandonment
abd[k] <- abdtemp
}
abdtemp ~ dunif(0,1)
# colonization
for (i in 1:6){coef.clz[i] ~ dnorm(0,0.001)}
### OUTPUT ###
clz.intercept<-coef.clz[1]
clz.stretched<-coef.clz[1]+coef.clz[2]
clz.deep<-coef.clz[1]+coef.clz[3]
clz.vegetation<-coef.clz[4]
clz.area<-coef.clz[5]
clz.distance<-coef.clz[6]
}
```

S.D.G.

RÉSUMÉ

Pour faire face aux changements rapides de l'environnement induits par l'Homme, de nombreuses politiques publiques de protection de la nature ont été mises en place. Parmi celles-ci, les mesures compensatoires conduisent à restaurer des habitats d'espèces, qui peuvent cependant créer des pièges écologiques. Ce risque est particulièrement grand pour les dispositifs artificiels, largement plébiscités, dont il est aujourd'hui crucial d'évaluer l'impact sur les populations. Dans cette thèse, à travers les exemples du Rollier d'Europe et des Laridés coloniaux nichant dans le Sud de la France, je montre que le test de l'hypothèse de piège écologique est bien adapté à l'évaluation des dispositifs artificiels, et est généralisable à d'autres contextes. L'étude de mécanismes de création des pièges permet également la formulation de recommandations. Je propose une démarche adaptative pour la conception, la mise en œuvre et l'évaluation des projets de restauration et de compensation écologique.

MOTS CLÉS

Coracias garrulus ; nichoir ; cavité naturelle ; îlot artificiel ; dynamique d'occupation ; conservation

ABSTRACT

In order to cope with the human induced rapid environmental changes, many public actions for the protection of nature have been undertaken. Among these are those biodiversity offsetting measures that can enable the restoration of species habitats. These can however create ecological traps. This risk is particularly great for artificial devices which have been widely acclaimed but whose impact on the target populations is often untested. In this thesis, I use the examples of the European roller and the colonial Laridae breeding in the south of France, to show that the test of the ecological trap hypothesis is well adapted to the evaluation of artificial devices, and is generalizable to other contexts. The study of trap creation mechanisms also allows the formulation of good practice recommendations. I propose an adaptive approach for the design, implementation and evaluation of restoration and biodiversity offsetting projects.

KEYWORDS

Coracias garrulus; nestbox; natural cavity; artificial island; occupancy dynamic ; conservation