



HAL
open science

Dynamique, régulation et viabilité des populations restaurées : le cas du Vautour moine (*Aegypius monachus*) en France

Typhaine Rousteau

► To cite this version:

Typhaine Rousteau. Dynamique, régulation et viabilité des populations restaurées : le cas du Vautour moine (*Aegypius monachus*) en France. Biodiversité et Ecologie. Sorbonne Université, 2020. Français. ⟨NNT : 2020SORUS439⟩. ⟨tel-03663395⟩

HAL Id: tel-03663395

<https://theses.hal.science/tel-03663395v1>

Submitted on 10 May 2022

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.



HAL Authorization

Sorbonne Université

École doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme : Écologie & Évolution

ED 227

Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation – CESCO UMR7204

Équipe Conservation et Restauration des Populations

Dynamique, régulation et viabilité des populations restaurées

*Le cas du Vautour moine (*Aegypius monachus*) en France*

Par **Typhaine ROUSTEAU**

Thèse de doctorat de Biologie de la Conservation

Dirigée par Olivier DURIEZ, Jean-Baptiste MIHOUB et François SARRAZIN

Présentée et soutenue publiquement le 20 octobre 2020

Devant un jury composé de :

Arnaud BÉCHET, Chargé de Recherche, Tour du Valat

Rapporteur

Emmanuelle CAM, Professeure, LEMAR

Rapportrice

Sarah CUBAYNES, Maître de Conférences, CEFE-CNRS

Examinatrice

Nicolas LOEUILLE, Professeur, IEES, SU

Examinateur

Sonia SAÏD, Adjointe au directeur d'unité Flore et Végétation, OFB

Examinatrice

François SARRAZIN, Professeur, CESCO, SU

Directeur de thèse

Olivier DURIEZ, Maître de Conférences, Université de Montpellier

Invité (Co-directeur)

Jean-Baptiste MIHOUB, Maître de Conférences, CESCO, SU

Invité (Co-directeur)

Remerciements

L'aboutissement de ce travail est le fruit de nombreuses collaborations et rencontres tant au niveau professionnel que personnel et je tiens à toutes et tous vous témoigner ma reconnaissance pour votre accompagnement et soutien durant ces quatre années de thèse. Je veillerai à n'oublier personne mais pardonnez-moi si jamais votre nom n'y figure pas, le cœur y est.

Je souhaite tout d'abord adresser de chaleureux remerciements à mes directeurs de thèse **Olivier Duriez, Jean-Baptiste Mihoub** et **François Sarrazin** pour avoir accepté de monter ce projet avec moi bien qu'à la base ce n'était pas prévu. Un brin de passion pour ce rapace fabuleux, un mail, une rencontre, le dépôt (rapide) du projet à l'ED et nous voilà 4 ans plus tard... Merci à tous les trois de m'avoir fait confiance et de m'avoir soutenue tout au long de cette aventure ! J'ai énormément appris à vos côtés.

François, Mr FILLASDEN ! Tu m'as tant fait rire avec cette histoire et toutes les autres anecdotes que tu as pu nous raconter, que ce soit les captures de vautours, les rencontres vautours, les conf et autres ... Merci pour ton expertise inégalable, ta réflexion sur nos sujets et aussi pour avoir toujours le mot rassurant même dans les (mes) moments de grande panique 😊. Les team building avec le groupe trans' étaient géniaux et j'espère avoir de nouveau l'occasion de perfectionner mon Haïstoric english !

JB, merci pour ton franc parler et pour ton investissement dans ma thèse ! Tu m'as énormément guidée pendant ces années ! Merci aussi pour les petits coups de fil ou mails même le soir, c'est chouette de pouvoir se parler librement. J'ai toujours en tête tes petites expressions : « Le mieux est l'ennemi du bien » que j'essaie d'appliquer ! Si si, c'est vrai ! (Bon même si c'était votre credo à tous les trois me concernant) ou « Tous les modèles sont faux, mais certains sont utiles » et j'en passe d'autres). Elles t'ont valu d'être sur notre mur de citations dans le bureau Coquelicot !

Olivier, merci pour ton enthousiasme et pour ton optimisme débordant ! Merci de partager ta passion naturaliste, que ce soit au sujet des vautours ou autres ! et sur la recherche ! Besoin d'une ref ? Dudu est là ! C'est chouette d'avoir fait du terrain à tes côtés que ce soit pour le STOC ou pour les captures de vautours. Les fameuses séances avec les collets à pattes radio-télécommandés, on y a cru ! Mais les autres techniques auront finalement eu plus de succès. D'ailleurs merci à toi et à **Sophie** pour m'avoir prêté votre maison quand j'avais les sessions de terrain. Bien que la thèse s'achève, j'espère avoir droit à mon intronisation à Rocamadour.

Merci énormément à tous les trois, j'espère que l'on continuera à travailler ensemble !

Je tiens également à remercier les membres de mon jury de thèse d'avoir accepté d'évaluer mes travaux. Merci aux rapporteurs : **Arnaud Béchet** et **Emmanuelle Cam**, ainsi qu'aux examinateurs : **Sarah Cubaynes, Nicolas Loeuille** et **Sonia Saïd**. Je remercie aussi les membres de mon comité de thèse : **Frédéric Jiguet, Alexandre Million** et **Roger Pradel** pour leurs conseils avisés durant cette thèse.

Merci à **Sorbonne Université** pour le financement de cette thèse, ainsi qu'au **Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris** et à **The Royal Zoological Society of Antwerp (RZSA)** pour le financement d'un contrat de chargée de recherche (convention **MNHN SJ N°1034/19**) qui m'a permis de prolonger mon doctorat et de développer les chapitres IV et VI.

J'adresse maintenant de profonds remerciements à toutes les équipes et bénévoles du **Fonds d'intervention pour les rapaces (FIR)** devenu la **LPO Grands Causses**, du **Parc National des Cévennes (PNC)**, de **Vautours en Baronnies** et de la **LPO PACA (Antenne du Verdon)** sans qui le retour du Vautour moine en France et cette thèse n'auraient jamais vu le jour. Merci pour tout le travail que vous réalisez sur le terrain au quotidien et pour votre énorme investissement pour saisir (et surtout rapatrier) les données dans la base commune Vautours sur lesquelles repose l'essentiel de ce travail de doctorat. Merci également à vous toutes et tous pour le partage de votre passion, de vos connaissances, de votre expérience sur le terrain toujours dans la bonne humeur et la bienveillance. Je suis heureuse de vous avoir rencontrés et de compter parmi vous désormais quelques précieux.ses ami.e.s.

Merci à toi **Raphaël Néouze**, tu m'as permis de faire mon premier pas dans l'**équipe de la LPO Grands Causses** en 2014 en tant que bénévole pour le suivi des Gypaètes barbus et c'est ce qui m'a finalement conduit jusqu'ici. Merci à **Léa Giraud** et à **Bruno Veillet** qui lui ont succédé et qui m'ont permis de venir me ressourcer au bureau quand j'étais dans la région. Surtout dans la dernière ligne droite, ça a été d'un grand soutien d'être auprès de l'équipe. Merci à toi **Philippe Lécuyer** pour m'avoir fait revivre l'historique des lâchers de Vautours moines jusque dans les moindres détails, pour m'avoir appris les rouages de la base commune agrémentés de tirades sorties de Cyrano de Bergerac et autres pièces de théâtre, pour les photos de truite, la spéléo avec **Odile** (que je remercie également pour la relecture consciencieuse de ce manuscrit), et pour les sorties terrain dont le baguage avec **Thierry David**. Merci à toi **Thierry**, pour ta gentillesse, pour toutes les sessions terrain dont celle avec le sauvetage du petit bouledogue et pour toutes nos discussions. C'est au retour de l'une de ces fameuses sorties que j'ai finalement contacté François, JB et Olivier pour développer ce sujet de thèse. Merci à toi **Renaud Nadal** pour ton aide précieuse dans la rédaction (ça tombait bien que tu aies également le PNA à rédiger 😊), pour la petite escapade papillons et merci aussi pour la soirée couture avec **Alice** pour fabriquer « l'épuiette à vautours ». Merci également à toi **Robert Straughan** pour les curées et le partage de tes connaissances naturalistes. Merci à tous les 4 pour avoir mis en place différents stratagèmes pour capturer les Vautours moines dans les Causses, attendu de longues heures dans un affût et pour avoir mis les pieds et les mains dans le purin de cochon, mes bottes en portent encore l'odeur ! Merci à **Noémie Ziletti**, à **Katia Daudigeos** et à **Emmanuelle Voisin** pour m'avoir ouvert votre maison pendant les périodes de terrain et pour votre amitié tout simplement. Merci également à tous les autres membres de l'équipe que j'ai pu côtoyer : **Flavie Lescure**, **Cynthia Auge**, **Nadine Paluch**, **Karine Villeneuve**, **Sophie Jude**, **Alexis Genuy**, les bénévoles gypa, etc. Merci à vous toutes et tous pour les pauses cafés/tisanes, les discussions, le barbecue au bord du Tarn et la légèreté que vous m'avez apportée dans le rush final.

Bien que nous n'ayons pas été aussi souvent en contact que lorsque j'étais bénévole gypa ou en stage de Master 1 sur la Chevêche d'Athéna, je tiens ici à remercier toute l'**équipe du PNC** et notamment l'**antenne Grands Causses** pour leur implication dans la collecte des données. Je pense en particulier à toi **Jean-Louis Pinna**, merci pour ta gentillesse et le partage de ton incroyable

expérience dont les récits de baguage de Vautours fauves. Tu es un exemple pour moi ! Merci aussi pour votre accueil chaleureux avec **Édith**. Merci à toi et à **Constant Bagnolini** (anciennement du **FIR**) d'avoir été présents pour l'une des sessions de capture au cannon-net. Merci également à **Isabelle Malafosse**, ainsi qu'à **Bruno Descaves** pour votre gentillesse, votre implication sur le terrain et la saisie des données. Merci également à **Hervé Pick**, **Jocelyn Fonderflick**, ainsi qu'à tous les autres membres de l'équipe.

Ce fut également un énorme plaisir de collaborer avec vous l'équipe de **Vautours en Baronnies**. Merci pour la petite escapade drômoise avec les collègues au démarrage de cette thèse pour apprendre à faire connaissance, pour m'avoir fait découvrir la région et pour avoir partagé toutes vos expériences avec moi. Un grand merci à vous trois **Christian Tessier**, **Julien Traversier**, **Gaël Foilleret**. Merci pour votre disponibilité, pour m'avoir aidé à retracer l'historique de tous les oiseaux (en fait Archi correspond à Frances et j'en passe), pour la saisie des données de lecture de bagues faite à partir des milliers de photos prises sur le charnier, mais aussi pour la retranscription du suivi de repro sortie des carnets de terrain.

Enfin un grand merci à toute l'équipe de la **LPO PACA (antenne du Verdon)**. En particulier, merci à **Sylvain Henriquet** pour avoir toujours répondu avec précision à mes nombreuses requêtes. Merci également à tous les collègues qui ont pris part à la collecte d'équarrissage et aux lectures de bagues. J'espère pouvoir venir à l'occasion découvrir le site de lâcher dans le Verdon.

Merci à vous tou.te.s de m'avoir fait confiance pour prendre en main ces 25 années de travail de terrain que j'espère, sincèrement, avoir su valoriser comme il se doit. Cette thèse est aussi la vôtre.

J'ai eu l'honneur de rencontrer et de collaborer avec beaucoup d'autres acteurs de la conservation des vautours à qui je souhaite adresser mes remerciements.

Je remercie l'ensemble des **éleveurs** qui participent au réseau de placettes d'équarrissage naturel. Notamment, je remercie **Frédéric Pinol** et **Marion Delon**, ainsi que le **GAEC de l'Hôpital** pour nous avoir offert l'opportunité de réaliser plusieurs sessions de capture.

Je remercie également **Patrick Boudarel** de la DREAL Occitanie pour m'avoir donné l'opportunité de participer aux comités de pilotage de l'ancien et du nouveau Plan National d'Action en faveur du Vautour moine 2021-2030.

J'ai eu la joie de participer aux rencontres du groupe Vautours France. Merci à tous pour les moments conviviaux d'échanges et de partage, je pense notamment à **Jean-Francois** et **Michel Terrasse**, à **Yves Roullaud**, à **Matthieu Vaslin**, à **Florian Veau**, à **Didier Peyrusqué**. Merci aussi à **Christian Cussoneau** pour l'organisation. Je remercie également **Yvan Tariel** ainsi que **Pascal Orabi** de la LPO France.

Enfin, merci à **Jef Dupain**, à **Philippe Helsen** et à **Marleen Huygue** d'**Antwerp Zoo Foundation** de nous avoir donné l'opportunité d'élargir nos travaux à l'échelle de l'Europe (articles 2 et 3 de ce manuscrit). Merci à **Jovan Andevski**, à **Franziska Lörcher**, à **Louis Phipps** et à **Jose Tavares** de la **Vulture Conservation Foundation** pour leur implication dans la récupération des données et pour

leurs conseils. Je remercie également l'ensemble des **partenaires européens** qui nous ont fait confiance en partageant leurs données de suivi télémétrique ainsi que les localisations de nids de Vautours moines : **Fundació Vida Silvestre Mediterrània, Junta de Andalucía, Bulgarian Society for the Protection of Birds, Management Body Dadia, University of Castilla-La Mancha, SEO/BirdLife MIGRA, Liga para a Protecção da Natureza, Transumância e Natureza – Associação, Quercus.**

Je remercie l'ensemble des collaborateurs qui ont contribué aux différentes étapes charnières de cette thèse. Merci au **BBEES** pour la gestion de la base commune Vautours et en particulier à toi **Dominique Vallée** pour ta disponibilité bien que tu sois déjà partie à la retraite. Merci à **Eric Le Seaux** et à **Philippe Helsen** pour le sexage des vautours. Merci également à vous deux **Samuel Perret** et **Philippe Perret** pour vos compétences d'artificiers hors-pair et votre ingéniosité : le filet parapluie, **Achille** ... Merci **Aurélien Besnard** pour ton aide dans la réflexion du protocole de détection des couples reproducteurs lors du stage de **Nicolas**. Merci à toi, **Roger Pradel** pour m'avoir guidée dans les méandres des modèles CMR vautours et pour ton implication dans l'article 1. Merci aussi **Boris Leroy** pour la super formation sur les modèles de niche, ton investissement dans l'article 2 et pour ta disponibilité dans l'urgence de la fin de thèse. Merci **Aurélié Coulon**, tu m'as conseillée avec efficacité sur les méthodes à utiliser pour la partie connectivité et merci pour l'encadrement de **Victor** sans qui il n'y aurait probablement pas eu l'article 3 de ce manuscrit.

Merci aux stagiaires pour leur implication dans ces travaux : **Nicolas Gal, Louise Marquant** et **Victor Chauveau**. **Nicolas** merci pour ton dévouement sur les longues journées de terrain, je n'ai malheureusement pas pu inclure tes travaux dans le manuscrit mais ce projet reste d'actualité. **Louise**, merci pour ta persévérance pendant ton stage malgré le confinement au début de la pandémie. **Victor**, merci pour ton travail remarquable et pour la co-écriture du 3^{ème} article de cette thèse.

Je tiens également à remercier mes anciens maîtres de stage **Jean-Yves Barnagaud, Vincent Boulanger, Jimmy Grandadam** et **Michel Phisel** pour m'avoir inspirée, guidée avec bienveillance et encouragée dans cette voie.

J'ai eu la chance d'avoir été accueillie dans deux laboratoires exceptionnels aussi bien pour le cadre de travail que pour les moments partagés en dehors du labo.

Du côté de Paris, j'adresse mes remerciements à tous les membres du **CESCO** qui font de ce labo un endroit très riche aussi bien scientifiquement, qu'humainement parlant avec les YMCA, les cafés scienti', les incroyables journées du Rocheton, le groupe SLACK, les pots de thèse et autres soirées.

Tout d'abord, un immense MERCI à toi **Adrienne « ma Didi »** ! Merci pour tout le soutien et l'affection que tu m'as apportés depuis le début de nos thèses sur tous les niveaux : les conf', les scripts, les PPT, les relectures, les entraînements, la co-trésorerie du BDEM, les moments confidences, les voyages, les soirées, pour tout ! Merci pour être si passionnée et toujours présente dans ma vie. J'ai hâte de venir te rejoindre sur une estive ! Longue vie aux ours et aux vautours !

Mes moments au labo n'auraient pas été les mêmes sans l'éminent bureau Coquelicot ! Merci à : **Ana-Cristina** pour ton extrême douceur (pensées pour **Pépette**), **Anna « Anya »** pour ton énergie,

ton positivisme à toute épreuve et pour avoir géré le BDEM d'une manière remarquable, **Fabien « Fabulous »**, pour nos moments complices et ton humour sarcastique, **Gabrielle « Gaby »** pour ta joie de vivre et les moments sincères, **Kévin** pour tes récits d'aventures, la soirée « chiro » et mes longs appels stat, **Laura** pour ta gentillesse et tes encouragements, **Margaux** pour nos confidences, ta bienveillance, le yoga et les goûters healthy, mais aussi aux anciens **Mona, Nelida, Simon**, et enfin merci à **Alain, Eduardo, Lucie, Olivier, Rim** et **Tanguy** pour avoir apporté un peu de fraîcheur à cette dernière année, le bureau est entre de bonnes mains.

Merci aux autres collègues du 61. Merci à : **Julie** pour nos moments « c'est l'heure de la traite » et ton soutien moral qui a été très important pour moi, **Jean-François** pour tes anecdotes hors du commun, **Minh-Xuan** pour ta gentillesse et m'avoir fait découvrir les repas chez Guy, **François « le M2 »** pour tes conseils en stat et ta bonne humeur, **Nathalie** pour ta bienveillance envers les doctorants, **Emmanuelle** pour tes conseils et pour avoir été au labo en période de confinement pour rallumer mon ordi et sauver ma fin de thèse, **Anne-Caroline, Christian, Colin, Fanny, Flavie, Isabelle, Maud, Sabine, Yves** etc. pour toutes les discussions dans la salle café.

Merci aux autres membres du groupe trans' : **Aïssa « ma hyène »** pour ta personnalité rayonnante, **Alexandre, Charles** et **Léo B.** pour vos conseils et pour mettre l'ambiance pendant les « team building ».

Merci aux collègues du 135 ! Merci aux doc : **Claire, Elie, Julie, Léo M., Marine, Manon, Nicolas, Pauline, Théophile** pour tous les moments de partage. Merci pour les sessions écriture à **Pauline C. « Bobette »** et **Guillaume T. « Guigui »** mes compères de galères de 4ème année, ce sera bientôt la fin pour vous aussi ! Courage pour cette dernière ligne droite aussi à **Thibaut** ! Merci à toi **Olivier** pour nos pauses communes au CEFÉ, nos rêves de liberté, de simplicité et tes encouragements ! Merci à l'équipe des gestionnaires de choc : **Christine, Guillaume, Lucie** et **Sabine**. Merci aussi à **Diane** et à **landry** pour leur petit grain de folie. Merci à **Gwenaëlle** et à **Florence** pour leurs délicates attentions. Merci aux ornithos pour les sessions baguage à Fontainebleau : **Benoît, Romain Lo.** et **Romain P.** Enfin merci à **Anne Do., Benjamin, Camila, Grégoire, Hugo, Romain J.** et tous les autres membres du labo.

Du côté de Montpellier, je remercie l'équipe du CEFÉ et en particulier les doc et post-doc de l'équipe BEV pour m'avoir toujours accueillie à bras ouverts dans vos bureaux, mais aussi pour les pauses café dans la rotonde, les échanges scientifiques et les soirées jeux. Merci à : **Bobby, Jules, Tim, Guillaume, Émilie, Thibaut**, etc. Un spécial merci **Cécile** et **Leyli** pour vos scripts sur les analyses spatiales et vos explications, **Kikinette** pour me faire rire et pour tout ce que l'on partage en commun, **Camille**, pour ton énergie positive débordante et pour ton aide précieuse. Enfin, **Popo** et **Coco**, un énoorme MERCI pour tout ce qu'on a partagé ensemble (vive les CMR ! à prendre sur un ton ironique ou pas) et surtout pour m'avoir soutenue jusqu'au bout : les soirées « boulot », les relectures, les moments pour décompresser ! Je suis contente de vous compter parmi mes amies proches.

Merci aux ancien.ne.s du master PEPOUZZE, je pense en particulier à toi **Mimi** ma supère coloc ! Mes deux premières années de thèse à Paris n'auraient pas eu la même saveur sans ta présence à mes côtés et nos innombrables nuits mangas cœur d'artichaud ! Merci à vous **Lulu, Lau** et **Carole**

pour votre petit grain de folie et aussi parce qu'avec vous, même si c'est souvent loin des yeux, c'est toujours prêt du cœur. Enfin, **Wiwi**, je n'ai pas de mots pour qualifier combien ton soutien a été important pour moi depuis qu'on se connaît et encore plus les dernières 24h avant le rendu de ce manuscrit... MERCI ! MERCI pour le « Burger à toute heure ! Burger à pas d'heure ! » Merci pour la relecture attentive de tous les chapitres de ce manuscrit et la dernière nuit blanche.

Et pour finir, je voudrais remercier toutes les personnes qui partagent ma vie depuis de nombreuses années et qui m'ont permis de maintenir ma santé mentale (enfin presque) et de garder le cap pendant cette aventure si prenante : Merci à vous ma famille de cœur et ma famille de sang.

Merci à vous les **Kipus** pour les WE copains qui font du bien. **Karo, Kaps** et **Taofou**, je ne vous remercierai jamais assez de m'avoir accueillie dans votre famille toutes les fois où je travaillais au CEFÉ ! Merci aussi pour le plus dingue des road-trips en Islande ! Merci à **Chacha** et **Richie** pour la synchronisation inopinée de notre période de reproduction. Merci à **Delf, Fanny, Popo, Sardine, So, Dédé, Rod, Tit** pour votre grain de folie et tous nos moments de partage. Enfin, une pensée spéciale pour toi **Niko**... Monte le seau !

Merci à **la meilleure coloc' atiligérienne** qui puisse exister au monde ! Merci pour les folles soirées 7 Wonders et Aventuriers du rail, pour m'avoir fait regarder les inconnus une centaine de fois et surtout pour avoir supporté mes humeurs jusqu'à la ponte. Merci à vous les parrains **Joss, Jojo** et **Rico**. Merci à toi **Yannickou** même depuis l'autre bout du monde, tu as toujours eu une attention. Merci aussi à **Emma, Véro, K8** et **Simon, Fanette, Clo**, etc. pour tous ces bons moments passés à vos côtés ! « Buvons encore une dernière fois à l'amitié, l'amour, la joie... ».

Merci à mes amis de très longue date, je pense à ma sœurlette d'amour **Fleurette** et toi **Toni**. Merci à vous deux de m'avoir fait le très beau cadeau de devenir la marraine d'**Eliott**. Merci à ma **Mam' adoptive Marie** pour tes encouragements. Merci aussi à **Steeveu** et **Chrystel**, à **ma nénette**, à **mon gros**, à **Grogorille**, à **Lu** pour me supporter et me soutenir depuis toutes ces années. **Arcachon** et **Denise**, j'ai loupé nos Arcachonnades pour la rédaction de ce manuscrit mais ce n'est que partie remise ! Merci à mes chéries Doudou **Fiso, Kana, la Fée** pour les lumineuses personnes que vous êtes, pour votre amour de Mère Nature et toutes ses formes de vie, votre Energie. Je vous nem sauce nature ! Niak !

Maintenant, j'adresse mes plus chaleureux remerciements à vous ma famille sans qui je ne serais pas arrivée jusqu'ici. Des pensées affectueuses à mes sœurs **Stèph** et **Alex**, à mon frère **Benji**, vous êtes tous les trois mes piliers dans la vie. Merci à **mes parents, Michèle** et **Thierry** pour leur soutien quel que soit le chemin de vie emprunté (qui a plus d'un détour, je vous l'accorde et ce n'est probablement pas terminé). Merci à **Véro**, ma belle-sœur et **Alex** d'avoir fait de moi une tata comblée. **Mémé H.** et **Papa**, c'est grâce à vous que j'avais pu reprendre mes études en écologie et vous n'aurez malheureusement pas l'occasion de voir l'aboutissement de ce travail. Les mots sont faibles pour vous exprimer toute ma gratitude. Merci également à tout le reste de ma famille les **Rousteau** costauds et les **Troublé** pour m'avoir toujours encouragée.

Un grand merci également à ma belle-famille pour votre présence, pour être venu découvrir mon univers cet été et votre soutien dans cette aventure. En particulier, je remercie mes beaux-parents, **Sylvie** et **Michel**, mes belles-sœurs **Audrey** et **Mylène**, mes beaux-frères **Benoît** et **Damien**, mes neveu et nièces **Antoine**, **Laly** et **Lisa**, ainsi que **Mimi**, **Alice** et **Flo**, **tata Sylvie**, **tonton Alain** et tout le reste de la famille pour les bons moments partagés et pour le soutien pendant l'écriture de ce manuscrit pendant nos vacances.

Pour terminer, je remercie du fond du cœur la personne qui me soutient depuis tant d'années. **Fabien**, merci à toi d'être tout simplement la magnifique personne que tu es. Je ne serais pas où j'en suis aujourd'hui sans ta présence à mes côtés. L'aboutissement de ce projet, c'est aussi le tien. La thèse a parfois (trop souvent) partagé notre quotidien et je te remercie de m'avoir toujours soutenue même quand ce n'était pas simple. Je vais désormais avoir plus de temps pour toi, pour notre merveilleuse fille **Ayana**, pour notre projet terrain/chalet ... Un chapitre de notre vie se tourne, mais un nouveau commence... bientôt à quatre. Merci également à toi **Chihiro** pour toutes tes marques d'affection !

J'aurais encore mille choses à vous dire pour vous témoigner combien je vous suis reconnaissante pour tout ce que vous m'avez apporté, mais rentrons maintenant dans le vif du sujet. Je vous souhaite une agréable lecture !

*À tous celles et ceux qui ont contribué à cette aventure.
En particulier, à mon père Thierry Rousteau,
à ma fille Ayana Condamine
et à ce petit être qui partage avec moi, aux premières loges, l'aboutissement de ces travaux.*

Résumé

Les réintroductions sont des opérations de conservation visant la restauration des populations d'espèces menacées. L'analyse des facteurs influençant le succès ou les échecs des programmes de réintroduction est cruciale pour comprendre les processus d'établissement d'une nouvelle population, identifier les potentiels facteurs qui pourraient limiter la croissance de cette population et mesurer si l'objectif majeur de restaurer une population viable sur le long terme est atteint.

Dans cette thèse, j'ai utilisé des approches démographiques et spatiales, incluant des estimations de survie et de mouvement par modèles CMR multi-événements, pour améliorer la compréhension de la dynamique spatio-temporelle des trois populations de Vautours moines réintroduites en France (une dans les Grands Causses et deux dans les Préalpes) et discuter du succès de ces programmes de réintroduction à différentes échelles populationnelles et temporelles. Nous avons utilisé les estimations démographiques obtenues et les proxys de capacités limites du milieu à chaque niveau populationnel, pour élaborer des modèles de dynamique et de viabilité des populations. Ceux-ci nous ont permis de quantifier les tendances/les taux de croissance de chaque population et de la (méta)population française dans son ensemble, ainsi que d'étudier leur probabilité d'extinction sur le long terme.

L'étude de la dynamique des populations soutient que la croissance des populations préalpines serait dépendante de l'apport d'individus reproducteurs originaires des Causses. De plus, nos scénarios de viabilité des populations suggèrent que la population des Causses pourrait se maintenir sur le long terme (horizon temporel de 100 ans) même si la capacité limite du milieu n'excéderait pas 31 couples reproducteurs. Nous avons montré en revanche qu'en cas de mortalité additionnelle sur les adultes, la population pourrait s'éteindre en seulement 30 ans. Nous avons trouvé les mêmes effets lorsque nous avons testé ce scénario à l'échelle nationale, ce qui atteste de l'importance de la population des Causses dans la viabilité des populations de Vautours moines à l'échelle nationale. Prévenir les menaces sur le territoire est indispensable pour pérenniser la viabilité de cette espèce en France.

Enfin, la preuve de dispersion de reproduction entre les différentes populations réintroduites en France et les populations espagnoles ainsi que la mise en évidence de l'existence de corridors qui favoriseraient les échanges d'individus à l'échelle européenne ont fourni les premiers critères de succès vers la restauration de la métapopulation de Vautours moines à l'échelle de l'Europe. Les

résultats de cette thèse ont apporté des éléments essentiels pour orienter les futures stratégies de conservation dont les objectifs visent d'une part à assurer la pérennité de cette espèce en France et à plus large échelle la restauration de la métapopulation du Vautour moine en Europe. Les approches utilisées peuvent être remobilisées pour de nombreux autres programmes de réintroduction, notamment d'espèces mobiles et longévives.

Mots clefs : Réintroduction, restauration de métapopulation, dynamique de populations, viabilité, Vautour moine.

Abstract

Reintroductions are conservation programs aimed at restoring populations of threatened species. Analysis of the factors influencing the success or failure of reintroduction programs is crucial to understand the processes involved in establishing a new population, to identify potential factors that could limit the growth of this population and to measure whether the major objective of restoring a viable population over the long term has been achieved.

In this thesis, I used demographic and spatial approaches, including multievent CMR modelling of survival and movement, to improve the understanding of the spatio-temporal dynamics of the three populations of reintroduced Cinereous vultures in France (one in the Grands Causses and two in the Prealps) and to discuss the success of these reintroduction programs at different population and temporal scales. We used the demographic parameters obtained and proxies of carrying capacities at each population level to develop population dynamic models and population viability analyses. These enabled us to quantify the growth rates of each population and of the French (meta)population as a whole, as well as to study their probability of extinction in the long term.

The study of population dynamics argues that the growth of prealpine populations would be dependent on the contribution of breeding individuals from the Causses. In addition, our population viability scenarios suggest that the Causses population could be maintained over the long term (100-year time horizon) even if the carrying capacity of the environment does not exceed 31 breeding pairs. On the other hand, we have shown that in the event of additional adult mortality, the population could become extinct in just 30 years. We found the same effects when we tested this scenario on a national scale, which attests to the importance of the Causses population in the viability of cinereous vulture populations on a national scale. Preventing threats on the territory is essential to ensure the viability of this species in France.

Finally, evidence of reproduction dispersal between the different populations reintroduced in France and the Spanish populations, as well as evidence of the existence of corridors that would favor the exchange of individuals on a European scale, have provided the first criteria for success towards the cinereous vulture metapopulation restoration on a European scale. The results have provided essential elements to guide future conservation strategies whose objectives aim, on the one hand, to ensure the sustainability of this species in France and, on a wider scale, the restoration

of the cinereous vulture metapopulation in Europe. Our approaches can be reused in numerous reintroduction programmes particularly for long-lived and mobile species.

Keywords: Reintroduction, metapopulation restoration, population dynamics, viability, Cinereous vulture.

Sommaire

I. Introduction générale	1
I.1. Contribuer à enrayer la perte de biodiversité par la restauration des populations	3
I.1.1. Les translocations de conservation	5
I.1.2. La restauration des populations par les réintroductions : l'entreprise de la dernière chance	9
I.1.3. L'évaluation du succès des programmes de réintroduction	13
I.1.4. La restauration de métapopulation : des défis supplémentaires.....	18
I.2. La restauration de métapopulations de Vautours moines en Europe et en France : un cadre d'étude exemplaire.	20
I.2.1. Les vautours : une guildes fonctionnelle singulière... ..	20
I.2.2. ... indispensable et pourtant vulnérable à l'échelle du globe.....	22
I.2.3. La restauration de la métapopulation de vautours en Europe, et le cas spécifique du Vautour moine (<i>Aegypius monachus</i>).	24
I.2.4. Problématique et objectifs de cette thèse	27
II. Modèle biologique et données analysées.....	33
II.1. Le Vautour moine.....	35
II.1.1. Distribution du Vautour moine, dans le monde et en Europe	35
II.1.2. Biologie et écologie générale du Vautour moine.....	36
II.2 La réintroduction du Vautour moine en France	40
II.2.1. Historique des programmes de réintroduction du Vautour moine en France.....	40
II.2.2. Description des sites de réintroduction	41
II.2.3. Les lâchers	43
II.2.4. Dynamique observée.....	45
II.3. Suivi des populations réintroduites en France et description des données disponibles	45
II.3.1. Suivi des oiseaux marqués.....	45
II.3.2. Suivi de la reproduction.....	48
II.3.3. Identification des nicheurs	49
II.3.4. Sexage des oiseaux	51
II.3.5. Suivi télémétrique	52
II.4. Suivis d'autres populations natives et réintroduites en Europe.....	55
III. Estimation des paramètres démographiques.....	59
III.1. Problématique	61
III.2. Principes généraux de l'estimation des paramètres démographiques.....	63
III.3. Survie et mouvement.....	64

III.3.1. Survie à long terme élevée et mouvements asymétriques dans une métapopulation réintroduite de Vautours moines (Annexe 1)	64
III.3.2. Densité-dépendance et survie dans la population des Causses	68
III.4. Influence des facteurs environnementaux sur le succès reproducteur des populations de Vautours moines réintroduites en France.	70
III.4.1. Introduction	70
III.4.2. Méthode	72
III.4.3. Résultats	77
III.4.4. Discussion	83
III.5. Dispersion	89
IV. Disponibilité d'habitat et utilisation de l'espace	93
IV.1. Modélisation de la niche favorable à la reproduction pour le Vautour moine en Europe (Annexe 2)	95
IV.1.1. Introduction	95
IV.1.2. Méthode	96
IV.1.2. Principaux résultats et interprétations	98
IV.2. Domaines vitaux et utilisation de l'espace	102
IV.2.1. Introduction	102
IV.2.2. Méthode	103
IV.2.3. Résultats	106
IV.2.4. Discussion	108
IV.3. Capacité limite du milieu	111
IV.3.1. Introduction	111
IV.3.2. Méthode	111
IV.3.3. Résultats	112
IV.3.4. Discussion	116
V. Viabilité des populations réintroduites	119
V.1. Introduction	121
V.2. Méthode	122
V.2.1. Modèles déterministes	122
V.2.2. Calibration des paramètres manquants via des modèles stochastiques.....	123
V.2.3. Analyses de viabilité des populations	124
V.2.4. Classification selon les catégories de menaces de l'UICN.....	126
V.3. Résultats	126
V.3.1. Modèles déterministes	126
V.3.2. Calibration des paramètres manquants via des modèles stochastiques.....	127
V.3.3. Viabilité des populations réintroduites après la fin des opérations de réintroduction	129

V.3.4. Viabilité des populations réintroduites en cas de mortalités additionnelles	131
V.4. Discussion	132
V.5. Annexes	136
VI. Connectivité entre les populations à l'échelle de l'Europe (Annexe 3)	143
VI.1. Introduction	144
VI.2. Méthode	144
VI.3. Résultats	145
VI.4. Discussion	146
VII. Discussion et Perspectives	149
VII.1. De l'établissement à la viabilité des populations réintroduites	152
VII.1.1. Phase d'établissement des populations réintroduites : situation des réintroductions de Vautour moine dans les Baronnie et le Verdon ?	152
VII.1.2. Phase de croissance des populations réintroduites	153
VII.1.3. Phase de régulation des populations réintroduites : situation de la population de Vautours moines réintroduite dans les Causses ?	155
VII.1.4. Viabilité des populations de Vautours moines réintroduites en France ?	156
VII.2. Limites et pistes de réflexion	157
VII.2.1. Estimation des paramètres d'accès à la reproduction et de dispersion	157
VII.2.2. Identification de la phase de régulation des populations réintroduites	159
VII.2.3. Analyse de viabilité	159
VII.3. Implications pour la conservation	160
VII.3.1. Faut-il poursuivre la réintroduction du Vautour moine en France ?	160
VII.3.2. Augmenter les chances du succès d'établissement et de viabilité d'une population réintroduite de Vautour moine.	160
VII.3.3. De la nécessité du suivi des populations réintroduites	162
VII.2.3. Apport de la modélisation spatiale dans la restauration de la métapopulation européenne.	162
VII.4. Conclusion	164
IX. Références bibliographiques	167
Annexes	193
Annexe 1	195
Article 1. High long-term survival and asymmetric movements in a reintroduced metapopulation of cinereous vultures.....	195
Annexe 2	263
Article 2. Contribution of Species Distribution Models for reintroductions planning and assessment: the metapopulation restoration of cinereous vultures (<i>Aegypius monachus</i>) in Europe.	263

Annexe 3..... 319
Article 3. Modeling habitat connectivity to planning reintroductions: a case study with the
cinereous vulture in Europe..... 319

I. Introduction générale

I.1. Contribuer à enrayer la perte de biodiversité par la restauration des populations

La Terre fait actuellement face à une érosion de la biodiversité sans précédent (Ceballos et al. 2017). À la différence des grandes crises biologiques (périodes d'extinction massive d'espèces) connues depuis l'apparition de la vie sur Terre, le taux actuel de disparition des espèces est jusqu'à 1000 fois plus rapide que les taux d'extinction précédents (Pimm et al. 2014) et est attribuable aux activités de l'espèce humaine (*Homo sapiens sapiens*) (Barnosky et al. 2011). D'après le dernier rapport de l'IPBES (2019), près d'un million d'espèces seraient menacées à travers le monde et le rythme de disparition des espèces animales ou végétales pourrait encore s'accroître dans les décennies à venir. Les pressions anthropiques directes ou indirectes accélèrent le déclin de la biodiversité du fait des besoins spatiaux, énergétiques et en ressources de la population humaine en constante croissance (Caro et al. 2012). À l'époque de l'Anthropocène, la destruction et la fragmentation de l'habitat, la surexploitation des ressources, le changement climatique, les pollutions et les espèces exogènes envahissantes figurent parmi les principales menaces pesant sur la biodiversité dans le monde (Maxwell et al. 2016). Du fait de ces processus, la destruction des organismes ou l'altération de leurs habitats peut conduire au déclin rapide et massif des abondances (WWF 2020), à une disparition locale des populations d'espèces, et à plus large échelle, conduire à une modification de la distribution des taxons (Chen et al. 2011), entraînant une modification de la composition des communautés biologiques et du fonctionnement des écosystèmes (Malhi et al. 2016). D'une part, la biodiversité, les écosystèmes et les services essentiels qui peuvent en être retirés sont des piliers centraux pour toute vie sur la planète, y compris la vie humaine (World Health Organization et al. 2015, Díaz et al. 2018). D'autre part, l'érosion de la biodiversité et la disparition des espèces soulèvent la question fondamentale de notre rapport aux autres formes de vie qui nous entourent, et de notre responsabilité envers elles. Loin de se limiter au seul bien-être des humains, laisser au vivant ses potentialités évolutives est primordial pour la biodiversité (Sarrazin and Lecomte 2016). Il est donc urgent de mettre en place des stratégies efficaces pour la conservation des espèces (Sutherland et al. 2012, Ceballos et al. 2017, Ripple et al. 2017).

Face à cet état d'urgence, la biologie de la conservation a émergé pour répondre aux enjeux de conservation et de restauration des populations¹ d'espèces, des communautés et des écosystèmes naturels (Soulé 1985). Ce champ de recherche résulte d'une interaction entre les sciences

¹ Ensemble d'individus vivants de la même espèce qui coexistent et se reproduisent entre eux dans une aire géographique spécifique à un instant donné.

fondamentales et les sciences appliquées. Les objectifs principaux de cette science, qui se veut multidisciplinaire, sont l'amélioration des connaissances de la diversité biologique et des impacts des activités anthropiques sur celle-ci ainsi que le développement de mesures de gestion permettant dans un premier temps de prévenir l'extinction des espèces, notamment par le maintien de la diversité génétique au sein des populations, la viabilité des populations, la protection des communautés biologiques et les fonctions écosystémiques associées à un milieu naturel donné. Dans un second temps (en cas d'échec des mesures de protection), elle prévoit de restaurer les populations, les communautés et les fonctions écosystémiques altérées et/ou menacées par les activités humaines (Primack et al. 2012).

La biologie de la conservation s'est donc, à juste titre, concentrée sur la prévention des extinctions par la réduction des taux de déclin des espèces. Pour réussir dans cette entreprise, il est nécessaire d'identifier les espèces étant en danger d'extinction et d'avoir suffisamment de connaissances biologiques, écologiques et culturelles à leur propos pour soutenir la conception et la mise en œuvre d'interventions de conservation appropriées. La liste rouge des espèces menacées de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) est la ressource la plus complète détaillant l'état de conservation mondial des espèces décrites (Rodrigues et al. 2006). Ce cadre permet de classer les taxons, essentiellement les espèces et les sous-espèces, par le biais de cinq critères quantitatifs (taille de population, taux de déclin, aire de répartition géographique, degré de peuplement et fragmentation de la répartition) selon des catégories de risque d'extinction (Fig. 1, Mace and Lande 1991). Les espèces classées comme « En danger critique » (CR), « En danger » (EN) et « Vulnérable » (VU) sont considérées menacées d'extinction à divers degrés. Ces évaluations peuvent être mondiales ou régionales. Les efforts pour réduire ou prévenir l'augmentation du risque d'extinction devraient se concentrer sur des mesures de protection, comme la protection juridique ou la mise en place d'aires protégées, permettant de préserver les espèces et leurs assemblages, les écosystèmes et les populations de tous les processus qui menacent leur persistance dans la nature. Cependant, dans bien des cas, le rétablissement des espèces et des écosystèmes nécessite l'intervention humaine.

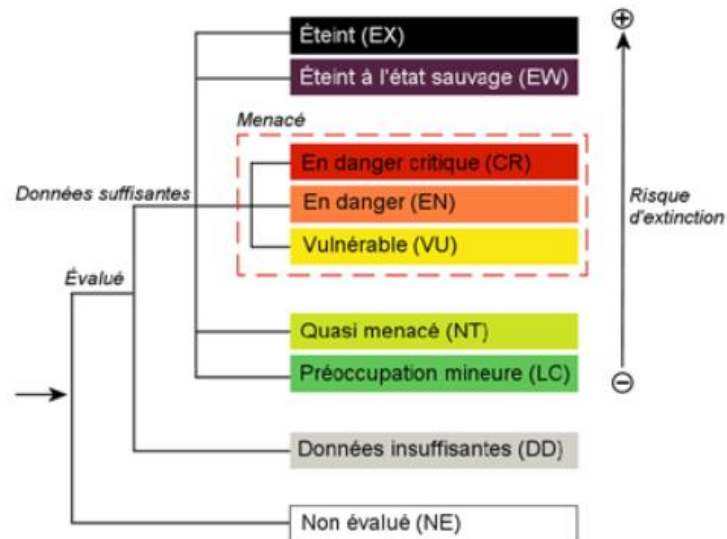


Figure 1 : Catégories de l'UICN correspondant à un risque d'extinction dans lesquelles les taxons évalués sont classés. Source : UICN (2012).

1.1.1. Les translocations de conservation

Les translocations de conservation comptent parmi les mesures auxquelles on peut avoir recours pour préserver et restaurer la biodiversité (Seddon et al. 2014, Akcakaya et al. 2018). Celles-ci visent à déplacer des organismes vivants sauvages ou captifs de manière intentionnelle et à les relâcher ailleurs pour améliorer l'état de conservation d'espèces cibles au niveau local ou mondial, et/ou pour restaurer les fonctions ou processus naturels des écosystèmes (IUCN/SSC 2013, Seddon et al. 2014, Corlett 2016). Le déplacement d'animaux de manière intentionnelle à des fins alimentaires, culturelles ou de loisirs, existe depuis des millénaires (Seddon et al. 2007), cependant ce n'est qu'au début du XX^{ème} siècle que les translocations à des fins de conservation émergent (Ewen et al. 2012, Seddon et al. 2014). On attribue la première action de translocations de conservation à la translocation de Bisons d'Amérique du Nord (*Bison bison*) en 1902, en Oklahoma (Seddon et al. 2007).

Le but ultime des translocations de conservation est de maintenir et restaurer du potentiel évolutif, et cela passe nécessairement par la restauration des populations et des espèces et leurs interactions écologiques (voir Robert et al. 2015a, 2017, Sarrazin and Lecomte 2016, Thévenin et al. 2018). On distingue les translocations pour la conservation des espèces et les translocations pour la restauration des fonctions et des processus écologiques naturels (Fig. 2, Seddon et al. 2014). Si les translocations d'individus ont lieu dans l'aire de distribution d'origine des espèces ciblées, les translocations de conservation sont définies comme des actions de **restauration de populations**, à l'inverse si elles ont lieu en dehors de l'aire de distribution d'origine, on parle alors d'**introductions**

de conservation (IUCN/SSC 2013). Parmi les translocations pour la restauration des populations, on distingue les **réintroductions**, des **renforcements** de population. En effet, les réintroductions ont pour objectifs le rétablissement de populations viables d'une espèce dans son aire d'indigénat dans le but d'améliorer son statut de conservation et/ou de restaurer des fonctions écologiques perdues après son extinction globale ou locale en nature (Seddon et al. 2007), tandis que les renforcements de population ont pour objectif de prévenir les risques d'extinction auxquels font face les populations de petites tailles (par ex. le risque de dépression de consanguinité) en ajoutant des individus dans une population de conspécifiques encore existante. Les réintroductions du Condor de Californie (*Gymnogyps californianus*), initiées en 1992 en Californie et en Arizona, illustrent parfaitement un exemple de réintroduction d'espèce dont l'objectif est l'amélioration du statut global de conservation de l'espèce (Walters et al. 2010). Sans ces opérations de réintroduction, cette espèce serait très probablement aujourd'hui éteinte dans la nature. Tandis que la réintroduction du Loup gris (*Canis lupus*) dans le parc national du Yellowstone aux Etats-Unis illustre un cas de réintroduction dont l'objectif initial de retour de l'espèce a rapidement permis la restauration des interactions trophiques descendantes (« top-down ») et les cascades trophiques associées influençant les rétroactions au sein des écosystèmes (Dobson 2014, Svenning et al. 2016). Enfin, le maintien d'une population viable d'Ours brun (*Ursus arctos*) dans les Pyrénées à l'aide de translocations d'individus d'origine slovène (Quenette et al. 2001) illustre un cas de renforcement de population.

De manière plus controversée, les introductions de conservation, qui nécessitent l'introduction d'individus en dehors de leur aire de distribution historique, peuvent avoir pour objectif d'éviter l'extinction d'une espèce en l'introduisant dans un habitat favorable, pour la protéger des menaces auxquelles elle peut faire face dans son aire de distribution naturelle (Hoegh-Guldberg et al. 2008). Ces translocations, appelées **colonisations assistées**, peuvent par exemple faciliter le changement et/ou l'élargissement d'aire de répartition des espèces dans le contexte de changement climatique comme ça a été le cas pour deux espèces de papillons, le Demi-deuil (*Melanargia galathea*) et l'Hespérie de la Houque (*Thymelicus sylvestris*) au nord de l'Angleterre (Willis et al. 2009). Les introductions de conservation peuvent également avoir pour objectif de restaurer une fonction écologique perdue à travers l'extinction d'un autre taxon, il s'agit alors des **remplacements écologiques** (IUCN/SSC 2013, Seddon et al. 2014). Dans la majorité des cas, ce sont les sous-espèces ou les espèces parentes les plus proches de celles qui se sont éteintes, au sein du même genre, qui sont sélectionnées (IUCN/SSC 2013). On peut citer l'exemple de l'introduction de la Tortue géante des Seychelles (*Aldabrachelys gigantea*) et de la Tortue radiée de Madagascar (*Astrochelys radiata*) sur l'île Ronde, à Maurice, pour restaurer les fonctions d'herbivorie et de

dispersion des graines autrefois assurées par les tortues géantes indigènes (*Cylindraspis spp.*) éteintes (Griffiths et al. 2013). L'intégration de ces introductions dans le spectre des translocations à des fins de conservation est vivement débattue car même si elles sont précédées d'une évaluation minutieuse des risques, de telles actions sont susceptibles de produire de nombreux effets indésirables involontaires et imprévisibles comme par exemple le bouleversement des interactions écologiques, la création d'une nouvelle compétition pour les ressources, la diminution de la diversité locale en favorisant les hybridations ou encore l'apport de nouveaux agents pathogènes (Ricciardi and Simberloff 2009).

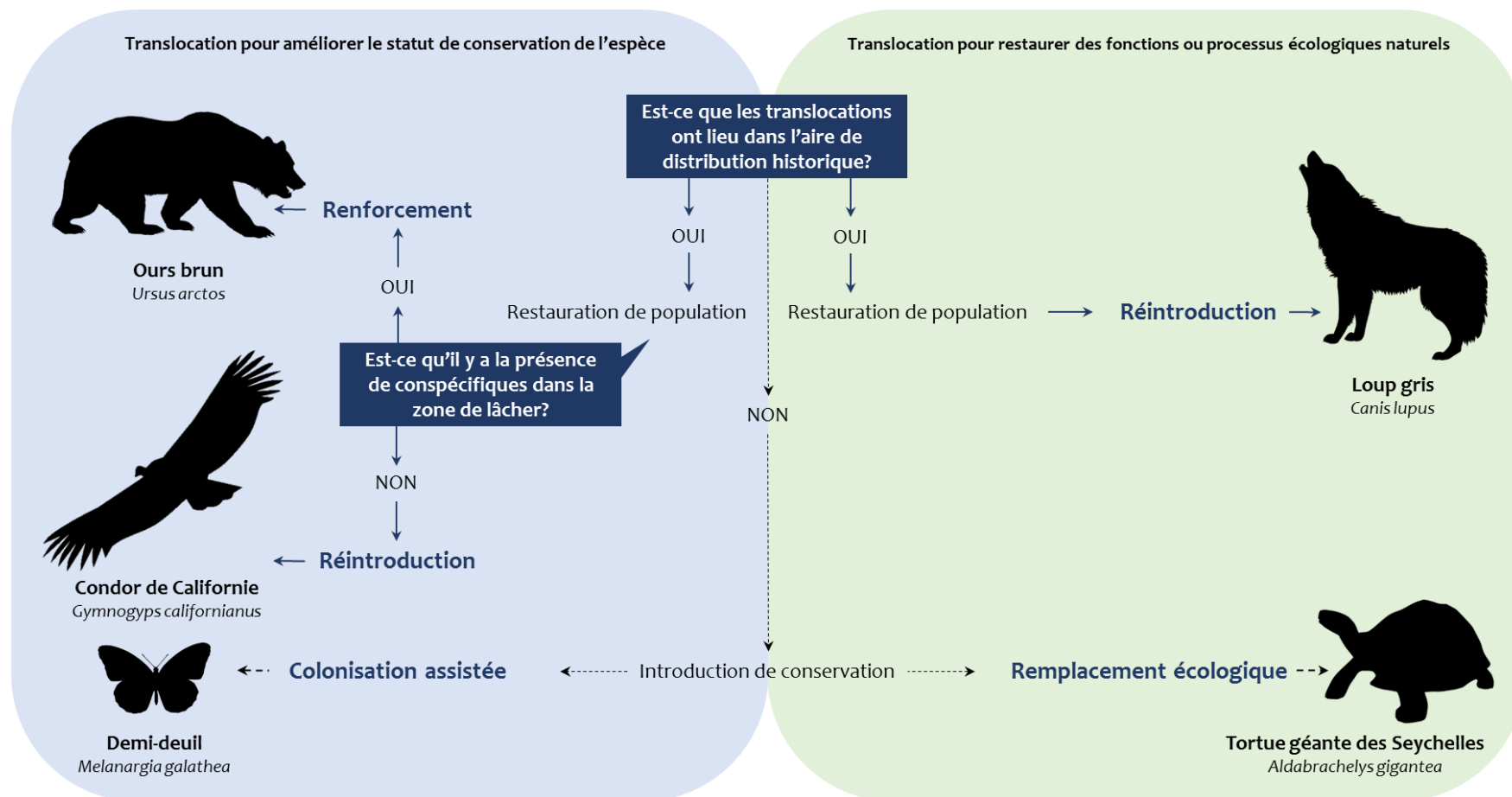


Figure 2 : Représentation schématique du spectre des translocations de conservation pouvant participer d'une part à l'amélioration du statut de conservation des espèces (zone bleue) et d'autre part à restaurer des fonctions ou processus écologiques naturels (zone verte). Ce schéma a été reproduit et adapté à partir de la figure tirée de Seddon et al. (2014). Source des vecteurs : <https://svgsilh.com/>

1.1.2. La restauration des populations par les réintroductions : l'entreprise de la dernière chance

Les réintroductions ont été reconnues comme des options de conservation pertinentes dans la seconde moitié du XX^{ème} siècle (Seddon et al. 2007), suite à la réintroduction réussie d'espèces charismatiques telles que l'Oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*) en Oman (Price 1989). Les réintroductions pour rétablir les populations et réduire le risque d'extinction d'espèces animales ou végétales sont désormais une pratique courante qui a fait une différence significative dans l'état de conservation de nombreuses espèces (Seddon et al. 2014, Hoffmann et al. 2015). Par la nécessité des liens entre recherche et pratique (Sarrazin and Barbault 1996), ces actions de conservation font aujourd'hui l'objet d'un champ de recherche à part entière identifié par certains sous le vocable de biologie des réintroductions (Seddon et al. 2007, Ewen et al. 2012). Les programmes de réintroduction complètent les efforts de préservation des milieux naturels et les cadres de protection réglementaire en permettant le retour de certaines espèces dans des zones historiques dont elles avaient disparu. Cependant, elles interviennent lorsque les pratiques de gestion préventives, telles que la protection juridique et la préservation des habitats, ont échoué à enrayer le déclin des populations, et à sauver les espèces menacées d'extinction (Cade and Temple 1995) et lorsque les recolonisations naturelles sont peu probables. On peut alors qualifier ces tentatives de restaurations de populations comme des entreprises de la dernière chance. La réintroduction est alors perçue comme un outil précieux pour la conservation car elle offre la possibilité de sauver de nombreuses espèces de l'extinction, mais elle ne peut constituer une solution unique aux pertes de biodiversité et elle soulève de fait certains débats (Sarrazin and Barbault 1996).

1.1.2.a. Interrogations éthiques, risques écologiques et potentiels conflits socio-économiques liés aux translocations de conservation

Les réintroductions, qui sont des approches de conservation centrées sur les espèces, ont été critiquées pour leur parti pris taxonomique favorisant les grandes espèces charismatiques (Thévenin et al. 2020) et plus particulièrement les mammifères et les oiseaux (Seddon et al. 2005, 2014). Au sein de ces classes, certains groupes d'espèces sont surreprésentés. Par exemple, en Europe, la majorité des programmes de réintroduction, parmi les mammifères, concernent les carnivores et les ongulés (Thévenin et al. 2018). De manière générale, les espèces charismatiques bénéficient de plus de soutien, financier ou « capital sympathie », favorisant le développement de projets de conservation locaux ou nationaux de ces espèces, au détriment de taxons qui

s'inscriraient davantage dans les priorités mondiales en matière de conservation de la biodiversité (Seddon et al. 2005). En revanche, ce biais taxonomique peut s'expliquer par le fait que les espèces ne sont pas équivalentes en terme de sensibilité à l'extinction liée à leurs traits d'histoires de vie. En effet, les espèces de grande taille sont généralement plus vulnérables face aux modifications rapides de leur environnement car elles sont caractérisées par des temps de génération longs, avec une faible fécondité et une maturité sexuelle tardive ainsi qu'une sensibilité élevée à la survie des adultes (Clobert and Lebreton 1991, Lebreton and Clobert 1991) ou des besoins énergétiques et spatiaux importants (Davidson et al. 2009), au même titre que les espèces spécialistes qui ont plus de difficultés à s'adapter dans des environnements modifiés (ex. Devictor et al. 2008).

Certaines études montrent un bénéfice apporté en matière de conservation, lorsque les programmes de réintroduction visent par exemple des espèces « clef de voûte » comme le sont par exemple les grands carnivores, susceptibles d'avoir des effets écologiques en cascade très importants dans un écosystème (ex. Wolf and Ripple 2018, Hale and Koprowski 2018). Par ailleurs, l'identification des espèces candidates à la réintroduction passe inévitablement d'une part par la connaissance de leur statut de conservation et d'autre part, par la connaissance de leur biologie et écologie. À l'heure actuelle, ces connaissances sont incontestablement plus importantes pour les espèces de vertébrés. C'est ainsi que l'indice planète vivante réactualisé en 2020 (WWF 2020) couvre les séries temporelles de 20811 populations de 4392 espèces de vertébrés sur la période 1970-2016 et montre un déclin moyen de leur abondance de 68% sur cette période. Un autre exemple est la connaissance quasi exhaustive du statut de conservation des mammifères et des oiseaux, par rapport aux espèces d'invertébrés, largement sous-représentées dans les listes rouges de l'UICN bien qu'ils représentent 97% des espèces animales connues (Karam-Gemael et al. 2020).

Les translocations d'espèces ne font pas toujours l'unanimité aussi bien dans la sphère scientifique qu'auprès de certains acteurs locaux, en particulier lorsqu'il s'agit d'espèces qui ont disparu depuis un certain temps des écosystèmes. Sans pousser le débat jusqu'à la dé-extinction (i.e. le processus de « résurrection » des espèces éteintes, Robert et al. 2017) et ses implications éthiques (Jørgensen 2013), le retour d'espèces dans des écosystèmes d'où elles avaient disparu présente certains risques non-négligeables inhérents à leur réintroduction. Les réintroductions d'espèces peuvent perturber les processus écologiques qui ont succédé à leurs extinctions comme la dynamique et la stabilité des populations et écosystèmes récepteurs à l'exemple de la réintroduction du Castor d'Europe (*Castor fiber*) en Écosse qui pourrait impacter négativement certains habitats forestiers et espèces végétales d'intérêt conservatoire (Stringer and Gaywood 2016). Ceci n'est pas une perturbation en soi mais plutôt un retour vers une trajectoire antérieure à la perturbation

constituée par l'extinction de l'espèce considérée. Néanmoins, sa perception par les acteurs locaux peut être difficile si leur expérience personnelle les a éloignés de la présence de cette espèce. Les translocations peuvent affecter les populations sources, en particulier lorsque le stock fondateur provient de populations sauvages (réintroductions à partir d'un lieu de conservation *in-situ*) dont les effectifs sont potentiellement déjà restreints, en augmentant leur vulnérabilité face au risque d'extinction. Le développement de réseaux de centres d'élevage en captivité (ou programmes d'élevage *ex-situ*) permet de résoudre en partie ce problème. Par exemple, en Europe, il existe le Programme Européen pour les Espèces menacées, un programme d'élevage de l'Association Européenne des Zoos et Aquariums (EAZA) destiné à la conservation d'espèces animales sauvages. Cependant, ces programmes d'élevage nécessitent une gestion rigoureuse des stocks d'individus reproducteurs afin d'éviter une perte de diversité génétique et des adaptations génétiques et/ou comportementales liées à la captivité (Christie et al. 2012). Les programmes de translocations et notamment de réintroduction fondés à partir d'individus issus de stock captifs ont par ailleurs le plus souvent montré de plus faibles taux de succès que lorsque les individus étaient issus de populations sauvages (par ex. Jule et al. 2008). Des interrogations éthiques sont également soulevées sur le risque de mortalité chez les animaux au moment de leur capture, leur transport et après leur relâcher dans la nature (Harrington et al. 2013), en particulier pour les espèces qui vivent dans des structures sociales complexes et qui présentent un niveau d'intelligence élevé (Reading et al. 2013).

1.1.2.b. La mise en place d'un programme de réintroduction

Il est nécessaire, avant d'avoir recours à la mise en place d'un programme de réintroduction, que les gestionnaires et les acteurs associés s'assurent que la réintroduction est la solution la plus adaptée face aux objectifs de conservation visés, par rapport à d'autres actions de conservation, moins coûteuses ou moins risquées, comme la restauration des milieux ou la mise en place d'aires protégées (IUCN/SSC 2013). S'il s'avère que la réintroduction est l'option la plus nécessaire, dans ce cas, la première étape de mise en place d'un programme consiste en la réalisation d'une **étude de faisabilité** ainsi que l'**évaluation des risques**. Il s'agit ici de collecter toutes les informations sur la biologie et les exigences écologiques de l'espèce ciblée, ainsi que de dresser le bilan du contexte (ou paysage) environnemental et socio-économique dans lequel l'espèce sera réintroduite. Ces connaissances sont utiles pour maximiser les chances de succès de tout programme de réintroduction en développant des stratégies de réintroduction adaptées à l'espèce et au contexte. Plusieurs éléments doivent avoir été pris en compte avant d'envisager le premier lâcher d'un groupe d'individus. Les menaces ayant causées la disparition de la population devront avoir été

clairement identifiées et supprimées, à minima contrôlées. Parfois ces mesures devront prendre en compte l'acceptation du retour de l'espèce par les populations humaines locales via le biais d'études sociologiques (ex. Piedallu et al. 2016) et de programmes de sensibilisation afin d'éviter les éventuels conflits socio-économiques. Les sites de réintroduction devront permettre le maintien de l'espèce, c'est-à-dire qu'ils devront répondre aux exigences écologiques biotiques et abiotiques de l'espèce (ex. reproduction, ressources alimentaires) dans l'espace et dans le temps ainsi qu'à toutes les étapes de son cycle de vie (IUCN/SSC 2013). L'identification des habitats favorables par le développement d'études spatiales peut permettre de définir et prédire les zones les plus favorables pour maximiser le succès de l'établissement et la persistance d'une population réintroduite en s'appuyant sur la modélisation de niche (Guisan et al. 2013) et/ou la modélisation de la connectivité (ex. Ziolkowska et al. 2012). Enfin, le choix de la population source (sauvage ou captive) devra se faire selon des critères évitant de mettre en péril les populations existantes, ni perturber les écosystèmes récepteurs. Les individus devraient provenir de populations appropriées des points de vue démographique, génétique, sanitaire et comportemental (IUCN/SSC 2013). Par ailleurs, pour être efficace, un programme de réintroduction doit être une entreprise multidisciplinaire et doit être soutenu tout au long de sa réalisation par des partenaires scientifiques, techniques, financiers, politiques et le grand public. Cette première étape permet de peser les risques encourus (pour les espèces réintroduites, l'écosystème récepteur et la population humaine locale) par rapport aux gains de conservation escomptés, à savoir l'amélioration du statut de conservation de l'espèce de l'échelle locale à l'échelle globale et la restauration de processus écologiques, avant de décider s'il convient ou non de procéder à la réintroduction d'individus.

Ensuite intervient la phase de **planification** dans laquelle les stratégies de lâcher (incluant le nombre d'individus, la fréquence des lâchers, les classes d'âge et sex-ratio des individus lâchés, la période de lâcher, les méthodes de lâcher, etc.) et de suivi post-lâchers sont définies. Ces stratégies doivent tenir compte des caractéristiques biologiques et écologiques de l'espèce, être compatibles avec les objectifs de la réintroduction et s'appuyer sur les connaissances existantes (Sarrazin and Barbault 1996), ceci dans l'objectif de minimiser les coûts biologiques liés à la réintroduction (Letty et al. 2007). Ces coûts biologiques s'expriment à travers une réduction des paramètres démographiques de survie et de reproduction et/ou une augmentation de la dispersion, et interviennent dans la majorité des programmes de réintroduction avant que les animaux ne se familiarisent avec leur nouvel environnement (Sarrazin and Legendre 2000a). Ils sont par exemple attribuables au stress de la translocation ou à la naïveté des individus vis-à-vis de leur nouvel environnement, entraînant potentiellement une surmortalité ou une sur-dispersion à court terme en dehors du site de lâcher aux conséquences négatives importantes sur l'établissement et la

dynamique des populations réintroduites (Armstrong and Seddon 2008, Mihoub et al. 2011a, Le Gouar et al. 2012, Armstrong and Reynolds 2012, Armstrong et al. 2017).

Les phases de **lâcher** et de **suivi** des individus réintroduits interviennent ensuite en synergie. Le suivi post-lâcher doit permettre d'évaluer si les objectifs préalablement fixés, à court, moyen et long terme, sont atteints (Griffith et al. 1989, Parker et al. 2013). Les réintroductions connaissent une grande incertitude dans l'issue de leur **réalisation**. Il est donc nécessaire d'intensifier les suivis post-lâchers afin d'analyser et d'identifier les causes potentielles d'échec pour orienter les actions prioritaires des programmes de réintroduction, voire réadapter les stratégies de lâcher si nécessaire. Ceci doit permettre de placer les réintroductions dans une démarche de gestion adaptative permettant de mieux comprendre les processus résultant des actions de gestion (Sarrazin and Barbault 1996, Ewen and Armstrong 2007, Armstrong and Seddon 2008). La phase de suivi est donc cruciale car elle permettra aux éventuels futurs programmes de réintroduction de tirer parti de cette expérience grâce à la **diffusion des résultats** obtenus. Les réintroductions offrent par ailleurs une opportunité unique pour l'étude des processus écologiques à toutes les échelles: individu, population, métapopulation et écosystème, dans une approche étendue de gestion adaptative permettant de mieux comprendre ces processus à la faveur d'actions de gestion (Sarrazin and Barbault 1996), et au-delà.

Les efforts de recherche actuels de la biologie de la réintroduction visent à développer des métriques/démarches à suivre permettant d'évaluer le succès des pratiques de réintroduction afin de garantir que ces actions contribuent au rétablissement des espèces et à la restauration des écosystèmes (Seddon et al. 2014). Cependant, il n'existe pas encore de définition claire et acceptée du succès des programmes de réintroduction (Griffith et al. 1989, Fischer and Lindenmayer 2000, Robert et al. 2015a).

1.1.3. L'évaluation du succès des programmes de réintroduction

Comment définir le succès d'un programme de réintroduction ? Voilà une question qui anime encore aujourd'hui le débat scientifique (Sarrazin and Barbault 1996, Robert et al. 2015a, Seddon 2015, Haskins 2015). De manière générale, le but commun à tout programme de réintroduction est de rétablir une population **autonome, viable sur le long terme** (Sarrazin and Barbault 1996, Seddon et al. 2007, 2012, Robert et al. 2015a). Le succès à long terme d'une réintroduction peut donc être caractérisé par la capacité des individus réintroduits (stock fondateur) à s'établir dans le site de

lâcher, c'est-à-dire par leur capacité à s'installer, survivre et à produire des descendants viables et productifs, permettant une croissance positive de la population jusqu'à atteindre une phase de régulation dont le recrutement d'individus reproducteurs compense ou dépasse la mortalité des adultes permettant la persistance de la population sans interventions humaines additionnelles (Sarrazin and Barbault 1996, Sarrazin 2007, IUCN/SSC 2013). Ces différentes étapes représentent les différents stades de la dynamique d'une population réintroduite (Encadré 1). Chacune de ces phases peut varier selon le cycle de vie de l'espèce réintroduite (ex. longévive ou courte), la qualité de l'habitat du site de réintroduction et les stratégies de lâcher (Sarrazin 2007).

Des critères basés sur la viabilité à long terme de la population ont récemment été proposés pour évaluer le succès ultime des programmes de réintroduction lorsque les populations réintroduites ont atteint leur phase de régulation (Robert et al. 2015b). La performance démographique précoce d'une population nouvellement réintroduite ne serait pas un indicateur fiable de la viabilité future (Sarrazin 2007, Seddon 2015). Durant la phase d'établissement, la viabilité de la population risque d'être fortement pessimiste et non représentative des dynamiques ultérieures. À l'inverse, en phase de croissance, le taux de croissance élevé de la population pourrait être considéré à tort comme une indication de la persistance de la population à long terme et sous-estimerait les risques d'extinction (Seddon 2015). Les analyses de la viabilité de population (PVA, Beissinger and McCullough 2002) sont des approches couramment utilisées pour estimer la probabilité d'extinction d'une population qui combinent l'effectif de la population, le taux de croissance et la variance de ce taux. Ces analyses font partie intégrante du système de l'IUCN permettant d'évaluer le risque d'extinction des plantes et des animaux (critère E, IUCN Standards and Petitions Subcommittee 2017). Bien que les critères de la liste rouge de l'IUCN aient été conçus pour catégoriser le risque d'extinction des espèces, ils permettent également de suivre l'évolution de leur statut de menace au fil du temps (Mace et al. 2008), et peuvent donc être utilisés pour évaluer les progrès vers les objectifs de rétablissement. Un programme de réintroduction conduisant au déclassement d'une espèce d'une des trois catégories de risque d'extinction (Fig. 1) peut être qualifié de programme à succès (Akcakaya et al. 2018).

Encadré 1 : Dynamique d'une population réintroduite

Étude de la fluctuation de la taille d'une population réintroduite dans l'espace et dans le temps.

La taille d'une population varie en fonction du nombre d'individus entrants dans la population (via la reproduction, l'immigration et la réintroduction dans notre contexte) et en fonction du nombre d'individus sortants (via la mortalité, l'émigration et parfois la recapture d'individus inadaptés) et correspond à l'expression des paramètres démographiques (survie, reproduction et dispersion). La dynamique de population entre le temps t et $t+1$ correspond au taux de croissance de la population (λ). Si $\lambda=1$ alors l'effectif de la population est stable, si $\lambda>1$ il augmente et si $\lambda<1$ il diminue au sein du pas de temps considéré.

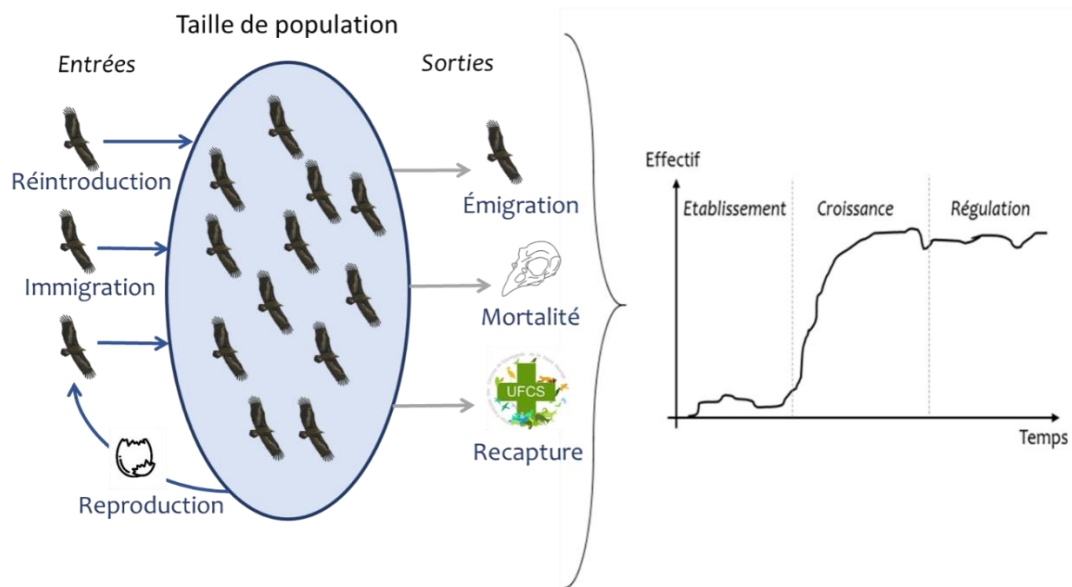


Illustration : Variation de la taille d'une population réintroduite en fonction des individus qui entrent et qui sortent (partie gauche, adaptée de Nevoux, 2008). Dynamique d'une population réintroduite en trois étapes : établissement, croissance et régulation (partie droite, Sarrazin, 2007).

La dynamique d'une population réintroduite peut être caractérisée par trois phases successives :

- 1. Phase d'établissement :** dépend de la stratégie de lâcher et d'une stochasticité démographique forte due aux faibles effectifs initiaux. Elle est caractérisée par une petite taille de population avec des potentiels déséquilibres démographiques et des coûts démographiques liés à la réintroduction.
- 2. Phase de croissance :** dépend de la reproduction des individus nés à l'état sauvage. Elle est caractérisée par un fort taux de croissance de la population et une hausse des effectifs de la population réintroduite, peu soumise aux processus de densité-dépendance.
- 3. Phase de régulation :** correspond à l'ajustement de la population à la capacité limite du milieu (ou à tout autre facteur de régulation environnementale des populations si celles-ci subissent des effets stochastiques défavorables avant saturation des milieux). En population naturelle, la croissance ne peut pas être exponentielle à l'infini. Dans de nombreux cas, le taux de croissance tend à baisser avec l'augmentation des effectifs pour atteindre une taille de population maximale que peut supporter le milieu considéré.

Cependant, pour produire des résultats fiables, de telles analyses nécessitent des estimations précises des paramètres démographiques, obtenus à partir du suivi individuel sur le long terme des individus réintroduits et nés libres, qui peuvent ensuite être utilisés pour élaborer des modèles de dynamique de population (Caswell 2001) permettant de mesurer le taux de croissance de la population réintroduite (Encadré 1). Or, il est particulièrement difficile d'obtenir des estimations précises des paramètres démographiques, en particulier chez les espèces longévives (Gaillard et al. 1998) car elles nécessitent un suivi sur plusieurs années. Par exemple, estimer le taux de croissance d'une espèce de cactus longévif (*Pediocactus bradyi*) de manière fiable requiert à minima 14 ans de collecte de données démographiques (Shryock et al. 2014). Plus la longévité d'une espèce sera élevée, plus il faudra étaler le suivi sur une longue période.

Dans les premières étapes d'une réintroduction, il existe un certain nombre d'incertitudes dans la réalisation des paramètres démographiques permettant de soutenir les populations réintroduites. Ces incertitudes sont tout d'abord liées aux contraintes inhérentes à la mise en œuvre d'un programme de réintroduction telle que la fondation d'une population à partir des populations initiales de petite taille avec un probable déséquilibre démographique (sex-ratio, classe d'âge), voire une faible diversité génétique (voir Robert et al. 2007, Seddon 2015). La réintroduction de petits groupes d'individus peut ne pas réussir à établir des populations viables, soit en raison de la stochasticité démographique et environnementale, de la génétique et du comportement des individus (effets Allee, Courchamp et al. 2008). À ces contraintes, peuvent s'ajouter de potentiels coûts au lâcher qui peuvent affecter la dynamique à court terme et ainsi conduire la population réintroduite à l'extinction (Sarrazin and Legendre 2000a). Une baisse du taux de survie des individus réintroduits après leur lâcher a été mise en évidence chez de nombreuses espèces de vertébrés (oiseaux : Sarrazin et al. 1994, Armstrong et al. 2017 ; mammifères : Jule et al. 2008; amphibiens : Cayuela et al. 2018). La durée et l'ampleur de cette baisse de survie peut être variable selon les taxons (Armstrong et al. 2017). Des baisses de performances reproductrices des individus réintroduits par rapport à des individus nés à l'état sauvage ont également été mises en évidence (par exemple chez le Vautour fauve (*Gyps fulvus*), Sarrazin et al. 1996). Dans certains cas, des événements de dispersion² importants des individus réintroduits en dehors des sites de lâcher ont été recensés, ayant parfois conduit à l'extinction la population nouvellement réintroduite (par ex. Le Gouar et al. 2008). De nombreux facteurs peuvent influencer ces coûts au lâcher, à savoir des

² Dans le contexte des réintroductions, la dispersion post-lâcher fait référence à tout mouvement impliquant des départs définitifs ou temporaires des animaux relâchés de la zone de lâcher, y compris les cas où le mouvement n'a pas abouti à une installation dans un nouvel habitat ou à une reproduction (Le Gouar et al. 2012).

facteurs individuels (âge, sexe, audace, origine naturelle ou né en captivité), des facteurs environnementaux et sociaux liés aux caractéristiques locales du site de réintroduction (qualité de l'habitat, disponibilité des ressources, compétition inter ou intraspécifique, menaces) et les méthodes de lâchers (âge, temps passé en captivité, période de lâcher, taille du groupe de lâcher, temps d'imprégnation sur le site de lâcher, stress) (voir la revue de Le Gouar et al. 2012). Ces coûts au lâcher peuvent être mesurés en comparant par exemple les performances démographiques des populations réintroduites avec celles des populations sauvages de référence (Monks et al. 2012) ; des individus nés en captivité avec celles d'individus nés à l'état sauvage (Jule et al. 2008) ; ou comparer les performances démographiques d'individus lâchés en fonction de différentes stratégies de translocation (ex. âge au lâcher, Mihoub et al. 2014b). L'étude des performances démographiques des individus issus des réintroductions fournit donc des premiers critères d'évaluation du succès de translocation. Le suivi des individus qui survivent et se reproduisent dans les zones de lâcher (en particulier, la reproduction des individus issus de la première génération née à l'état sauvage, Sarrazin and Barbault 1996) peut renseigner un critère complémentaire de succès car ces reproductions sont des étapes nécessaires, mais pas suffisantes, à la croissance et la persistance d'une population au long terme (Bertolero and Oro 2009). Les approches démographiques, tels que les modèles de dynamique des populations et les analyses de viabilité (Morris and Doak 2002, Beissinger and McCullough 2002), constituent des indicateurs quantitatifs objectifs, synthétiques et pertinents. Ils fournissent un cadre de réflexion pour optimiser les chances de réussite des programmes de réintroduction car ils permettent de suivre l'évolution de chaque stade de la dynamique des populations réintroduites (établissement, croissance et régulation, Encadré 1).

À plus large échelle et englobant toutes les actions de conservation, Akcakaya et al. (2018) proposent une approche complémentaire à celle de Robert et al. (2015) pour définir le statut d'une espèce entièrement rétablie, tenant compte à la fois de sa viabilité, sa répartition et ses fonctions écologiques. Ces facteurs permettent d'attribuer une "note verte" comprise entre 0 et 100 %, indiquant à quel point une espèce est loin de son état "pleinement rétabli" et de la classer ainsi selon le statut vert des espèces de l'IUCN (« The IUCN Green Status of Species »). Ce classement résulte de la combinaison de quatre mesures (Fig. 3). La première tient compte de la réévaluation du statut de conservation de l'espèce sur la liste rouge mondiale de l'IUCN entre le moment avant toute action de conservation et l'instant t (« Conservation legacy »). Les deux suivantes mesurent l'importance de la conservation en cours et future, avec un accent sur la détérioration attendue de l'état de l'espèce si toutes les actions de conservation en cours devaient cesser (« Conservation dependance ») et l'amélioration attendue de l'état de l'espèce suite aux actions de conservation en

cours et prévues (« Conservation gain »). Ces trois premières mesures soulignent l'importance des analyses démographiques ainsi que des modèles de dynamique et de viabilité de populations dans l'évaluation du succès des programmes de réintroduction. Enfin la dernière mesure consiste à définir une vision ambitieuse mais réalisable du rétablissement d'une espèce, en estimant l'amélioration maximale plausible qui pourrait être obtenue en matière d'occupation, de viabilité et de fonctionnalité dans toute l'aire de répartition (indigène et projetée) de l'espèce au cours des 100 prochaines années. Pour ce faire, il est pertinent d'avoir recours à des outils permettant de caractériser l'aire de distribution potentielle d'une espèce réintroduite (actuelle et future), mais également à des méthodes visant à évaluer le potentiel de connexion entre les différentes populations de l'espèce.

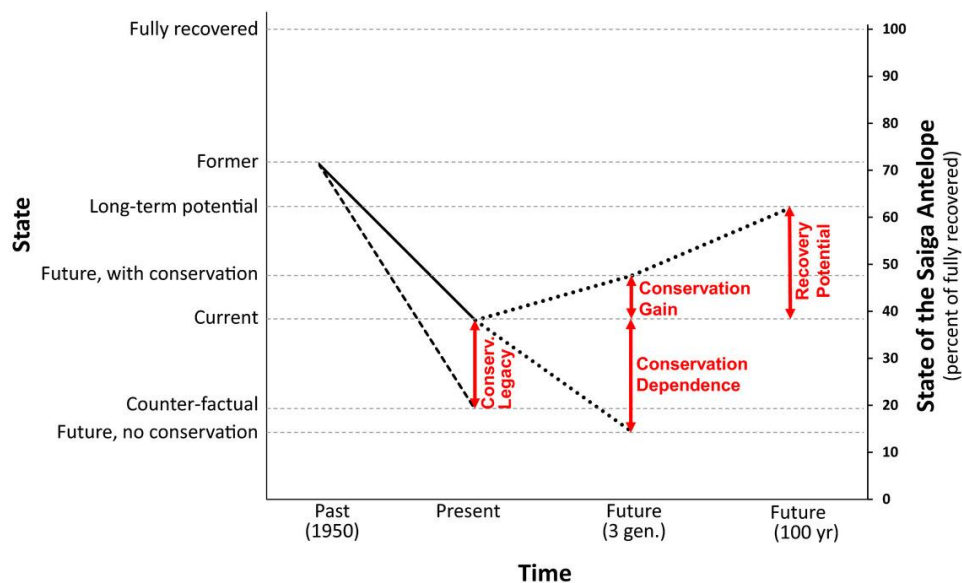


Figure 3: Représentation des quatre mesures de conservation permettant de mesurer le potentiel de rétablissement de l'Antilope saïga (*Saiga tatarica*). Source : Akcakaya et al. (2018).

1.1.4. La restauration de métapopulation : des défis supplémentaires

L'évaluation des progrès accomplis vers le succès reste floue lorsque les réintroductions visent à restaurer une métapopulation. Une métapopulation correspond à un ensemble de populations d'une même espèce, plus ou moins isolées géographiquement, mais interconnectées par des échanges d'individus qui contribuent à entretenir un flux de gènes entre ces différentes populations (Hanski 1999). Chaque population locale peut subir des événements d'extinctions et de recolonisations (Levins 1969). La dynamique d'une métapopulation est donc directement influencée par la dynamique de chaque population locale. La taille et le degré d'isolement des populations locales vont agir sur les paramètres démographiques et génétiques. Plus les

populations animales ou végétales sont isolées et de petite taille, plus elles sont confrontées à un risque d'extinction élevé.

Pour compenser l'isolement des populations dans des paysages fragmentés, les réintroductions peuvent être utiles pour établir de nouvelles populations locales dans des parcelles vacantes appropriées qui serviraient de « populations relais » (Armstrong and Ford 2019). Ces populations réintroduites peuvent contribuer à accroître la connectivité et les échanges démographiques et/ou génétiques entre les populations, et donc à recréer des réseaux fonctionnels au sein d'une métapopulation (Mihoub et al. 2011a, La Morgia et al. 2011, Peters et al. 2015). Pour que ce type de stratégie soit efficace, il est essentiel d'identifier les endroits où de nouvelles populations contribueraient au maximum à relier les populations existantes (La Morgia et al. 2011).

La restauration de la métapopulation nécessite un compromis entre l'établissement d'individus lâchés dans des habitats favorables sous réserve de viabilité locale et un degré suffisant de déplacement entre les populations pour permettre la connectivité et le fonctionnement de la métapopulation à plus grande échelle. Lorsque des individus sont introduits dans de nouveaux environnements (ex. lors d'une opération de réintroduction), l'obtention d'informations par les individus relâchés est essentielle pour leur survie (Berger-Tal et al. 2014, Berger-Tal and Saltz 2014). Par conséquent, après leur libération, les animaux réintroduits doivent effectuer des déplacements exploratoires visant à construire une représentation spatiale du nouvel environnement afin de permettre une utilisation efficace des ressources, d'éviter les prédateurs, de localiser les sites de reproduction potentiels ou les partenaires pour les accouplements, etc. (Berger-Tal and Avgar 2012). La dispersion à partir d'un site de lâcher après la réintroduction peut également être influencée par les variations de la qualité de l'habitat (Bennett et al. 2012), la densité de la population locale, l'âge et le procédé de translocation, etc. (Le Gouar et al. 2012). Sans impliquer nécessairement une augmentation de la mortalité, ces déplacements peuvent conduire à des échecs d'établissement local de la réintroduction et compromettre le succès global de la restauration de la métapopulation (Le Gouar et al. 2008, Mihoub et al. 2011a). Par conséquent, une meilleure compréhension des facteurs déclenchant les déplacements post-lâcher et la sélection de l'habitat est essentielle pour informer sur les probabilités d'installation à court terme des populations focales réintroduites au sein de la métapopulation, ainsi qu'à plus long terme pour évaluer le potentiel de connexions futures avec d'autres populations et la viabilité de la métapopulation dans son ensemble.

Le succès de la restauration d'une métapopulation dépend donc:

1. des éventuels coûts à la réintroduction qui peuvent avoir des effets sur la dynamique des populations réintroduites à une échelle locale (population) ou globale (métapopulation) ;
2. des facteurs qui vont influencer la sélection de l'habitat et la connectivité entre les populations ;
3. de la disponibilité en habitats favorables et en ressources : la capacité limite du milieu ;
4. de la dynamique de chaque population à l'échelle locale, en tenant compte de l'émigration et/ou l'immigration.

Dans cette thèse, je me suis principalement intéressée à la problématique de l'évaluation du succès des réintroductions lorsque celles-ci visent la restauration d'une métapopulation d'une espèce longévive avec de fortes capacités de déplacement. J'ai choisi d'étudier le cas particulier des vautours dont l'état de conservation mondial dépend significativement d'actions de restauration des populations car ce sont des espèces particulièrement vulnérables et dont le rôle écologique est irremplaçable.

I.2. La restauration de métapopulations de Vautours moines en Europe et en France : un cadre d'étude exemplaire.

I.2.1. Les vautours : une guildes fonctionnelle singulière...

Les vautours sont des rapaces charognards, représentés par deux familles géographiquement et taxonomiquement distinctes (Jarvis et al. 2014): les Accipitridae, incluant 15 espèces distribuées dans les régions dites de l'Ancien Monde (Afrique, Asie et Europe) ; et les Cathartidae, incluant sept espèces distribuées dans les régions dites du Nouveau Monde (Amérique du nord, centrale et du sud). Leurs ressemblances morphologiques sont le fruit d'un phénomène de convergence évolutive (Hertel 1994) car ils partagent une même niche écologique : les vautours, représentants de la guildes des détritivores, sont les seuls vertébrés terrestres possédant un régime nécrophage obligatoire (Ruxton and Houston 2004, Campbell 2015).

Les charognards obligatoires sont dépendants de la disponibilité en carcasses d'animaux morts pour leur survie et leur reproduction. Les vautours possèdent donc des adaptations particulières pour chercher, trouver et consommer une source de nourriture éphémère et imprévisible car les cadavres d'animaux morts sont généralement répartis de manière aléatoire, tant spatialement que

temporellement, dans l'écosystème (Yang et al. 2008, Cortés-Avizanda et al. 2014). Les vautours ont perdu l'agilité nécessaire pour tuer des proies (Ruxton and Houston 2004) au profit d'une spécialisation à la technique du vol plané permettant de minimiser les coûts énergétiques liés au vol, tout en parcourant de grandes distances sur de longues périodes afin de rechercher leurs ressources alimentaires (Duriez et al. 2014). La plupart des espèces de vautours possèdent une excellente vue (Mitkus et al. 2018) et certains (uniquement parmi les espèces du Nouveau Monde, Campbell 2015) ont un sens de l'odorat très développé leur permettant de localiser les charognes en décomposition (par ex. Urubu à tête rouge (*Cathartes aura*); Potier et al. 2019). Parmi les oiseaux, les vautours possèdent un métabolisme de base relativement bas (Prinzinger et al. 2002). Ils sont également capables de stocker de grandes réserves énergétiques et de jeûner plusieurs jours, voire semaines (Bahat 1995, Bahat et al. 1998). Enfin, ces oiseaux ont développé une tolérance remarquable aux toxines bactériennes présentes dans les chairs en décomposition grâce à des voies gastro-intestinales qui sont extrêmement sélectives (Roggenbuck et al. 2014) et des sucs digestifs extrêmement acides, éliminant une partie des germes potentiellement pathogènes (Houston and Cooper 1975). Les vautours ont ainsi développé des adaptations physiologiques, morphologiques et comportementales spécifiques pour consommer de la matière organique morte, et palier à l'imprévisibilité spatio-temporelle de leur ressource alimentaire.

Trois groupes de vautours peuvent être distingués selon Hertel (1994), sur la base de leurs attributs comportementaux et morphologiques. Le premier regroupe des espèces dites « fouisseuses-tireuses » ou « éventreuses » qui interviennent en premier en consommant les tissus mous et les viscères. C'est à ce groupe qu'appartient par exemple, en Europe, le Vautour fauve (*Gyps fulvus*). Son cou et sa tête sont dépourvus de plumes, facilitant la pénétration à l'intérieur des carcasses par les orifices naturels. Le cou est très long et mobile, pourvu d'une collerette de duvet à la base pour empêcher le sang de salir et endommager le plumage. Le second groupe rassemble les espèces dites « engloutisseuses » qui se nourrissent de tissus plus coriaces (ex. peau, tendons et cartilages). C'est à ce groupe qu'appartient par exemple le Vautour moine (*Aegypius monachus*). Il possède un bec crochu et puissant adapté au découpage des cuirs et des chairs. Enfin, le troisième groupe rassemble les espèces dites « racleuses » qui grappillent les restes comme le Vautour percnoptère (*Neophron percnopterus*) et le Gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*), ce dernier étant spécialisé dans la consommation d'os récupérés sur les carcasses lorsque celles-ci sont dépourvues de leur chair. Ces différences biologiques entre les différentes espèces font qu'elles n'exploitent pas les mêmes parties d'un même cadavre, et permettent leur coexistence grâce au partage des ressources trophiques (Cortés-Avizanda et al. 2012, 2014). Ces trois groupes interviennent ainsi

successivement dans l'élimination des cadavres, on parle vulgairement de la « guilde des vautours ».

Les vautours occupent donc un rôle écologique majeur dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres, celui d'équarrisseurs naturels, de par leur participation au recyclage des matières organiques et la limitation de propagation de maladies en particulier celles liées aux ongulés sauvages et domestiques (Ogada et al. 2012, Hill et al. 2018). Les vautours sont importants à la fois sur le plan spirituel, socio-économique et environnemental en raison de leur capacité à éliminer les restes animaux, notamment domestiques (Markandya et al. 2008) mais aussi, dans certaines cultures et religions, humains (MaMing et al. 2016) et de par leur rôle fonctionnel, ils constituent également des espèces indicatrices du fonctionnement des écosystèmes (Donázar et al. 2016).

1.2.2. ... indispensable et pourtant vulnérable à l'échelle du globe

Malgré leur rôle fonctionnel important et leur place dans les sociétés humaines (Morales-Reyes et al. 2018), les vautours sont la guilde des oiseaux la plus menacée à l'échelle mondiale (Buechley and Sekercioglu 2016, McClure et al. 2018). La situation des vautours de l'Ancien monde est particulièrement alarmante avec 69% des espèces classées par la liste rouge de l'UICN comme étant menacées de risque d'extinction et 81 % des espèces subissant toujours un déclin (Fig. 4, McClure et al. 2018).

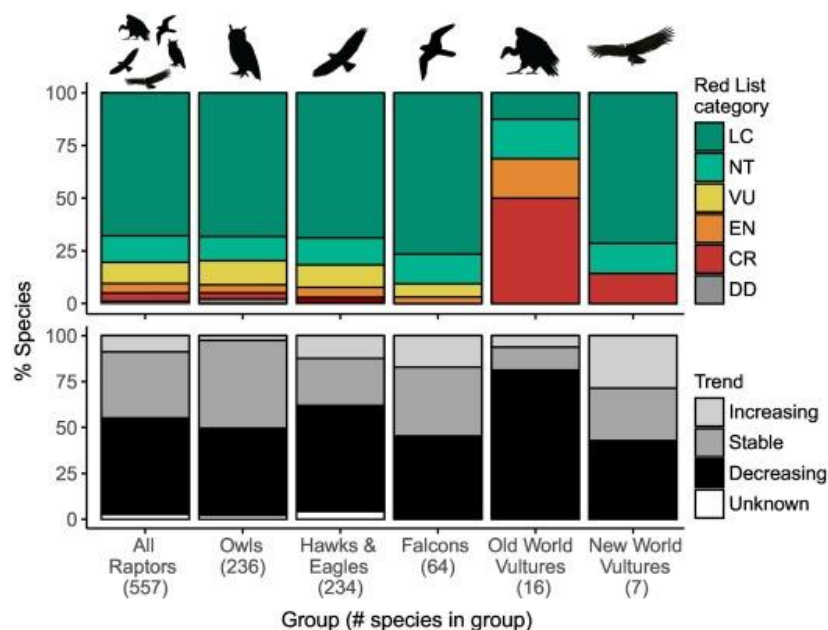


Figure 4 : Pourcentages des espèces de rapaces existantes dans les catégories de risque d'extinction de la liste rouge de l'UICN (en danger critique d'extinction (CR), en danger (EN), vulnérable (VU), presque menacée (NT), moins préoccupante (LC) et données insuffisantes (DD)), et direction des tendances démographiques pour chaque groupe. Source : McClure et al. (2018).

Le déclin des vautours de l’Ancien monde est un triste exemple illustrant comment la disparition de quelques espèces suffit à entraîner de nombreuses conséquences environnementales, sanitaires, économiques et culturelles désastreuses. En Asie du sud, trois espèces de vautours (*Gyps bengalensis*, *Gyps tenuirostris* et *Gyps indicus*) sont aujourd’hui au bord de l’extinction due à un empoisonnement involontaire au diclofénac, un anti-inflammatoire non-stéroïdien employé dans la médecine humaine et vétérinaire depuis les années 90 (Green et al. 2004). À peine 15 ans et seulement 1% du bétail traité au diclofénac auront suffi à décimer plus de 97% des populations de ces trois espèces en Inde (Green et al. 2004). Dans ce pays, où le système d’équarrissage industriel est inexistant, les conséquences de la quasi-disparition des vautours sont sans appel. L’augmentation des cadavres d’ongulés domestiques non-consommés par les vautours a entraîné la contamination des points d’eau ainsi que l’augmentation des populations de chiens errants et de rats devenus alors porteurs d’agents pathogènes et vecteurs de maladies transmissibles à l’homme comme la rage, l’anthrax ou la peste (Markandya et al. 2008). Le bilan humain et économique est lourd, près de 50000 décès humains et 34 milliards de dollars (coûts incluant les institutions de santé ainsi que la politique de stérilisation et d’abattage massif des chiens errants) entre 1993 et 2006 (Markandya et al. 2008). Le déclin des vautours a également eu un impact sur certaines communautés comme les Parsis, contraints d’abandonner le rituel des funérailles célestes permettant l’ascension de l’âme des défunts par la consommation des corps par les vautours (Markandya et al. 2008). En Afrique, la situation pourrait prendre la même trajectoire qu’en Asie. Ces 30 dernières années, les populations de huit espèces de vautours se sont effondrées (en moyenne 62% de pertes à des taux de déclin exceptionnels >50%) et actuellement six de ces espèces sont en danger critique d’extinction (Ogada et al. 2016). Les vautours africains sont confrontés à une série de menaces spécifiques, dont les plus importantes sont l’empoisonnement (intentionnel ou indirect) et le commerce de médicaments traditionnels à base d’ossements de vautours (Ogada et al. 2016).

Les principales menaces pesant sur les populations de vautours de l’Ancien monde, souvent victimes de croyance, varient selon les régions (Santangeli et al. 2019) et les causes de mortalité sont principalement d’origine anthropique. Le braconnage par les tirs et les empoisonnements illégaux (ex. Ogada et al. 2016), la destruction des habitats, la diminution de l’approvisionnement alimentaire (Terrasse et al. 2004, Safford et al. 2019), les contaminations involontaires (ex. usage de produits vétérinaires, Green et al. 2004), les électrocutions et les collisions avec les infrastructures énergétiques (de Lucas et al. 2012) menacent la viabilité de leurs populations.

En effet, toutes ces menaces peuvent fortement peser sur la démographie des vautours car ce sont des espèces à cycle de vie « lent » adoptant une stratégie démographique décrite classiquement comme de type K (MacArthur and Wilson 2001). Ce sont des espèces longévives qui présentent une maturité sexuelle tardive (de l'ordre de 4 à 7 ans selon les espèces, Thiollay 1994) et qui produisent annuellement 1 à 2 jeunes selon les espèces. Cette maturité sexuelle tardive et cette faible fécondité sont compensées par une grande longévité des adultes avec une senescence tardive (Chantepie et al. 2016). La variation du taux de croissance de ces populations est donc le plus sensible aux variations de la probabilité de survie des adultes (Lebreton and Clobert 1991). De ce fait, chaque mortalité additionnelle d'individus adultes peut avoir un impact négatif important sur la dynamique d'une population.

Les vautours sont irremplaçables dans leur rôle d'équarrisseurs naturels. Plusieurs études attestent que les charognards facultatifs ne seraient pas aussi efficaces que les vautours pour éliminer les carcasses favorisant ainsi la transmission de maladies, modifiant le cycle des nutriments et les écosystèmes (Ogada et al. 2012, Hill et al. 2018). Face à l'urgence de la situation, les actions de conservation se sont multipliées à travers le monde (ex. interdiction du diclofénac à usage vétérinaire en Inde, Ogada et al. 2012 ; programmes d'élevage *ex-situ*, ex. Gautschi et al. 2003; développement du soutien alimentaire, Oro et al. 2008; programmes de réintroduction, Terrasse et al. 2004) pour tenter d'enrayer le déclin continu de la majorité des espèces de vautours. Si la tendance au déclin en Afrique et en Asie est toujours d'actualité, en Europe le bilan est plus positif grâce aux progrès réalisés en matière de conservation et de restauration des populations de vautours dans certaines parties de l'Europe (Safford et al. 2019).

1.2.3. La restauration de la métapopulation de vautours en Europe, et le cas spécifique du Vautour moine (*Aegypius monachus*).

En Europe, les vautours de l'Ancien Monde sont représentés par quatre espèces appartenant à deux sous-familles : les Gypaetinae comprenant le Gypaète barbu et le Vautour percnoptère, et les Aegyptiinae, comprenant le Vautour fauve et le Vautour moine. Deux siècles auparavant, ces quatre espèces de vautours constituaient des oiseaux nicheurs particulièrement communs en Europe (ex. Europe de l'Est ; Demerdzhiev et al. 2014). Mais la diminution de la nourriture disponible, la perte d'habitat, la persécution par l'Homme et leur empoisonnement, ont progressivement engendré une diminution drastique de leurs populations dans la plupart des pays européens, fragmentant ainsi leur répartition voire même, conduisant à leur extinction de certaines régions (Ogada et al.

2012). Il y a un peu plus de cinquante ans, des ornithologues ont mis en place les premiers programmes de réintroductions d'individus dans des régions où les vautours avaient historiquement disparu, actions nécessaires pour restaurer leurs populations et palier à leur fragmentation. L'objectif de ces réintroductions visait à rétablir des populations viables à des endroits stratégiques, pouvant servir de « populations relais » afin de permettre des flux démographiques et génétiques entre ces populations restaurées et les différentes populations subsistantes. Le premier programme de réintroduction de vautours en Europe a ainsi été initié à la fin des années 60 dans les Grands Causses, dans le sud du Massif Central en France, visant la restauration des populations de Vautours fauves (Terrasse et al. 2004). Le lâcher de 61 individus entre 1981 et 1986 a permis la fixation d'une population qui compte en 2020 plus de 700 couples reproducteurs (LPO Grands Causses, com. pers.). S'appuyant sur l'expérience de la restauration des populations de Vautours fauves, d'autres programmes de restauration de populations de vautours se sont succédés avec notamment, en 1986, la première réintroduction du Gypaète barbu en Autriche (Frey and Walter 1989) et le renforcement d'une population de Vautours moines à Majorque (Tewes 2004).

1.2.3.a. Vers la restauration de la métapopulation de Vautours moines en France et en Europe

Tout comme le Vautour fauve, le Vautour moine avait totalement disparu du territoire français au début du XXème siècle. Les causes de sa disparition seraient probablement liées à l'utilisation du poison pour la destruction des mammifères prédateurs. S'inspirant de l'expérience encourageante des programmes de réintroduction de Vautours fauves (Terrasse et al. 2004), les premières réintroductions de Vautours moines ont été initiées en France en 1992. L'objectif était de restaurer des populations viables pouvant servir de « populations relais » pour reconnecter les dernières colonies subsistantes en Europe de l'Ouest situées en Espagne (~206 couples en 1970 ; Hiraldo 1974) et celles présentes plus à l'Est en Grèce (une dizaine de couples). Depuis 1992, trois programmes de réintroduction ont ainsi permis d'établir trois noyaux de population de Vautours moines : le premier dans les Grands Causses et les deux suivants dans les Préalpes françaises, dans le massif des Baronnies (depuis 2004) et les Gorges du Verdon (depuis 2005). Avec l'objectif de faciliter les échanges entre l'Espagne et la France, une nouvelle colonie a été établie en Catalogne, à partir de la mise en place de deux programmes de réintroduction (à Boumort et Alinyà) depuis 2007. Un nouveau programme de réintroduction vient renforcer ce projet à Burgos depuis 2019. De plus, trois programmes de réintroduction en Bulgarie ont débuté depuis 2018 dans le but de favoriser la reconnexion de la population de Grèce avec celles de France. Associée à d'autres mesures de conservation tels que le soutien alimentaire (Moreno-Opo et al. 2015), la protection de l'espèce et

des habitats (ex. Moreno-Opo and Margalida 2013), la restauration de la métapopulation de Vautour moine par le biais de réintroductions permet le rétablissement progressif de l'espèce en Europe. Ces 20 dernières années, les effectifs ont augmenté de 50% (Safford et al. 2019), et aujourd'hui, le Vautour moine niche en Espagne, au Portugal (recolonisation spontanée), en France (grâce aux programmes de réintroduction) et en Grèce.

La restauration de la métapopulation de Vautours moines en Europe et particulièrement en France offre un cadre d'étude exemplaire pour étudier le succès des programmes de réintroduction dans un contexte de métapopulation restaurée. D'après deux critères de la liste rouge nationale de l'UICN (répartition géographique et effectif d'individus nicheurs), l'espèce est passée de la catégorie « Eteinte (EX) » à « En danger (EN) » grâce aux efforts de réintroduction déployés depuis 1992. Le suivi individuel des oiseaux et le suivi de la reproduction, rigoureusement tenus dès les premières années de la réintroduction jusqu'à aujourd'hui (25 ans plus tard) conformément aux recommandations de l'UICN, offrent un cadre unique pour étudier les composantes du succès de réintroduction lors des trois phases de la dynamique d'une population réintroduite à une échelle locale (chaque noyau de population, ci-après « population ») et globale ((méta)population³ nationale) sur le long terme.

1.2.3.b. La situation actuelle du Vautour moine en France

La France abrite aujourd'hui la deuxième population européenne de Vautour moine avec 41 couples reproducteurs en 2019 distribués sur trois noyaux de populations, après l'Espagne (~2548 couples estimés en 2017 ; Del Moral 2017). Le nombre de couples reproducteurs dans les Grands Causses est resté relativement stable les six dernières années précédant le début de cette thèse en 2016 (min : 20 , max :21 couples depuis 2011), suggérant que la population pourrait être entrée en phase de régulation, alors que des études précédentes avaient estimé que l'habitat de reproduction pourrait accueillir une plus grande population de reproducteurs (Mihoub et al. 2014a). Si la capacité limite du milieu commence à être atteinte dans les Grands Causses avec en moyenne 20 couples reproducteurs, des questions sur la viabilité à long terme de cette population se posent. En revanche dans le massif des Baronnies, le nombre de couples observés (11 couples en 2019) suggère que cette population se situe actuellement dans la phase de croissance, tandis que dans les gorges

³ Nous employons ici le terme « (méta)population » car ce sont les modèles de dynamique de population à partir de différents scénarios démographiques qui permettront de comprendre davantage la nature des liens entre les différents noyaux de populations de Vautours moines en France et ainsi de statuer sur leur fonctionnement en « métapopulation » ou en « population » à l'échelle nationale.

du Verdon (projet commencé un an après celui des Baronnies et seulement 3 couples en 2019), la population pourrait encore être dans la phase d'installation suggérant que des coûts démographiques inhérents au processus de réintroduction limiteraient ou retarderaient sa croissance. Parallèlement, des déplacements d'individus entre les différentes populations françaises mais également avec les populations espagnoles ont pu être constatés témoignant du potentiel de restauration de la métapopulation de Vautours moines.

Les gestionnaires en charge des programmes de réintroduction du Vautour moine en France s'étaient fixé comme objectif de relâcher un minimum de 50 oiseaux, un objectif jugé réalisable sur une dizaine d'années. Aujourd'hui, les porteurs des trois programmes de réintroduction en France (dans les Grands Causses, les Baronnies et le Verdon) se questionnent sur la viabilité de ces populations suite à l'arrêt prochain des réintroductions en 2020. Les programmes doivent-ils continuer, être déplacés ou est-ce que les efforts de conservation pour maintenir des populations de Vautours moines viables sur le long terme doivent se focaliser sur d'autres mesures de conservation ?

1.2.4. Problématique et objectifs de cette thèse

Cette thèse vise à utiliser des critères objectifs et génériques, notamment des approches démographique et spatiale, afin de mesurer la dynamique de restauration des trois populations de Vautours moines réintroduites en France à deux échelles populationnelles (locale et globale). Dans une approche « locale », je considère chaque population comme une entité isolée des autres populations françaises ou européennes, les mouvements inter-populations ne sont pas explicitement pris en compte. Tandis que dans une approche globale « (méta)population nationale », je considère les trois noyaux de populations françaises dans leur ensemble incluant les échanges d'individus entre celles-ci, mais isolées des autres populations européennes. Une première évaluation du programme de réintroduction dans les Grands Causses a été menée, 10 ans plus tôt, dans le cadre de la thèse de Jean-Baptiste Mihoub, suggérant que la population de Vautour moine avait atteint une phase de croissance encourageante après l'accomplissement de la phase d'établissement (Mihoub 2009). Dans le cadre de cette thèse, je propose une réévaluation du programme de réintroduction dans les Grands Causses qui s'inscrit aujourd'hui dans une dynamique de métapopulation avec les populations réintroduites dans les Préalpes et plus largement avec les populations espagnoles. La finalité de cette thèse est d'apporter des réponses sur la viabilité des populations françaises. L'étude de la viabilité de la (méta)population restaurée de Vautours moines en France servira à orienter les futures actions de conservation qui permettront de pérenniser les

populations actuelles de cette espèce en France (ex. poursuivre les programmes de réintroduction, développer le soutien alimentaire, mettre en place des aires protégées, favoriser la connectivité avec les autres populations européennes). Au-delà, ces travaux visent à permettre (1) d'optimiser les stratégies de réintroduction pour les Vautours moines à l'échelle nationale et européenne ; et (2) d'alimenter les connaissances sur les stratégies de translocation d'espèces animales ayant pour objectif la restauration d'une métapopulation et en particulier pour les espèces longévives ayant de grandes capacités de déplacement.

1.2.4.a. Critères utilisés dans cette thèse pour mesurer le succès des programmes de réintroduction

Les facteurs qui contribuent au succès ou à l'échec démographique des réintroductions sont estimés à travers la dynamique de la population. La dynamique d'une population dépend des paramètres démographiques, la première série de critères de succès exploités dans cette thèse concernait donc la survie, la reproduction et la dispersion des différentes populations de Vautours moines (cf. III). De manière générale, le succès a été discuté en comparant les valeurs estimées des paramètres démographiques des populations réintroduites avec celles des populations sauvages de Vautours moines disponibles dans la littérature. En l'absence de comparatif avec les populations de conspécifiques de référence, ces taux ont été comparés à ceux d'autres espèces de vautours ou de rapaces présentant des cycles de vie long.

Lors des phases d'établissement, ces paramètres permettent de renseigner l'existence de coûts au lâcher (cf. III) qui se traduiraient donc par une valeur des paramètres de survie ou de reproduction plus faible que celles des populations de référence choisies ou dans le cas de la dispersion (au sens post-lâchers), des valeurs plus élevées. Les paramètres démographiques doivent permettre à une population réintroduite de croître et d'atteindre une phase de régulation, seule phase pendant laquelle il est pertinent d'estimer la viabilité d'une population réintroduite puisque les populations sont régulées par des facteurs abiotiques, biotiques et/ou anthropiques (Robert et al. 2015b). Nous avons donc cherché à caractériser le moment où les populations de Vautours moines pouvaient atteindre ou avaient atteint leur phase de régulation à travers l'étude de la variation des paramètres démographiques en lien avec la densité des populations (cf. III), l'étude de la disponibilité en habitat (cf. IV) et l'estimation du taux de croissance de la population (cf. V).

L'ensemble de ces paramètres exploités dans des analyses de viabilité de populations, nous ont permis d'estimer les probabilités d'extinction de ces populations. Ces taux mis en parallèle avec les

critères de classification des espèces menacées de la liste rouge de l'UICN nous ont permis d'évaluer le succès de ces programmes de réintroduction (Robert et al. 2015b, cf. V).

Enfin, la preuve de dispersion de reproduction (Greenwood 1980) entre les différentes populations existantes (sauvages ou réintroduites, cf. III) et la mise en évidence de l'existence de corridors qui favoriseraient les échanges d'individus à l'échelle européenne (cf. VI) pouvaient fournir les premiers critères de progression vers la restauration de la métapopulation de Vautours moines européenne.

1.2.4.b. Plan de la thèse (Fig.5)

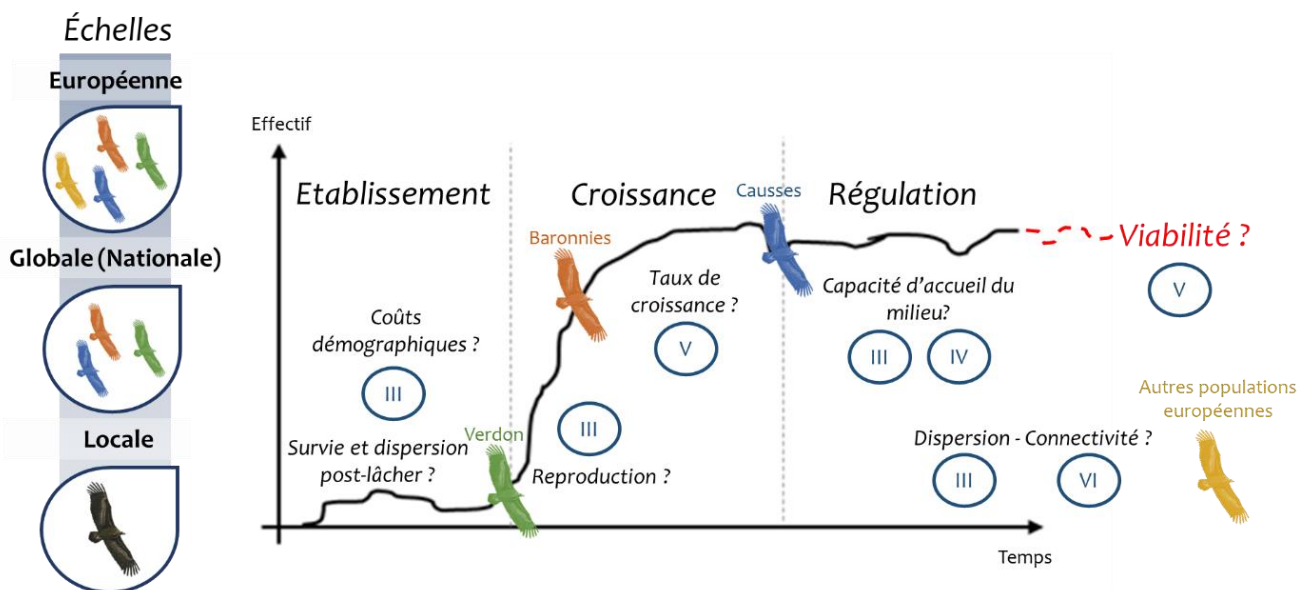


Figure 5 : Schéma récapitulatif des quatre parties (III, IV, V, et VI) de cette thèse (ronds bleus numérotés) placés dans le contexte des trois phases successives de la dynamique d'une population réintroduite. Les vautours représentent chaque population réintroduite en France (bleu : Causse, orange : Baronnies ; vert : Verdon) ou autres populations européennes (jaune).

Grâce à l'analyse des données récoltées lors du suivi des populations de Vautours moines réintroduites (cf. II), nous avons étudié dans un premier temps les variations des paramètres démographiques au sein des trois populations françaises en cherchant à identifier si les dynamiques des populations de Vautours moines réintroduites en France étaient soumises (1) à des coûts démographiques liés au processus de réintroduction ; ou (2) à des effets de densité-dépendance qui freineraient/limiteraient leur croissance et marqueraient le début de la phase de régulation (cf. III).

Dans un second temps, nous avons cartographié la disponibilité de l'habitat pour évaluer le potentiel de rétablissement de cette espèce en Europe et estimer un proxy de la capacité limite des milieux aux différentes échelles populationnelles françaises et ainsi identifier quand chaque population devrait atteindre sa phase de régulation (cf. IV).

Dans un troisième temps, nous avons étudié la dynamique et la viabilité des populations réintroduites en France. Nous avons utilisé les estimations démographiques obtenues et les capacités limites du milieu à chaque niveau populationnel, pour élaborer des modèles de dynamique et de viabilité des populations. Ceux-ci nous ont permis de quantifier les tendances/les taux de croissance de chaque population et de la (méta)population française dans son ensemble, ainsi que d'étudier leur probabilité d'extinction sur le long terme (Sarrazin 2007, Robert et al. 2015b); et d'évaluer ainsi le succès de ces programmes de réintroduction en utilisant les critères de la liste rouge de l'UICN (cf. V).

Enfin, nous avons étudié comment la structure du paysage pourrait influencer les déplacements à grande distance des Vautours moines en exploitant les données issues du suivi télémétrique de Vautours moines équipés en Europe dans l'objectif de prédire l'existence de corridors qui favoriseraient les échanges d'individus entre les différentes populations existantes (natives ou réintroduites, cf. VI).

II. Modèle biologique et données analysées

II.1. Le Vautour moine

II.1.1. Distribution du Vautour moine, dans le monde et en Europe

Le Vautour moine est une espèce eurasiatique dont l'aire de distribution s'étend de la Péninsule Ibérique jusqu'en Chine (Fig. 6). A l'instar des autres espèces de vautours de l'Ancien monde, cette espèce a connu un déclin rapide entre la fin du XIX^{ème} siècle et le début du XX^{ème} siècle. Ce déclin a été plus marqué dans la moitié occidentale de son aire de répartition, avec une extinction de l'espèce dans de nombreux pays d'Europe de l'Est et du bassin méditerranéen, dont la France, fragmentant ainsi sa répartition. Le Vautour moine est l'unique représentant du genre *Aegypius* bien que sa distribution soit morcelée et s'étende de la Péninsule Ibérique jusqu'en Asie de l'Est (Fig. 6 et Fig. 7). Toutefois, en 2008, Poulakakis et al. mettaient en évidence que chaque noyau de population isolée géographiquement constituait une lignée distincte (à l'exception de la région du Caucase). Les populations européennes (ibérique et balkanique) formant un groupe distinct des populations du Caucase, quant à elles plus proches des populations mongoles. Une étude phylogénétique plus récente montre que les populations turques et du Caucase occupent en réalité une position intermédiaire entre les lignées européennes (balkanique et ibérique) et nord-asiatique (mongole, Çakmak et al. 2018).

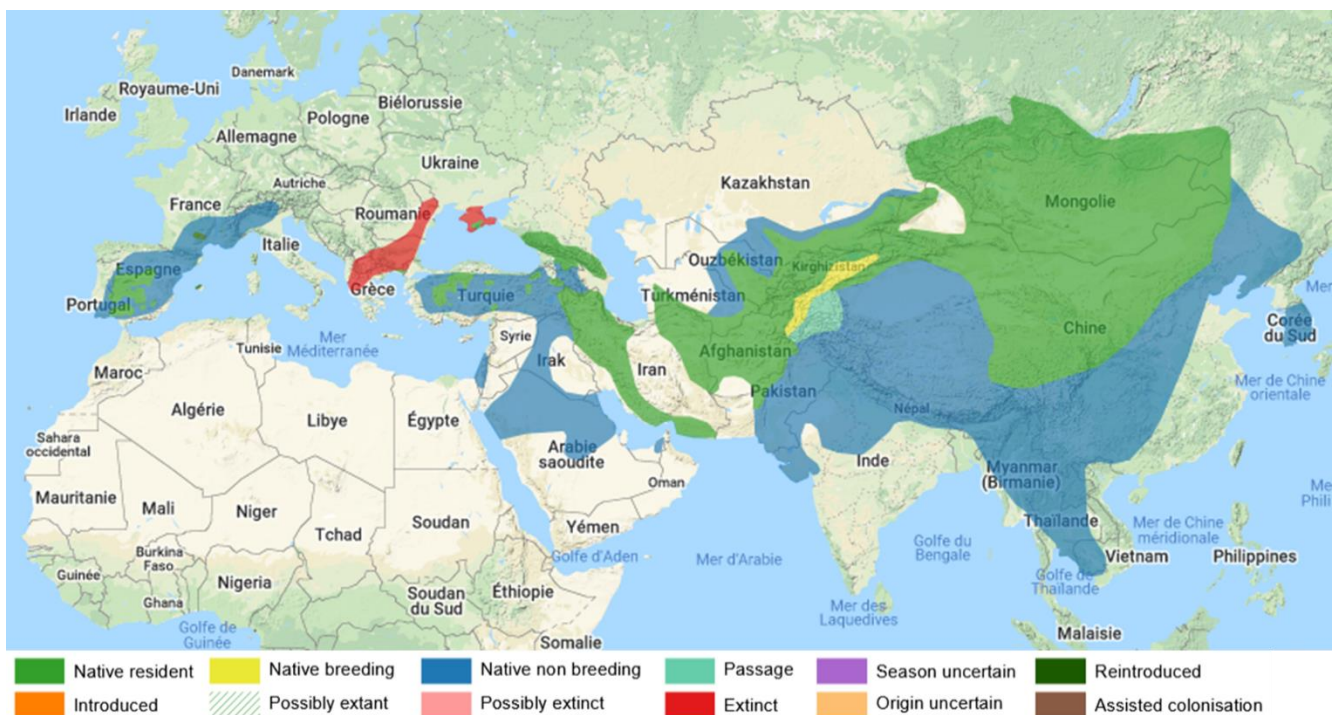


Figure 6 : Distribution du Vautour moine dans le monde. Source : BirdLife International (2020) Species factsheet: *Aegypius monachus*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 10/09/2020.

À l'échelle mondiale (Fig. 6), la population de Vautours moines est estimée entre 7 800 et 10 500 couples (Birdlife International 2020), dont la majorité se trouve en Asie (5 500 à 8 000 couples) et notamment en Turquie, Russie, Ukraine, Arménie, Azerbaïdjan, Géorgie, Ouzbékistan, Kazakhstan, Tadjikistan, Turkménistan, Kirghizstan, Iran, Afghanistan, Pakistan du Nord, Mongolie et Chine continentale (Andevski et al. 2017). Une partie de la population asiatique est migratrice, avec des zones d'hivernage en Inde, au Pakistan, au Népal et en Corée (principalement). En Europe, les populations sont résidentes et inégalement réparties (Fig. 7). Plus de 95% des couples reproducteurs se trouvent en Espagne (~2548 couples en 2017 ; Del Moral 2017). D'autres petits noyaux populationnels sont situés en France (41 couples en 2019 ; Ligue de Protection des Oiseaux Grands Causses, com. pers.), au Portugal et en Grèce (respectivement 30 en 2019 et 35 couples en 2018 ; Vulture Conservation Foundation, com. pers.).

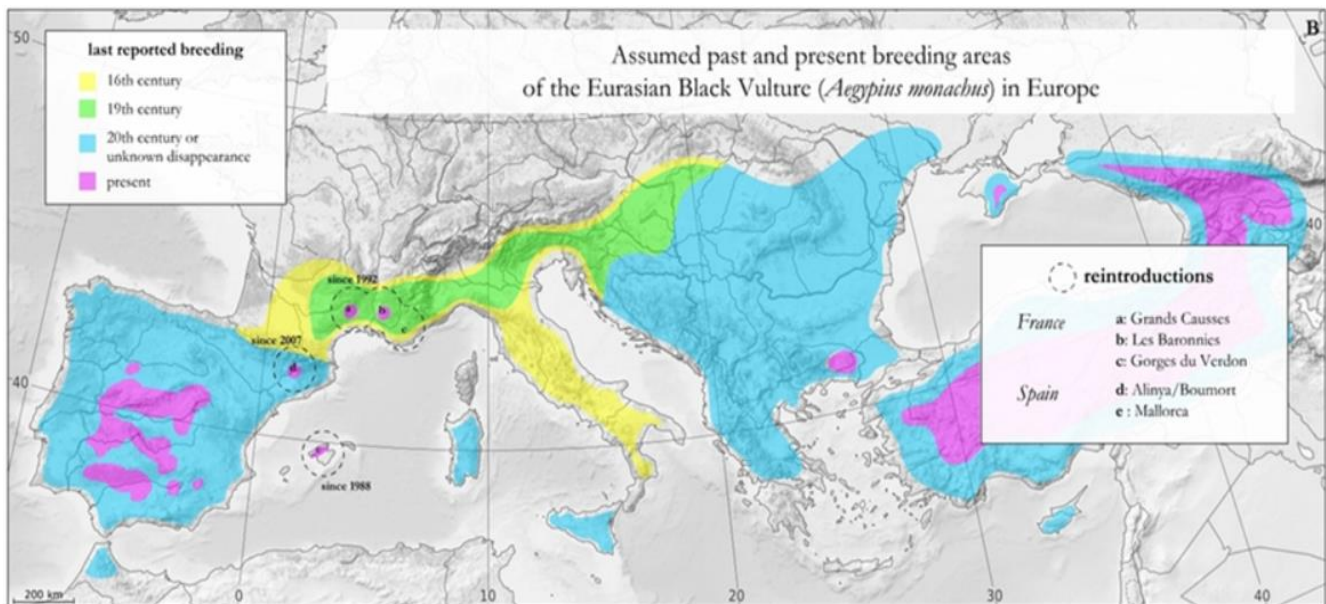


Figure 7 : Carte de la distribution passée et actuelle du Vautour moine en Europe. Les lettres a, b et c correspondent aux 3 programmes de réintroduction en France. La lettre d correspond aux programmes de réintroduction en Catalogne et la lettre e correspond au programme de renforcement de la population de Majorque. Source : M. Huygues.

Sur la liste rouge de l'UICN, le Vautour moine est classé « quasi-menacé (NT) » à l'échelle mondiale, « Préoccupations mineures (LC) » en Europe, et « En danger (EN) » en France.

II.1.2. Biologie et écologie générale du Vautour moine

Avec une envergure comprise entre 2,50 et 2,95 m pour un poids moyen de 8 kg, le Vautour moine est l'un des plus grands rapaces d'Europe (Campbell 2015). Il doit son nom à l'apparente tonsure

qu'il a sur le dessus du crâne et sa robe sombre (plumage noir chez les jeunes qui s'éclaircit jusqu'à devenir brun à l'âge adulte). Son cou emplumé et bordé d'une large collerette de plumes érectiles, la tonsure claire de la tête et la cire violacée de son bec sont caractéristiques de l'espèce (Fig. 8). Mis à part le fait que les femelles soient légèrement plus grandes que les mâles, le dimorphisme sexuel n'est pas présent chez cette espèce (Donazar 1993). Spécialiste du vol plané (ou vol à voile), le Vautour moine se reconnaît en vol par sa taille imposante, ses larges ailes rectangulaires tenues à plat avec les extrémités tombantes et sa queue courte légèrement cunéiforme.



Figure 8 : Vautour moine adulte (a), juvénile (b), plumes érectiles et tonsure de la tête sur un Vautour moine adulte (c), Vautour moine en vol (d). Photos : O. Duriez (b, c, d) et T. Rousteau (a).

En Europe, le Vautour moine vit dans les collines et les moyennes montagnes semi-boisées souvent à forte influence méditerranéenne, parfois continentale. Il peut nicher à des altitudes variant de 10 à 2000 m (Tewes 1996), tandis qu'on le retrouve à de plus hautes altitudes en Asie (jusqu'à 4500 m ; Thiollay 1994). Il construit habituellement une aire (ou nid) robuste d'environ 2 m de diamètre, constituée de branchages, à la cime d'arbres à feuilles persistantes tels que le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), le Pin noir (*Pinus nigra*), le Chêne liège (*Quercus suber*), le Chêne vert (*Quercus ilex*) ou les genévriers (*Juniperus sp.*), avec une préférence apparente pour les arbres les plus anciens présentant un large houppier (Poirazidis et al. 2004, Skartsi et al. 2008). Les nids sont généralement situés dans les pentes (Poirazidis et al. 2004, Morán-lópez et al. 2006, Gavashelishvili

et al. 2012, Mihoub et al. 2014a) mais aussi parfois en plaine (Hiraldo and Donazar 1990). Au début du XXème siècle, cette espèce pouvait également nicher au sol comme dans les parties asiatiques de sa répartition (Dobado et al. 2012; Reading et al. 2010). De manière générale, de tels cas de reproduction s'expliquent par une pénurie de sites arboricoles (comme en en Asie centrale), et/ou une tranquillité absolue des sites de nidification, cette espèce étant très sensible au dérangement dans un rayon de 500 m autour de son site de reproduction (Margalida et al. 2011).

Moins sociable que le Vautour fauve, le Vautour moine niche généralement en colonies lâches, parfois en couples isolés. Il défend un territoire exclusif d'un rayon d'environ 50 m autour du nid (Cramp and Simmons 1980). D'après nos connaissances actuelles le Vautour moine est un rapace monogame. Un seul œuf est pondu entre février et début avril (de rares fois, deux œufs ont été observés en même temps, mais ils n'ont jamais éclos). En cas d'échec précoce, il peut y avoir une ponte de remplacement. La période d'incubation dure en moyenne 55 jours. Les deux parents se relaient pour l'incubation jusqu'à l'éclosion de l'œuf et ils se partagent ensuite les tâches d'élevage du jeune qui passe entre 110 et 120 jours dans le nid (Moreno-Opo and Guil 2007). Les jeunes prennent leur envol entre début août et fin septembre. Ils restent dans les proches environs du nid jusqu'en octobre, voire fin novembre, où ils peuvent encore être nourris par les adultes. Le cycle de reproduction s'étale ainsi sur une période de 7 à 9 mois (Fig. 9).

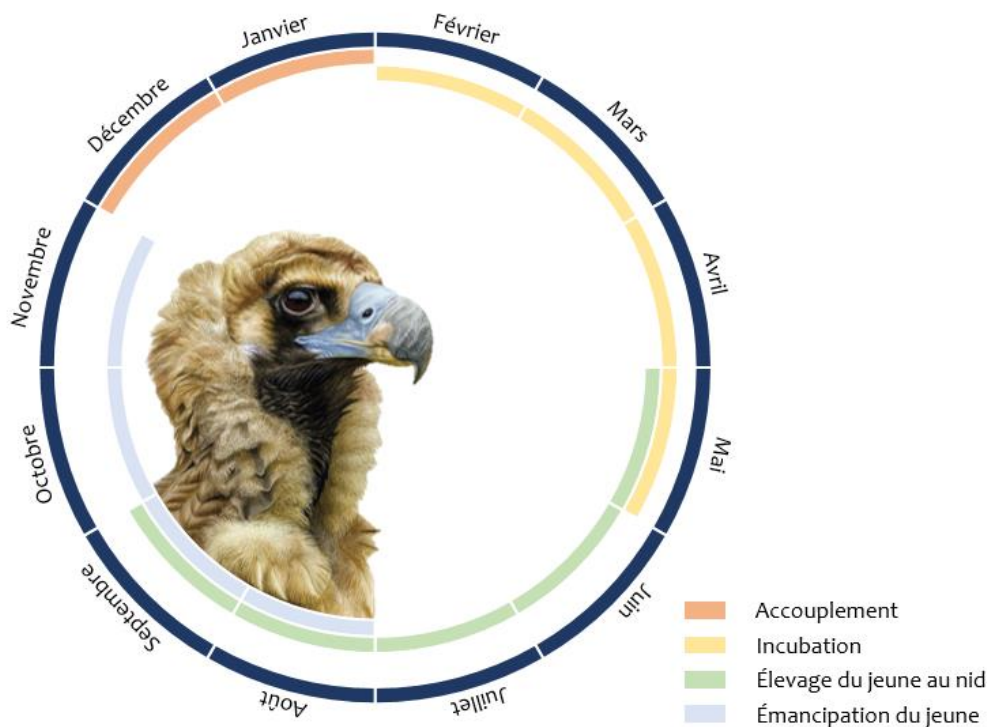


Figure 9 : Phénologie de la reproduction du Vautour moine. Photo : F. Desbordes.

Les mâles et les femelles de cette espèce longévive sont sexuellement matures vers l'âge de 4 ou 5 ans. Le cycle de vie des Vautours moines peut être décomposé en trois phases (Moreno-Opo et al. 2010): (1) stade juvénile durant leur première année de vie (1^{ère} année calendaire) lorsqu'ils deviennent indépendants des adultes ; (2) stade immature/sub-adulte (2^{ème}-5^{ème} année calendaire) qui correspond à la phase de prospection/erraticisme et d'établissement dans un site de reproduction ; et (3) stade adulte ($\geq 6^{\text{ème}}$ année calendaire) lorsque tous les individus sont considérés comme territoriaux et reproducteurs.

Les Vautours moines adultes sont sédentaires et restent majoritairement autour de la colonie toute l'année. Ils sont qualifiés de « central-place forager » (Carrete and Donázar 2005) . Cette stratégie se caractérise par des mouvements de prospection alimentaire répétés à partir et vers un site central (Orians and Pearson 1979), en l'occurrence la colonie ou le site de nidification en période de reproduction. Les déplacements pour la prospection alimentaire peuvent aller jusqu'à plus de 50 km du nid (Carrete and Donázar 2005, Dobado et al. 2012) et sont fréquents dans les zones à forte concentration de bétail d'élevage extensif, d'ongulés sauvages et de lagomorphes (Moreno-Opo and Guil 2007). Détectant les carcasses d'animaux uniquement grâce à sa vue exceptionnelle, le Vautour moine a tendance à chercher sa nourriture dans des zones relativement ouvertes, avec un couvert végétal limité et une faible hauteur de végétation comprenant les lisières de forêt, les milieux arbustifs ouverts, les montagnes nues, les steppes, les prairies ouvertes incluant les pâturages (Campbell 2015). Lors des curées (i.e. évènements d'alimentation sur une carcasse pouvant rassembler plusieurs dizaines voire centaines de vautours), le Vautour moine est l'espèce dominante dans la hiérarchie des individus ayant accès à la nourriture (Moreno-Opo et al. 2020). Néanmoins, il tolère la présence d'autres espèces de vautours et de charognards. Ces groupes ne sont pas seulement un effet d'aubaine partagée et seraient le fruit à la fois : (1) des comportements/stratégies de prospections alimentaires utilisés par les vautours, comme par exemple le comportement d'attraction par recrutement local (Houston 1974 ; Buckley 1996) : le signal serait donné par l'individu découvrant la carcasse, qui l'observe avec insistance tout en décrivant des cercles en vol descendant. Ce signal serait ensuite détecté par les autres individus proches, qui le rejoignent et l'accompagnent dans ses cercles. Puis ce phénomène d'attraction se répète et attire des vautours venant de plus en plus loin, comme une réaction en chaîne, augmentant fortement l'efficacité de prospection de chaque individu ; et (2) du bénéfice du « nettoyage » réalisé par les autres espèces (Vautours fauves principalement) qui ouvrent les carcasses et consomment les tissus mous leur offrant ainsi l'accès aux tissus coriaces (tendons, cartilages et peau) qu'ils consomment préférentiellement. Le régime alimentaire du Vautour moine comprend une part importante de gros ongulés sauvages et domestiques, mais aussi de petits

animaux tels que les lagomorphes, les mustélidés, et accessoirement des oiseaux, reptiles et insectes (González 1994 ; Yamaç and Günyel 2010).

A l'instar des autres rapaces nécrophages, le Vautour moine n'a aucun prédateur spécifique. Cependant quelques évènements de prédation, par les corvidés (Grands corbeaux (*Corvus corax*) et Corneilles noires (*Corvus corone*)) ou les mustélidés (*Mustelidae*), sur les œufs ou les jeunes au nid ont été rapportés (Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie, 2011). Il existe également une compétition interspécifique avec les autres rapaces territoriaux, notamment avec les Aigles royaux (*Aquila chrysaetos*) et potentiellement avec les Vautours fauves pour les ressources alimentaires dans les zones à forte concentration de vautours (par exemple dans les Grands Causses en France). En revanche, la compétition entre les individus (intraspécifique) pour l'accès aux sites de nidification est relativement importante (Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie, 2011).

II.2 La réintroduction du Vautour moine en France

II.2.1. Historique des programmes de réintroduction du Vautour moine en France

Le premier programme de réintroduction pour le retour du Vautour moine en France a été initié en 1992 dans les Grands Causses (Fig. 10) sous l'impulsion du FIR (Fonds d'Intervention pour les Rapaces) devenu aujourd'hui l'antenne LPO Grands Causses (LPOGC), du Parc National des Cévennes (PNC) et de la Black Vulture Conservation Foundation (BVCF, devenue aujourd'hui la Vulture Conservation Foundation, VCF). Au total, 53 individus ont été réintroduits entre 1992 et 2004. Ce programme a été accompagné par un financement Européen (LIFE 1997-2001). A partir de 2004, des Vautours moines ont été réintroduits dans le massif des Baronnies dans le sud du département de la Drôme. Ainsi, 49 individus ont été réintroduits entre 2004 et 2018 par l'association Vautours en Baronnies. Ces deux programmes, dans les Grands Causses et les Baronnies, sont maintenant achevés. L'année 2005, un troisième programme de réintroduction a été mis en place dans les Gorges du Verdon. Jusqu'en 2020, 41 individus ont été relâchés par la LPO PACA (Antenne du Verdon). Ce programme devrait prendre fin en 2020 avec la libération des derniers oiseaux pour atteindre un effectif de 50 oiseaux lâchés. Ces trois programmes ont été soutenus par deux plans nationaux d'actions financés par le Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie (aujourd'hui Ministère de la Transition Ecologique) sur les

périodes 2004-2008 et 2011-2016. Ils ont également bénéficié de financements européens de type FEDER (Fonds européens de développement régional). Un nouveau plan national d'actions pour le Vautour moine est en train d'être rédigé pour la période 2020-2030 et prendra en compte les résultats obtenus dans cette thèse pour orienter les futures mesures de conservation à l'échelle nationale.

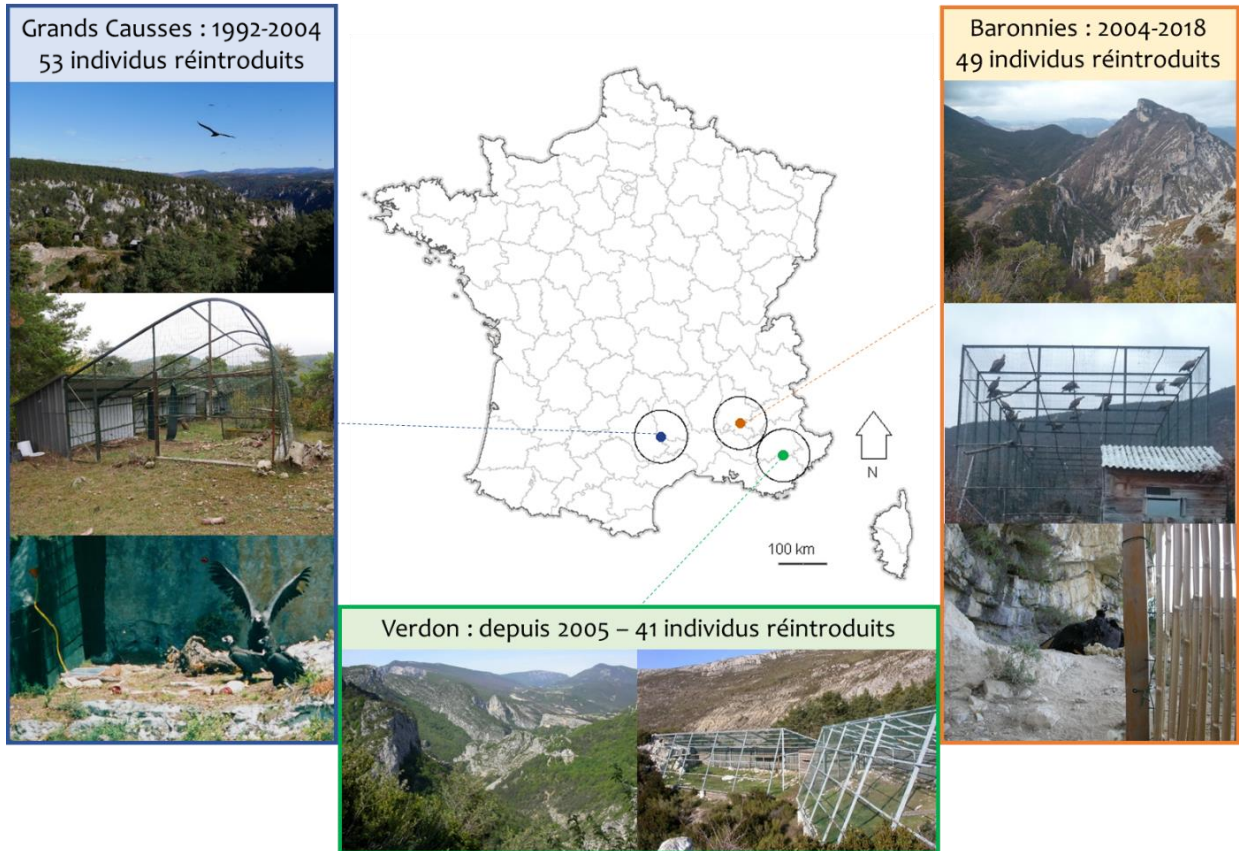


Figure 10 : Localisation des trois programmes de réintroduction en France avec une photo des volières de réintroduction et du paysage associé. Photos : S. Henriquet LPO PACA (Verdon), P. Lécuyer et T. Rousteau (Grands Causses) et Association Vautours en Baronnies (Baronnies).

II.2.2. Description des sites de réintroduction

II.2.2.a. Les Grands Causses

Les Grands Causses (ci-après Causses) sont situés au sud du Massif Central dans les départements du Gard, de la Lozère, de l'Aveyron et de l'Hérault. Ce sont de vastes plateaux calcaires et karstiques compris entre 700 m et 1200 m d'altitude. Les quatre Causses principaux sont le Causse de Sauveterre, le Causse Méjean, le Causse Noir et le Causse du Larzac. Leur paysage est étroitement lié à la pratique du pastoralisme (essentiellement ovin), ce qui leur a valu en 2011 un classement au patrimoine mondial de l'UNESCO comme « paysages culturels de l'agro-pastoralisme

méditerranéen ». Les Causses sont des milieux steppiques qui abritent l'un des plus vastes ensembles de pelouses sèches de France ainsi qu'un cortège d'espèces animales et végétales protégées. Une grande partie des Causses se situe sur le territoire du Parc National des Cévennes (PNC) et du Parc Naturel Régional des Grands Causses (PNRGC). Les limites de ces plateaux sont dessinées par des gorges d'une profondeur de 300 m à 500 m, caractérisées par des falaises et des versants abrupts boisés, dans lesquels nichent les vautours. Les trois principales gorges abritant les colonies de Vautours moines sont les Gorges de la Jonte, du Tarn et de la Dourbie. Les volières qui ont servi à la réintroduction du Vautour moine (et antérieurement du Vautour fauve) se situent dans les Gorges de la Jonte, dans la commune de Saint-Pierre-des-Tripiers.

Pour soutenir les actions de restauration et de conservation des différentes populations de vautours (Vautour fauve, Vautour moine, Vautour percnoptère et Gypaète barbu) dans les Grands Causses, deux types de sites d'équarrissage ont été mis en place par les gestionnaires du PNC et de la LPOGC, en étroite collaboration avec les éleveurs de la région : des charniers collectifs (n=2 en 2019) ainsi qu'un réseau de placettes individuelles d'équarrissage naturel (~ une centaine en 2019). La collecte des cadavres de brebis et d'agneaux et le dépôt sur les charniers sont réalisés par les gestionnaires de la LPOGC, tandis que sur les placettes individuelles, le dépôt est géré directement par les éleveurs.

II.2.2.b. Le massif des Baronnies Provençales

Le massif des Baronnies Provençales (ci-après Baronnies) est un massif de moyenne montagne situé dans les Préalpes, dans le sud du département de la Drôme. Ce massif a été inclus dans le Parc Naturel Régional des Baronnies Provençales depuis 2012. Il est constitué de montagnes marno-calcaires dont les sommets s'élèvent entre 1000 m et 1600 m d'altitude. Les milieux rencontrés dans les Baronnies sont variés : forêts méditerranéennes, montagnardes ou alluviales, garrigues méditerranéennes, landes et pelouses. Les Baronnies abritent également une diversité de milieux rocheux (ex. gorges, falaises, éboulis) propices à la nidification des rapaces rupestres comme les vautours.

Le pastoralisme est très présent sur le territoire (en particulier l'élevage d'ovins). Comme dans les Causses, les vautours bénéficient d'un charnier collectif sur la commune de Saint-May où se situent également les volières qui ont servi aux lâchers de Vautours moines. La collecte d'équarrissage est assurée par l'association Vautours en Baronnies. À la différence des Causses, il existe peu de placettes individuelles (~ une dizaine), en revanche les ongulés sauvages (chamois et mouflons) y

sont abondants. En été, les vautours prospectent dans les Alpes internes, dans le massif de la Vanoise et des Écrins principalement, où les troupeaux sont envoyés en alpage.

II.2.2.c. Les Gorges du Verdon

Les Gorges du Verdon (ci-après Verdon), d'une profondeur de 250 m à 700 m, sont creusées dans les plateaux calcaires de Provence par la rivière Verdon. Ces gorges sont situées dans les départements du Var et des Alpes-de-Haute-Provence. Elles délimitent les Préalpes de Castellane (au sud) des Préalpes de Digne (au nord). Elles ont la réputation d'être le plus grand canyon d'Europe (175 km de linéaire) et attirent un grand nombre de touristes l'été. Elles ont été classées « site naturel protégé » en 1990 et bénéficient aujourd'hui du label « Grand site de France ». Elles font également partie du Parc Naturel Régional du Verdon. Le Verdon est un milieu de moyenne montagne soumis à des influences climatiques méditerranéenne et continentale qui abrite plusieurs espèces endémiques comme la Doradille du Verdon (*Asplenium jahandiezii*).

Les volières du Verdon sont situées sur la commune de Rougon. Un charnier collectif leur est rattaché ainsi que des placettes d'alimentation, gérés par la LPO PACA (Antenne du Verdon). Les vautours ont également accès à une faune sauvage (ongulés) abondante.

Les colonies des Grands Causses se situent à 150 km de celles des Baronnies et à 250 km de celles des Gorges du Verdon. Ces deux dernières sont les plus proches, situées à une centaine de kilomètres l'une de l'autre.

II.2.3. Les lâchers

Le protocole général de lâcher était commun aux trois programmes. En fonction de l'âge des individus à relâcher, les gestionnaires ont employé deux méthodes distinctes : la méthode du taquet et la méthode des volières. La méthode du taquet (« hacking ») est couramment employée pour réintroduire les rapaces juvéniles (Dzialak et al. 2006). Cette méthode consiste à relâcher des jeunes de 1^{ère} année, non volants, dans des nids artificiels au moment de la période d'émancipation du jeune au nid afin de limiter la perte d'aptitude à rechercher et à exploiter la nourriture (Dzialak et al. 2006). Cette méthode de lâcher vise à reproduire certaines conditions naturelles de l'émancipation d'un juvénile né à l'état sauvage et permet de limiter le temps passé en captivité tout en permettant une période d'imprégnation sur le site de lâcher. En revanche, les vautours immatures et adultes volants sont relâchés après avoir passé un certain temps (1 an en moyenne dans le cas de ces programmes) dans des volières d'acclimatation. Cette méthode permet de

familiariser les individus avec leur nouvel environnement et est censée limiter les déplacements de dispersion post-lâcher. Ces deux méthodes sont considérées comme des méthodes de lâcher dites « douces » car elles impliquent un temps d'imprégnation sur le site de lâcher ainsi qu'un soutien alimentaire dans les phases post-lâcher (Sherrod 1982). Dans les Baronnies et le Verdon, depuis 2008, les juvéniles sont lâchés par la méthode des volières peu de temps après avoir appris à voler, ce que les gestionnaires de ces programmes ont appelé le « taquet-volière ». Cette méthode nécessite moins d'investissement en temps et en technique que la méthode du taquet. Dans les trois programmes, les individus relâchés proviennent de zoos européens ainsi que de centres de réhabilitation espagnols et français. La constitution du stock fondateur (Fig. 11) dépendait plutôt de la disponibilité des oiseaux que d'une réelle stratégie prenant en compte les considérations génétiques, le sex-ratio ou les classes d'âge des individus.

Mihoub et al. (2014b) ont montré que, dans les Causses, les individus réintroduits n'avaient pas souffert de coût au lâcher sur la survie, leur survie post-lâcher étant similaire entre les méthodes de lâcher et identique à celles des individus nés à l'état sauvage. L'analyse de la survie et des déplacements entre les différents sites viendront confirmer si ces résultats sont valables pour les sites préalpins (cf. III).

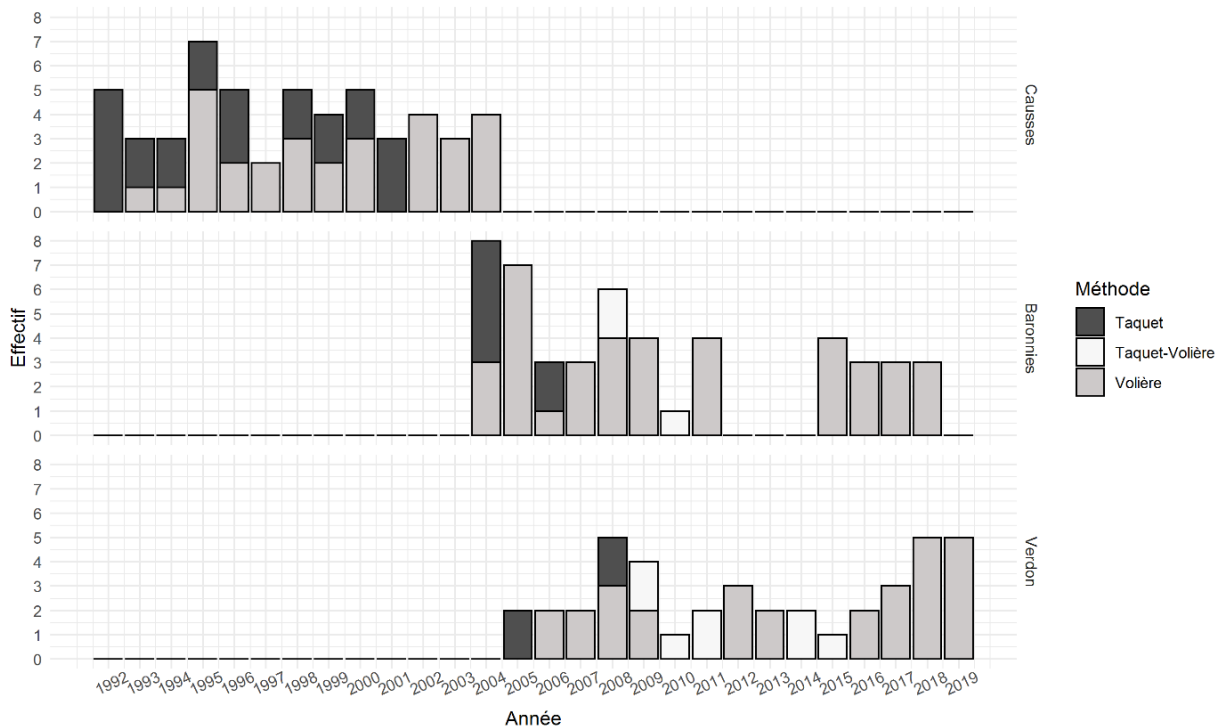


Figure 11 : Effectifs de Vautours moines lâchés annuellement dans les Causses, les Baronnies et le Verdon.

II.2.4. Dynamique observée

Dans les Causses, la première reproduction en milieu naturel a eu lieu en 1996, dans les Baronniees en 2009 et dans le Verdon en 2013. Jusqu'en 2019, 218 jeunes ont été menés à l'envol dans les Causses, 31 jeunes dans les Baronniees et 7 jeunes dans le Verdon (Fig. 12).

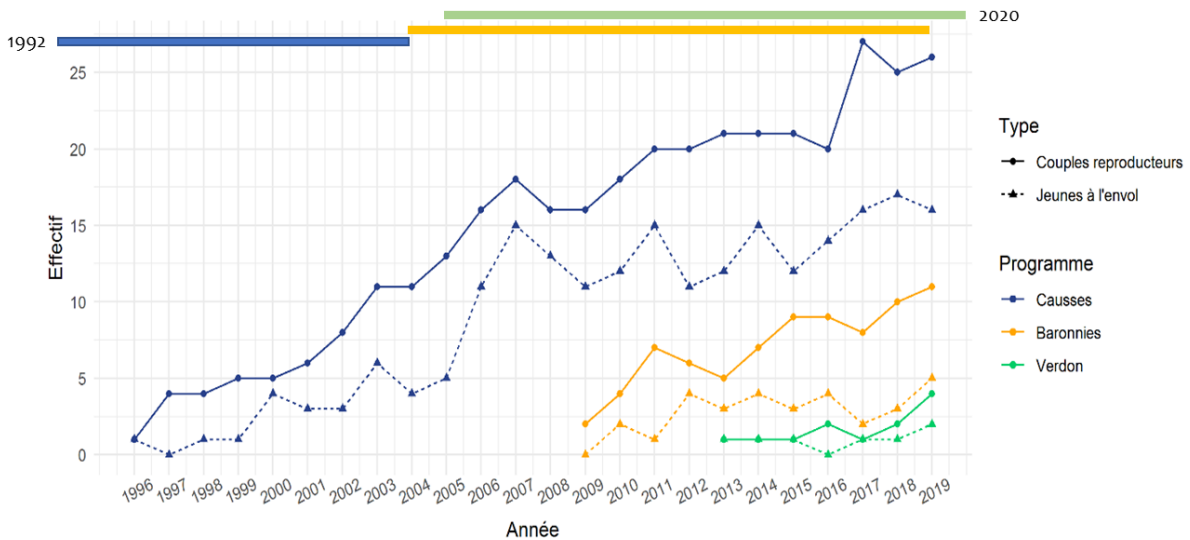


Figure 12 : Nombres annuels de couples reproducteurs et de jeunes à l'envol dans les trois populations réintroduites en France. Les barres correspondent aux périodes des lâchers.

II.3. Suivi des populations réintroduites en France et description des données disponibles

II.3.1. Suivi des oiseaux marqués

II.3.1.a. Le marquage des oiseaux

Le suivi des populations de Vautours moines en France a été possible grâce au marquage individuel des oiseaux depuis les premières opérations de réintroduction en 1992. Tous les individus réintroduits ($n = 143$) ainsi que la majorité des individus nés à l'état sauvage ($n = 244$ soit 95%) ont été marqués avec une bague métallique gravée (identifiant unique du CRBPO) permettant une identification à la main ou à courte distance (< 20 m), et avec une bague en plastique permettant une identification à longue distance (< 400 m). Pour les individus sauvages, le baguage est réalisé dans le nid (Fig. 13) lorsque les poussins sont âgés de 60 jours car ils ont quasiment atteint leur taille adulte mais ne peuvent pas encore prendre leur envol en raison de la croissance incomplète de

leurs plumes de vol. En ce qui concerne les bagues plastiques utilisées, la première cohorte d'oiseaux relâchés dans les Causses a été marquée entre 1992 et 2004 avec une combinaison de quatre bagues de couleurs différentes et/ou avec une grande bague blanche gravée de lettres noires (bague DARVIC), tandis que tous les autres oiseaux ultérieurs ont été marqués uniquement avec une bague DARVIC. En plus des bagues, les oiseaux réintroduits étaient marqués d'un motif individuel de rémiges ou de rectrices blanchies, permettant l'identification en vol jusqu'à la mue complète des plumes, soit environ deux ans après leur lâcher (Fig. 14).



Figure 13 : Bague du Vautour moine « Shaolin » dans les gorges de la Jonte en 2014 avec T. David et P. Lécuyer. Jeune au nid (a), arrivée au nid (b), bague DARVIC ou plastique avec le code à trois lettres (c), bague métallique avec le numéro unique du CRBPO (d). Photo : T. Rousteau.



Figure 14 : Deux Vautours moines réintroduits dans le Verdon. Marquage alaire et balise GPS vue de dessus (a), bague DARVIC, bague métal et marquage alaire vue de dessous (b). Photos : M. Pastouret.

II.3.1.b. Le contrôle des individus marqués

Le contrôle des bagues a été majoritairement effectué sur les charniers et les placettes d'alimentation gérés par les associations dans les trois sites (Causses, Baronnies, Verdon). Les autres contrôles de bagues sont réalisés par des observations fortuites et occasionnellement sur les sites de reproduction lors des suivis concernant l'identification des individus nicheurs (voir 2. *Suivi de la reproduction*). Les observations visuelles sont réalisées principalement à l'aide de longues-vues (grossissement x60), mais des photo-identifications avec des pièges photos sur les sites d'équarrissage ont également été utilisées dans les Baronnies depuis 2009 et plus récemment dans les Causses, depuis 2016. Le nombre d'individus différents contrôlés a augmenté sur les trois sites depuis 1992 bien que l'effort de contrôle varie entre les trois sites (par exemple, sur la période 2011-2016, en moyenne un individu présent dans les Baronnies est 7 fois plus contrôlé qu'un individu présent dans les Causses, Ministère de l'Écologie 2011).

II.3.1.c. Les données disponibles

Alors que chaque programme gérait sa propre base de données (sous Access ou Excel) jusqu'en 2015, toutes les identifications de vautours marqués en France sont désormais recensées dans une base de données en ligne commune pour tous les vautours et dont la maintenance est gérée par l'UMS BBEES (UMS3468 CNRS MNHN). Dans le cadre de cette thèse, j'ai principalement exploité les données de lecture de bague de 1992 à 2016 (soit plus de 20000 identifications pour 4656 jours d'observation) pour l'estimation des paramètres démographiques, notamment survie et mouvement (cf. III).

II.3.2. Suivi de la reproduction

II.3.2.a. La recherche des sites de reproduction

Le suivi de la reproduction débute par la recherche des sites de reproduction entre les mois de décembre et de février, période durant laquelle les activités d'accouplement et de construction d'aires (nids) sont les plus visibles et facilitent leur découverte. Un site de reproduction est généralement utilisé plusieurs années de suite par un même couple. Il arrive parfois que les couples construisent et occupent une nouvelle aire à proximité de l'ancienne aire au cours d'une saison de reproduction ou entre deux saisons de reproduction. Un site de reproduction tel que considéré dans cette thèse peut donc comprendre plusieurs aires proches construites par un même couple. Étant donné le comportement semi-colonial et la réutilisation fréquente des sites de reproduction chez cette espèce (Eliotout et al. 2007), la prospection systématique effectuée par les gestionnaires et un réseau de bénévoles est effectuée principalement dans les secteurs avoisinants les sites de reproduction connus et historiques. Les contraintes en termes de zones potentiellement colonisables étendues (ex : Grands Causses, Mihoub et al. 2014a), l'accessibilité du terrain (relief, zones escarpées), la discrétion de cette espèce et les moyens humains disponibles rendent le suivi exhaustif des sites de reproduction difficile.

II.3.2.b. Le suivi des sites de reproduction

Un suivi régulier de chaque site de reproduction où les couples semblent cantonnés ou couvent est ensuite effectué et permet de recenser : (1) la date d'installation des couples, (2) la date d'incubation ou date de ponte lorsqu'au moins un individu adulte est couché et immobile dans le nid, (3) la date d'éclosion qui est marquée par un changement de comportement de l'adulte

couveur (position légèrement surélevée et inclinée dans le nid) et (4) la date d'envol des jeunes de l'année. Les échecs à l'installation, à l'incubation et à l'élevage sont également recensés mais les causes d'échec demeurent inconnues dans la majorité des cas (Eliotout et al. 2007).

II.3.2.c. Localisation des sites de reproduction

Chaque site de reproduction a été géoréférencé à l'aide d'un GPS lors des sessions de baguage de poussin au nid ou à partir de cartographie lorsque cela n'était pas possible (échec de reproduction précoce, difficulté d'accès au site, etc.). Lorsque les positions géographiques précises de différentes aires occupées sont connues pour un même site de reproduction, le barycentre a été utilisé comme point de référence géographique pour les analyses sur les paramètres de reproduction (cf. III). En revanche, nous avons conservé la précision des données pour les analyses sur la sélection de l'habitat de reproduction (cf. IV).

Au total, 108 sites de reproduction différents (94 pour les Causses, 37 pour les Baronnies et 7 pour le Verdon) ont été référencés. D'après des analyses génétiques (Helsen et al. non publié), des cas de copulation hors-couple ont été détectés. En effet, un mâle était le géniteur de plusieurs poussins une même année donnée sans pour autant s'être investi dans leur élevage. De 1996 (année de première reproduction dans la nature depuis le début des réintroductions) à 2019, un total de 443 évènements de reproduction a ainsi été recensé (cf. III).

II.3.3. Identification des nicheurs

II.3.3.a. La méthode d'identification des oiseaux nicheurs

L'identification des nicheurs se fait grâce aux lectures de bagues des individus reproducteurs présents dans le nid au moment de la période de reproduction. La période la plus propice à la lecture de bague sur le site de reproduction correspond à la période d'élevage du jeune au moment du nourrissage lorsque les adultes sont debout dans le nid. Il convient d'identifier un oiseau reproducteur par des comportements de reproduction clairs tels que l'incubation de l'œuf, la relève d'un adulte couveur et/ou le nourrissage des juvéniles, au risque de perdre quelques informations sur les couples en échec de reproduction précoce (Le Gouar 2007). La configuration de certains sites ne permet pas de voir directement dans le nid, observer ces comportements en ayant la possibilité de lire les bagues requiert de nombreuses heures de suivi par les observateurs postés à longue distance pour éviter tout dérangement pendant cette période sensible.

II.3.3.b. Les données disponibles

Les identifications de nicheurs étant difficiles (espèce discrète, observations à longue distance, configuration du site), coûteuse (effort de suivi) et parfois impossible (absence de bagues ou présence seulement de la bague métal), la proportion d'individus nicheurs identifiés n'est pas exhaustive, en particulier dans les Causses où les populations de vautours (moines et fauves) sont les plus importantes (Fig. 15).

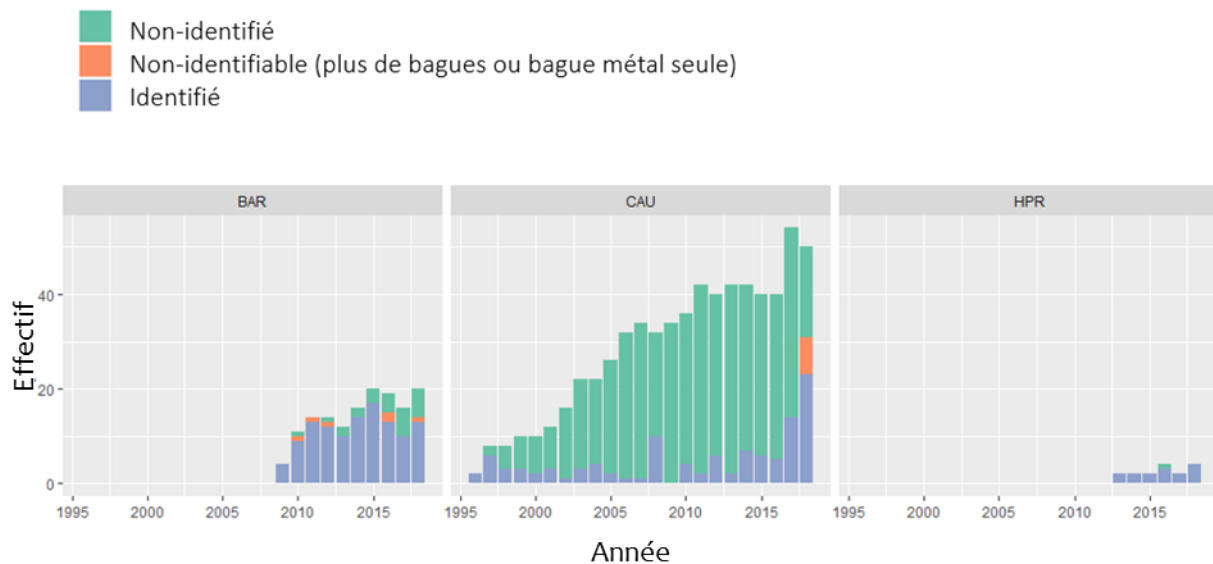


Figure 15 : Nombre d'individus nicheurs identifiés (Période 1996-2018) dans les trois sites de réintroduction (de gauche à droite : Baronnie, Grands Causses et Verdon).

Ces données auraient dû permettre d'estimer les paramètres de reproduction (par ex. taux de recrutement, âge de recrutement, proportion d'individus reproducteurs) et de dispersion (dispersion natale/ de reproduction). Cependant, l'étude des mécanismes du recrutement et de la dispersion des espèces longévives nécessite des études à long terme sur les individus marqués et requiert un nombre important de données (ex. Cam et al. 2004, Oosthuizen et al. 2019). Malgré les efforts déployés ces dernières années (Fig. 15), le manque de données ne permet pas d'exploiter ce type de modélisation statistique. Ces paramètres nécessaires à l'étude de la démographie et la viabilité des populations ont donc été principalement abordés de manière descriptive dans la partie III et de manière exploratoire dans la partie V.

II.3.4. Sexage des oiseaux

Depuis 2006, des échantillons sont prélevés sur les jeunes nés à l'état sauvage en France pour obtenir le sexe des individus produits ainsi que de permettre une analyse génétique permettant de retracer la contribution des individus réintroduits provenant du réseau EEP en Europe. Ces analyses sont réalisées par Philippe Helsen (conseiller scientifique pour le Vautour moine au sein du réseau EEP à la Royal Zoological Society of Antwerp, Belgique) à partir de prélèvements sanguins effectués sur les oiseaux lors des campagnes de baguage effectuées par les gestionnaires de chaque programme.

Au total, les données de sexage disponibles concernent 41% des individus réintroduits et 74% des individus nés à l'état sauvage (Fig. 16 et Fig. 17). Ces données n'étaient pas disponibles lors des analyses de survie et de mouvement mais ont pu être exploitées ultérieurement pour modéliser la dynamique et la viabilité des populations réintroduites (cf. V). Un déséquilibre de sex-ratio pour une espèce monogame, comme le sont 90% des oiseaux dont le Vautour moine, peut interagir avec le système d'appariement au sein des populations et réduire le taux de croissance (Bessa-Gomes et al. 2004).

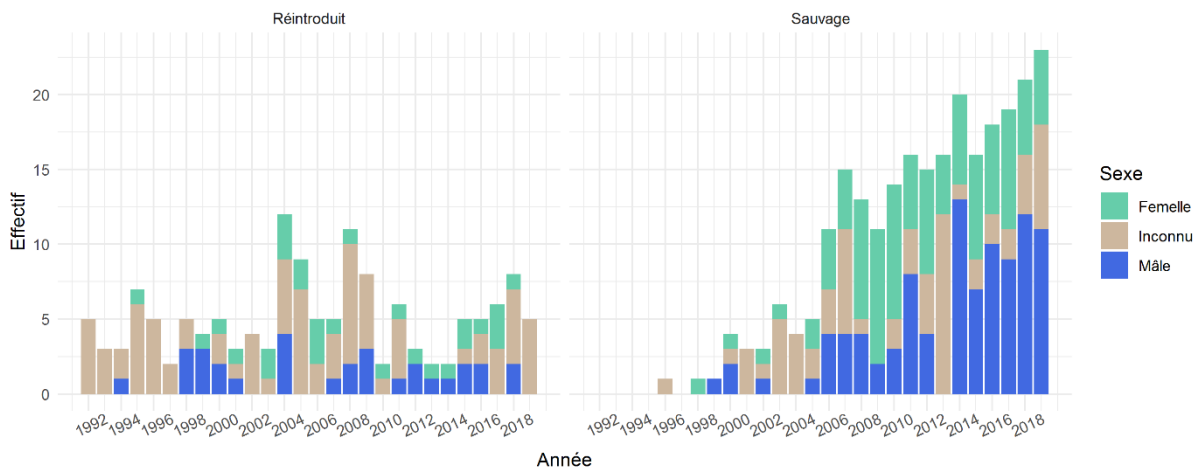


Figure 16 : Effectifs annuels totaux de Vautours moines en France, lâchés et nés libres, par sexe. Données : P. Helsen (zoo d'Anvers).

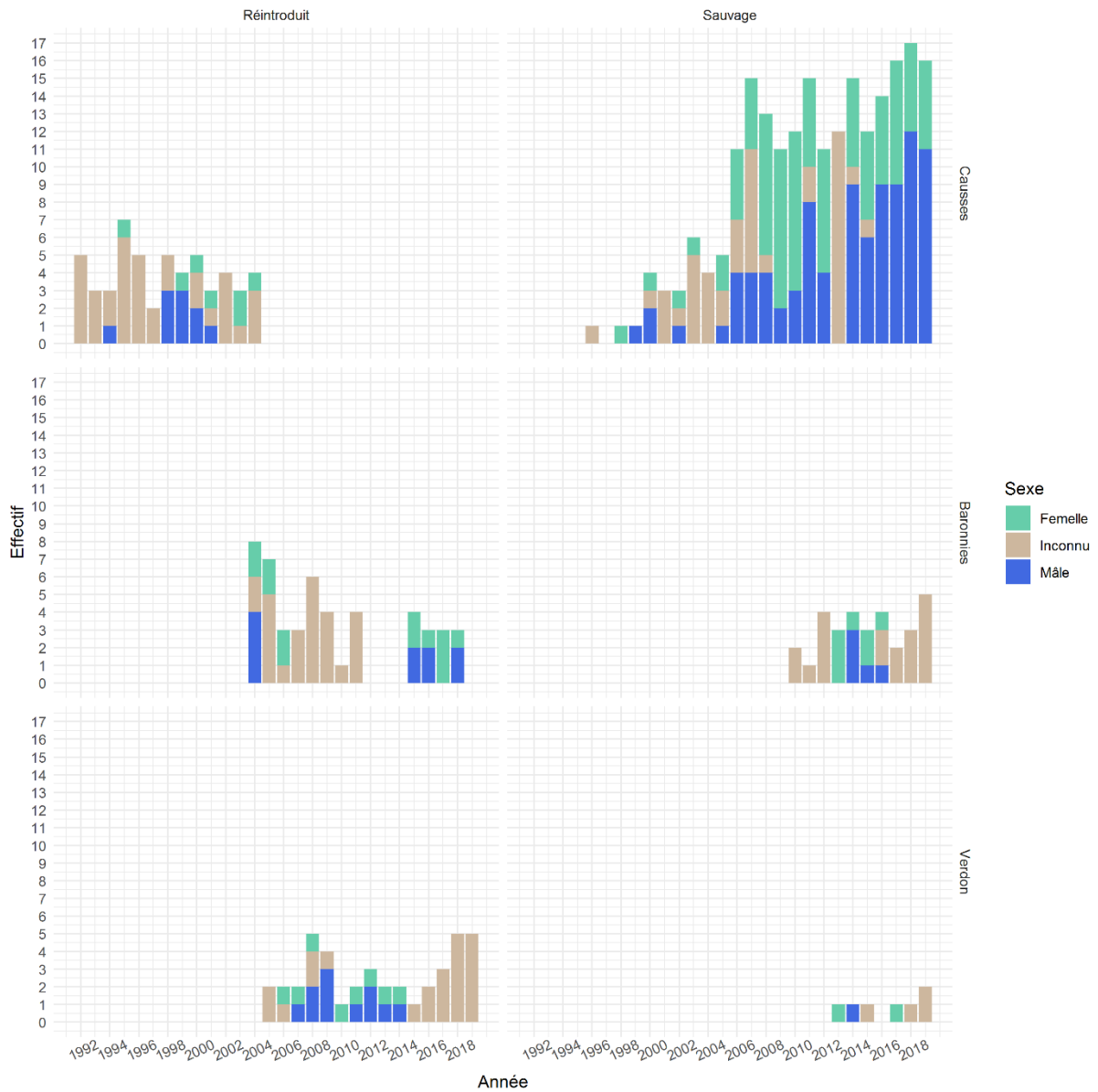


Figure 17 : Effectifs annuels de femelles, mâles et individus non sexes parmi les Vautours moines lâchés et nés libres pour chaque site de réintroduction. Données : P. Helsen (zoo d'Anvers).

II.3.5. Suivi télémétrique

Le suivi télémétrique des individus réintroduits et reproducteurs a pour objectifs : (1) d'améliorer les connaissances sur la sélection de l'habitat : utilisation de l'espace pour l'alimentation ou la reproduction (cf. IV) ; et (2) à plus long terme, d'évaluer le potentiel de connexions futures avec d'autres populations favorisant la viabilité de la métapopulation dans son ensemble (cf. VI). Il permet également de récupérer des individus (relâchés mais pas seulement) en difficulté.

II.3.5.a. Le suivi télémétrique des Vautours moines en France

Depuis 2014, les Vautours moines réintroduits dans les Baronnies (n=13) et le Verdon (n=17) sont relâchés équipés d'un GPS (Fig. 14, Fig. 19). De plus, depuis 2016, des campagnes de captures ont été menées dans les Causses et dans les Baronnies dans le but d'équiper des individus reproducteurs (nés à l'état sauvage ou réintroduits) afin d'améliorer les connaissances sur la sélection de l'habitat : utilisation de l'espace pour l'alimentation ou la reproduction (cf. IV). Ces connaissances constituent la base de l'évaluation de la disponibilité des ressources alimentaires, des modes de sélection des habitats et de l'influence des différentes menaces (Moreno-Opo et al., 2010) afin d'alimenter les réflexions sur les mesures de conservation pendant la phase de croissance des populations. Les individus ont été capturés via deux méthodes différentes (Fig. 18) : (1) la méthode de la volière munie d'une trappe coulissante, contrôlée à distance depuis un affût sur le charnier (n= 8 dans les Causses et n=2 dans les Baronnies, Vasilakis et al. 2016), méthode pratiquée avec succès pour la capture de Vautours fauves dans les Causses également ; (2) la méthode du cannon-net, un filet projeté par deux canons sur une placette d'alimentation (n=2, Duriez et al. 2019).

Enfin, des oiseaux réhabilités dans des centres de soins de la faune sauvage après avoir été récupérés blessés ou affaiblis ont également été relâchés équipés de GPS (n=7).

Les balises GPS sont fixées par un harnais en téflon non abrasif (méthode du « legloop » : baudrier au niveau des hanches ; Fig. 14 et 19). Leur poids varie de 25 à 85 grammes selon le modèle utilisé et suit les recommandations de Kenward (2000) pour ce type de suivi : le poids de la balise doit être inférieur à 3% de la masse corporelle de l'oiseau.

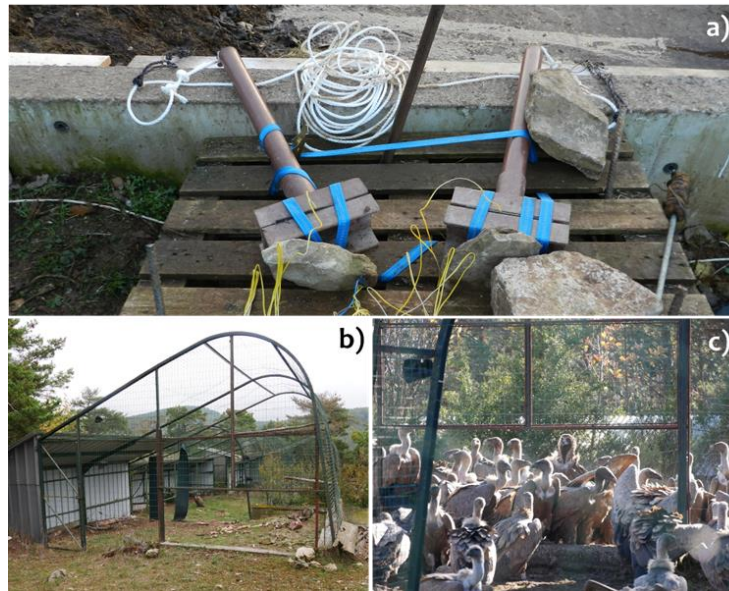


Figure 18 : Méthodes de capture utilisées. A) Cannon-net, B) Volière avec trappe, C) Vautours fauves dans la volière et un Vautour moine visible à l'entrée. Photos : T. Rousteau.



Figure 19 : Pose d'une balise GPS sur un Vautour moine. Photo : T. Rousteau.

Au total, 49 oiseaux ont donc été suivis dans les différents noyaux français, représentant plus de 750 000 points GPS (Fig. 20). La transmission des données se fait via le réseau de téléphonie mobile (GSM) et les balises sont alimentées par des panneaux solaires permettant un suivi de longue durée. Les données sont stockées dans Movebank (www.Movebank.org; programmes « Black

(Cinereous) vulture in France - National Action Plan »). Le suivi s'étale sur une période allant de 2014 à 2020 avec des oiseaux dont la durée de suivi peut être variable : de quelques mois à plusieurs années après l'envol.

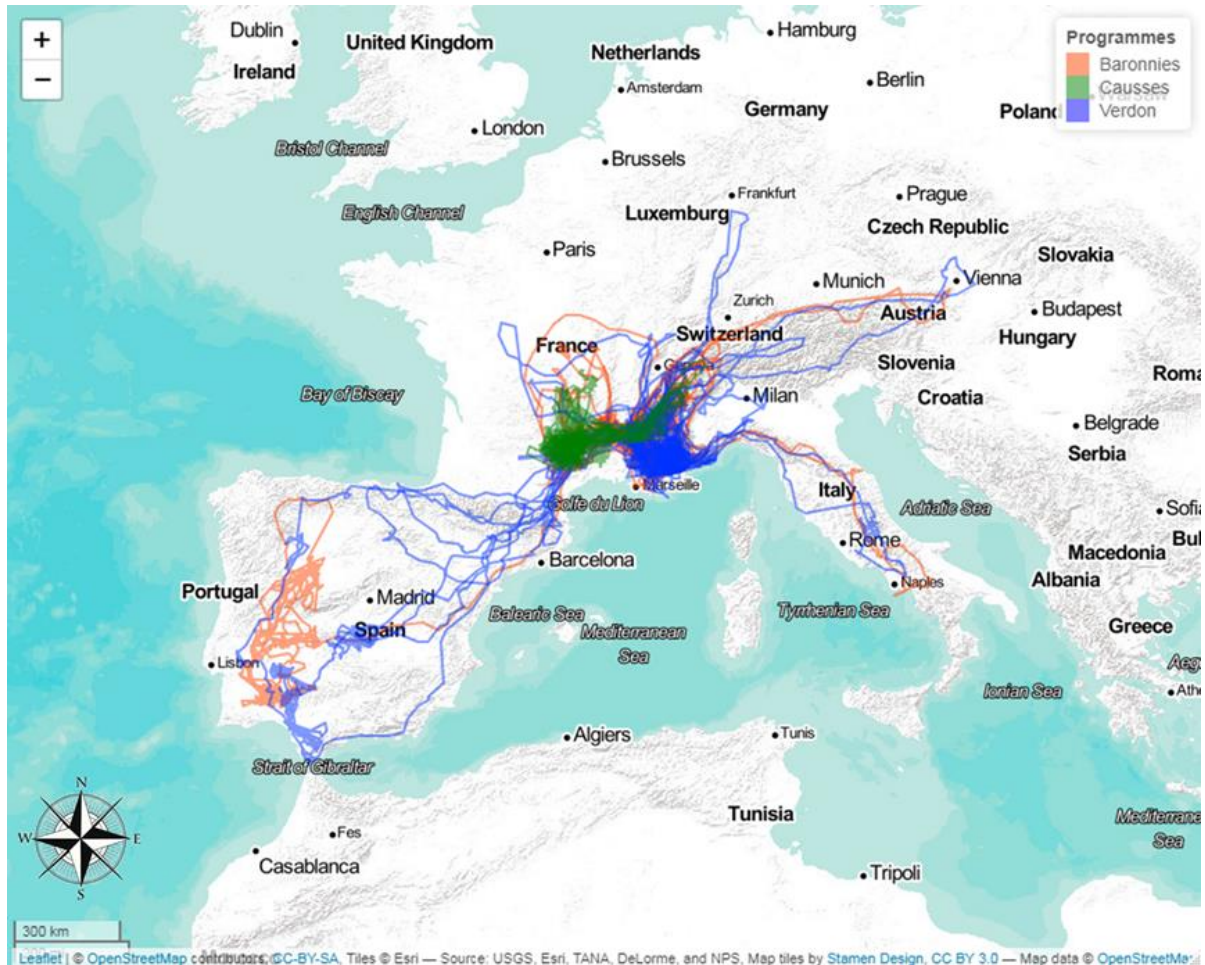


Figure 20 : Suivi télémétrique des Vautours moines équipés de balises GPS en France.

II.4. Suivis d'autres populations natives et réintroduites en Europe

En plus des données de suivis des populations françaises, des données issues d'autres populations de Vautours moines européennes ont été utilisées dans cette thèse. Une des missions de l'Antwerp Zoo Foundation (AZF) est de participer à la restauration du Vautour moine en Europe, d'une part en étant membre du réseau EEP pour le Vautour moine en tant que gestionnaire du réseau d'élevage de Vautours moines en captivité mais également en tant qu'organisme financeur des opérations de réintroduction pour cette espèce.

Dans ce contexte, j'ai collaboré avec AZF et la VCF pour réaliser des cartographies des habitats favorables à la reproduction (cf. IV) et de la connectivité (cf. VI) pour les Vautours moines à l'échelle de l'Europe. Ces analyses doivent permettre d'évaluer la connectivité des habitats entre les principales populations reproductrices d'Europe occidentale (Péninsule Ibérique et France) et les populations orientales les plus proches (Grèce, Balkans et Turquie).

Pour ce faire, des données de localisation de sites de reproduction d'Espagne, du Portugal et de Grèce ont été mobilisées pour cartographier les habitats favorables potentiels de manières plus représentative à l'échelle continentale (Tab. 1).

Tableau 1 : Liste des données exploitées dans la modélisation de l'habitat favorable à la reproduction du Vautour moine. La collecte des données et l'accord de partage des données ont été gérés en grande partie par la VCF.

Source de données	Type de données utilisées	Région	Nombre de données	Collaborateurs
Positions GPS des sites de reproduction résultant du suivi de la reproduction par les gestionnaires	Points GPS pris dans les sites de reproduction	France	108	LPO Grands Causses Vautours en Baronnies LPO PACA (Antenne du Verdon)
		Majorque	74	Fundació Vida Silvestre Mediterrània (FVSM)
Polygone convexe minimum (MCP 100 %) autour des colonies	Points GPS utilisés pour tracer le MCP représentant de vraies localisations de sites de reproduction	Andalousie	64	Junta de Andalucía
Données de télémétrie: Positions GPS des juvéniles équipés au nid + Positions GPS des sites de nidification possibles identifiés par l'inspection visuelle des données de suivi télémétrique des adultes (i.e. visites fréquentes et répétées aux arbres appropriés indiquant un site de nidification)	Points GPS supposés être des sites de reproduction	Grèce	9	Bulgarian Society for the Protection of Birds (BSPB) Management Body Dadia
		Espagne	10	University of Castilla-La Mancha SEO/BirdLife MIGRA
		Portugal	1	Liga para a Protecção da Natureza (LPN) Transumância e Natureza - Associação (ATN) Quercus
Atlas	Pixels (10 km de résolution) avec présence de sites	Espagne	156	SEO/BirdLife
		Portugal	6	Transumância e Natureza - Associação (ATN) Vulture Conservation Foundation (VCF)

De manière comparable, les données de suivis télémétriques d'autres Vautours moines d'Espagne, du Portugal, de Grèce et de Bulgarie ont complété le jeu de données disponibles à partir des individus équipés en France pour conduire l'analyse de connectivité (Tab. 2).

Tableau 2 : Programmes Movebank utilisés dans l'analyse de connectivité.

Nom des programmes sur Movebank	Pays	Nombre d'individus
Study - Black (Cinereous) vulture France - Ecotone transfer to O.Duriez	France	2
Black (Cinereous) vulture in France - National Action Plan	France	47
Cinereous Vulture (Aegypius monachus) spatial ecology and conservation	Grèce	26
VCF_allCinereousVultures	Bulgarie	18
	Portugal	7
Aegypius monachus SamInfante Portugal	Portugal	2
Black Vulture in Spain-Migra Program in Spain	Espagne	17

III. Estimation des paramètres démographiques

III.1. Problématique

L'estimation des paramètres démographiques constitue une première étape indispensable lorsque l'on souhaite étudier la viabilité des populations réintroduites. À court terme, les paramètres démographiques permettent de renseigner sur les coûts au lâcher lors des phases d'établissement des populations réintroduites et fournissent ainsi les premiers critères d'évaluation du succès de la réintroduction. Dans un second temps, une population réintroduite avec succès doit pouvoir croître et atteindre une phase de régulation et l'estimation des variations des paramètres démographiques doit permettre d'évaluer les transitions vers ces phases de croissance et de régulation. Enfin, le succès démographique ultime de ces opérations peut être considéré par l'estimation de la dynamique et de la viabilité à long terme de ces populations régulées qui peut bénéficier de l'estimation de ces paramètres démographiques. Nous avons montré en introduction que la dynamique des populations réintroduites peut passer d'abord par une phase de croissance exponentielle, avant de subir des processus de régulation, notamment par des phénomènes de densité-dépendance (Hanski 1990). Ces phénomènes interviennent lorsqu'un grand nombre d'individus se partage un habitat. Ils peuvent prendre deux formes : la compétition au sein d'une même espèce (intraspécifique) et/ou avec d'autres espèces (interspécifique) pour les ressources et les sites de reproduction ; ou l'apparition d'évènements liés à la densité tels que les épidémies. Les effets de la densité-dépendance sur une population vont se traduire par une baisse de certaines performances démographiques des individus constituant la population (Tavecchia et al. 2007).

Les paramètres démographiques ne vont pas tous répondre de la même manière à une augmentation de la densité. En effet, Gaillard and Yoccoz (2003) ont montré que les paramètres démographiques dont la variation avait le plus fort impact sur la dynamique d'une population (ou forte élasticité) étaient peu sensibles aux variations environnementales, comme peut l'être une augmentation de la densité de la population, car ils ont été « canalisés » évolutivement, c'est-à-dire qu'ils ont subi des adaptations morphologiques, physiques ou comportementales pour limiter les variations de ces paramètres. Ce sont donc les paramètres qui ont une plus faible élasticité (i.e. le moins d'influence sur la dynamique d'une population) qui varient le plus rapidement en réponse à des modifications de l'environnement (Gaillard and Yoccoz 2003). Dans le cas des espèces longévives, la dynamique des populations est plus sensible à la variation du taux de survie adulte (Oli and Dobson 2003). En l'absence de fortes perturbations environnementales affectant la survie adulte, la dynamique de population serait donc influencée par la fécondité et la survie des immatures (Genovart et al. 2018). On s'attend donc à ce qu'une population entrant dans sa phase

de régulation présente une baisse de la fécondité, du recrutement, de la survie des immatures et/ou une augmentation de la dispersion en réponse à une augmentation de la densité de la population.

Deux hypothèses sont souvent invoquées pour expliquer les mécanismes qui sous-tendent une baisse des performances reproductrices en réponse à une augmentation de la densité (Grünkorn et al. 2013, Fernández-Bellon et al. 2016): (1) l'hypothèse de l'hétérogénéité de l'habitat qui propose, qu'à de fortes densités, les sites de reproduction optimaux sont saturés et que les nouveaux couples reproducteurs sont alors contraints d'occuper des habitats de qualité inférieure où le succès de la reproduction est plus faible ; et (2) l'hypothèse de l'ajustement individuel qui suggère que l'augmentation des densités entraîne une augmentation des interactions agonistiques entre les conspécifiques et une compétition pour les sites de reproduction. Par exemple, Bretagnolle et al. (2008) ont montré que la réduction du succès d'envol d'une population de Balbuzards pêcheurs (*Pandion haliaetus*, un rapace semi-colonial comme le Vautour moine) en Corse, était liée à l'augmentation de la population de flotteurs (i.e. individus qui ne peuvent pas se procurer un territoire de nidification. Ils ne sont généralement pas appariés et ils ne se reproduisent pas) (Steenhof 2017) et à l'augmentation de la fréquence des interactions avec les congénères. Cependant, une baisse des performances reproductrices peut aussi être liée à la condition physique des individus en raison du manque de ressources alimentaires. La régulation du taux de croissance par l'augmentation de la densité d'une population de Pygargues à tête blanche (*Haliaeetus leucocephalus*) dans le Pacifique Nord-Ouest, était en partie due à une baisse des performances reproductrices des femelles mais aussi à une réduction de la survie à cause d'un stock insuffisant de saumon, l'hiver (Elliott et al. 2011). La compétition pour les ressources peut donc, en plus d'agir sur les différentes composantes de la reproduction, agir sur la survie des individus. Par ailleurs, l'âge de la première reproduction peut également être un critère indiquant une régulation du taux de croissance de la population par effet de densité. Lorsque l'effectif des populations est faible, les individus ont tendance à occuper des territoires et à se reproduire à un plus jeune âge, tandis qu'à des densités plus élevées, l'âge moyen de la première reproduction augmente (Morandini et al. 2019). La densité de population peut aussi affecter les déplacements des individus. En cas de densité-dépendance positive, la dispersion augmente avec la densité de population, ce qui se traduit souvent par des départs des régions les plus denses vers les régions les moins denses (Mishra et al. 2020).

Ce chapitre vise donc trois objectifs :

- 1) Estimer les valeurs des paramètres démographiques pour *in fine* étudier la viabilité des populations de Vautours moines réintroduites en France

- 2) Identifier s'il existe des coûts de la réintroduction qui freineraient la dynamique de ces populations
- 3) Étudier l'existence de possibles effets de densité-dépendance sur les paramètres démographiques, en particulier dans la population des Causses dont les effectifs (couples reproducteurs) semblent s'être stabilisés ces dernières années et où il pourrait y avoir une compétition pour les ressources trophiques avec la population de Vautours fauves qui atteint en 2020 ~650 couples reproducteurs.

III.2. Principes généraux de l'estimation des paramètres démographiques

L'estimation des paramètres démographiques repose sur des méthodes de capture-marquage-recapture (ci-après CMR). Elles s'appuient sur les observations d'individus, identifiables grâce à un marquage individuel (naturel ou artificiel), répétées dans le temps dans un site donné. De manière générale, chez les oiseaux, l'identification des individus requiert leur capture et la pose d'un marquage avec un code unique (par ex. bagues, décolorations de plumes). Ainsi, il va être possible de construire leurs « histoires de vie » à partir des ré-observations lors des sessions de capture ou lectures de bagues dans le cas des oiseaux dans une zone définie. Ces méthodes prennent en compte la détection imparfaite des individus. En effet, l'absence d'un individu lors d'une session de capture peut signifier plusieurs choses : (1) l'oiseau est mort, (2) l'oiseau est vivant et présent sur le site mais il n'a pas été observé et (3) l'oiseau est vivant mais absent du site. Les développements des modèles CMR multi-états (Nichols and Kendall 1995) et des modèles CMR multi-événements (Pradel 2005) permettent d'estimer les probabilités de survie, la dispersion (ex. Lebreton et al. 2003), l'accès à la reproduction dont le recrutement (Pradel et al. 1997) en fonction de facteurs individuels (ex. âge, sexe), environnementaux (ex. conditions météorologiques) ou de catégories (ex. réintroduits/nés à l'état sauvage), tout en tenant compte de la probabilité de détection des individus.

Si ces modèles permettent d'améliorer les estimations des paramètres démographiques, néanmoins, ils doivent s'appuyer sur des jeux de données adéquats, vis-à-vis du cycle de vie de l'espèce étudiée et des fluctuations de son environnement, c'est-à-dire, des jeux de données à long terme (plusieurs années, soit plusieurs sessions de recapture) et sur un grand nombre d'individus.

L'estimation des paramètres tels que la reproduction, le recrutement et la dispersion nécessite d'avoir pu récolter suffisamment d'observations sur le terrain (« évènements ») qui qualifient le statut de l'oiseau par rapport à la reproduction (ex. sur nid, couve, nourrit un poussin) et permettent alors aux modèles d'estimer la probabilité d'être dans un « état » reproducteur ou non-reproducteur. Dans le cas des Vautours moines en France, l'identification des nicheurs fait défaut (cf. Partie II.3.3), nous avons seulement pu utiliser ces méthodes pour estimer les probabilités de survie et de déplacements entre les sites de réintroduction.

En ce qui concerne les paramètres liés à la reproduction et à la dispersion, nous avons utilisé des outils de statistiques descriptives.

III.3. Survie et mouvement

III.3.1. Survie à long terme élevée et mouvements asymétriques dans une métapopulation réintroduite de Vautours moines (Annexe 1)

Nous résumons ici les objectifs et principaux résultats du manuscrit, « High long-term survival and asymmetric movements in a reintroduced metapopulation of Cinereous vultures » par Typhaine Rousteau, Olivier Duriez, Roger Pradel, François Sarrazin, Thierry David, Sylvain Henriquet, Christian Tessier & Jean-Baptiste Mihoub. Ce manuscrit est en révision mineure pour Écosphère et est disponible en Annexe 1.

III.3.1.a. Introduction

En plus de la survie, les déplacements post-lâchers ont été documentés comme étant les principaux moteurs de la dynamique des populations réintroduites, en particulier lors de l'établissement de la population. La dispersion intense des individus relâchés au sein d'un réseau de métapopulation peut en effet conduire à l'échec de la réintroduction locale tout en renforçant la population nouvellement établie ou restante à l'échelle régionale. Nous avons cherché à discriminer les rôles respectifs de la survie et des déplacements dans la dynamique à long terme de la métapopulation de Vautours moines réintroduite en France.

III.3.1.b. Méthode

Nous avons utilisé des analyses de capture-marquage-recapture multi-évènements (Pradel 2005) basées sur le suivi d'individus réintroduits ($n=119$) et nés à l'état sauvage ($n=163$) dans les Causses, les Baronnies, et le Verdon entre 1992 et 2016. Les données retenues annuellement concernaient

toute observation dans un rayon de 55 km autour des volières de réintroduction entre le 1^{er} janvier et le 31 septembre chaque année, sur le modèle des analyses de Sarrazin et al. (1994), Le Gouar et al. (2008) et Mihoub et al. (2014). Du fait des déplacements fréquents intra et interannuels détectés entre les Baronnies et le Verdon, et compte tenu des conditions d'habitat similaires sur ces deux sites, nous avons considéré les deux réintroductions préalpines comme une seule population démographique fonctionnelle dans nos analyses. Nous avons étudié la réponse de la survie et du déplacement à : (1) des facteurs individuels tels que l'âge et l'origine (sauvage ou réintroduit), (2) des facteurs environnementaux et sociaux liés aux caractéristiques locales de chaque région (Causses et Préalpes), et (3) des méthodes de lâcher (taquet ou volière). Premièrement, nous avons cherché à quantifier les éventuels effets post-lâchers sur les paramètres de survie et de déplacement. Puis, nous avons comparé les taux de survie et de déplacement au sein des populations des Causses et des Préalpes afin de comprendre si la stagnation apparente de la population reproductrice des Causses était liée à la mortalité ou à l'émigration vers les Préalpes. Enfin, nous avons discuté des conséquences de nos résultats sur la viabilité de la population réintroduite localement et au sein de la métapopulation restaurée.

Nos analyses ont été réalisées à deux échelles. À l'échelle locale, un ensemble de modèles a permis d'estimer les probabilités de survie dans chaque population, Causses et Préalpes (« Alps » dans l'Annexe 1), les déplacements ayant alors été ignorés. À l'échelle globale, un ensemble de modèles a permis d'estimer simultanément les probabilités de déplacement et de survie au sein de la métapopulation. Nos estimations ont tenu compte de l'hétérogénéité de détection liée au statut de marquage des individus et aux différences de suivi entre les régions (Fig. 20). Les analyses ont été réalisées sur E-Surge (Choquet et al. 2009).

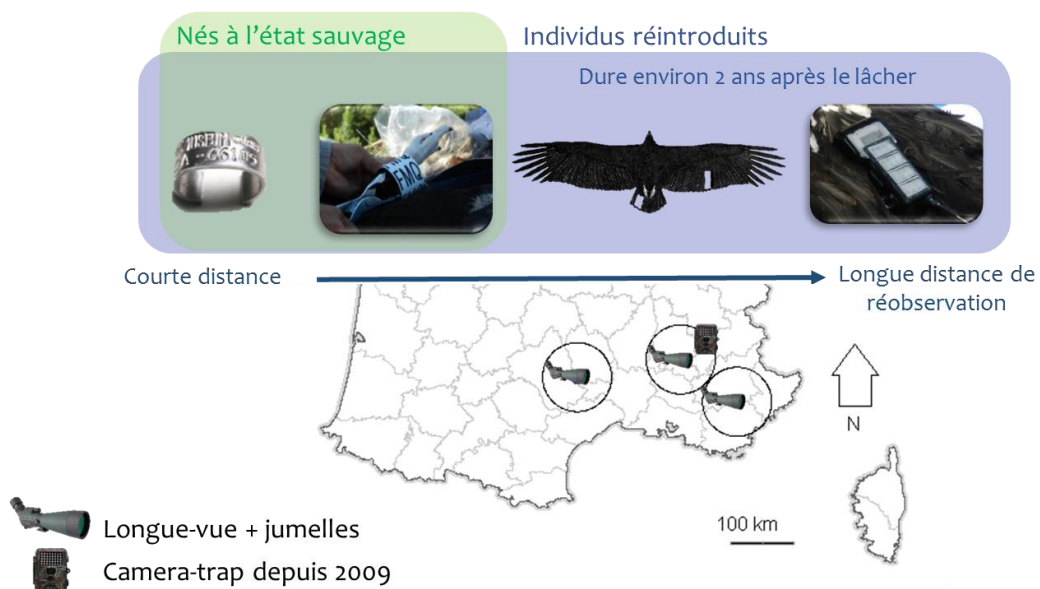


Figure 20 : Détails du marquage des individus nés à l'état sauvage et réintroduits ainsi que des modes d'observation des individus dans les trois sites Causses, Baronnies et Verdon.

III.3.1.c. Résultats

Parmi les principaux résultats obtenus, les taux de survie apparents annuels étaient élevés et structurés en âge ($> 0,80$ pour les jeunes et $> 0,90$ pour les adultes) et ne différaient pas entre l'origine des individus (nés à l'état sauvage ou relâchés), les modes de lâcher (taquet ou volière), ni entre les régions (Préalpes et Causses), à l'exception de ceux relâchés dans les Préalpes avec une survie réduite pendant un an après le lâcher (Fig. 21). En revanche, les mouvements étaient structurés par âge et différaient entre les populations et le statut d'origine (Fig. 22). Les jeunes nés libres dans les Causses étaient plus erratiques que ceux des Préalpes et les individus plus âgés, tandis que les vautours réintroduits dans les Causses montraient des déplacements limités pendant leur première année après leur lâcher.

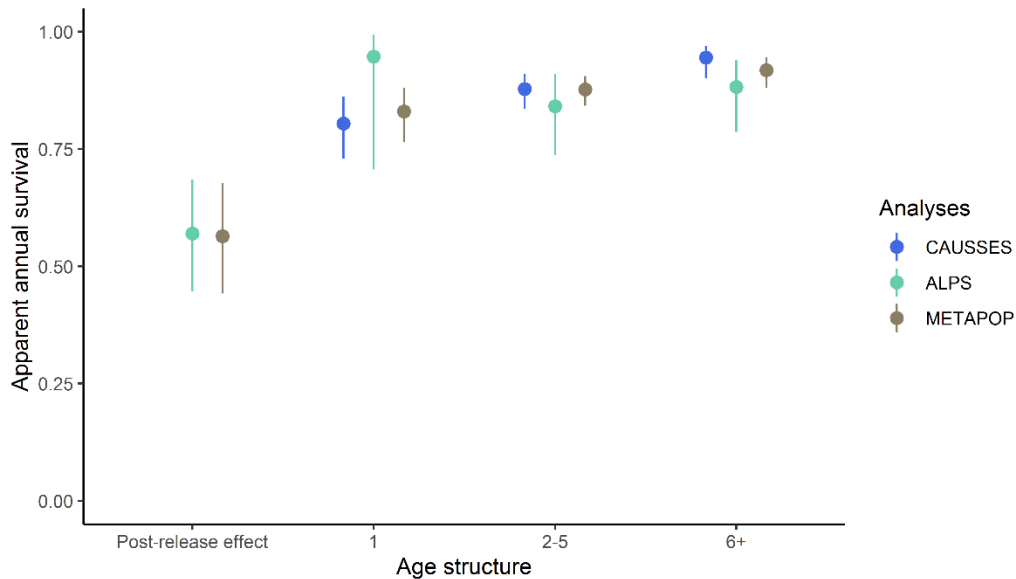
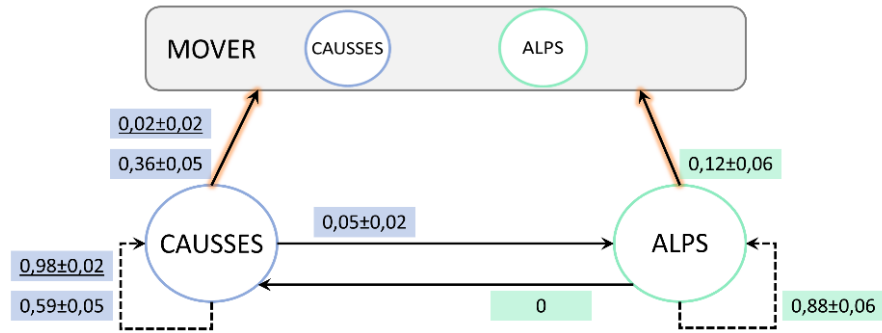
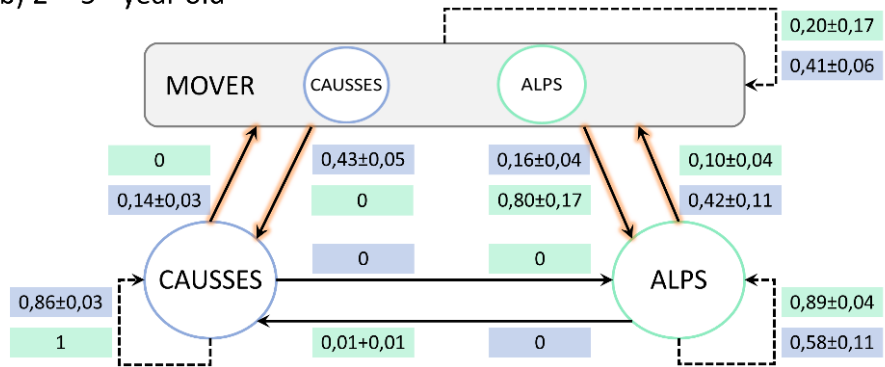


Figure 21 : Survie annuelle apparente et intervalle de confiance à 95% pour les analyses aux échelles locales (Causses et Préalpes : « ALPS ») et à celle de la métapopulation (METAPOP) en fonction des trois classes d'âge (1 = 1^{ère} année, 2-5 = 2^{ème} à 5^{ème} année, 6+ = 6^{ème} année et +) et des effets post-lâcher dans les Préalpes.

a) 1st year old + post-release effect



b) 2nd-5th year old



c) ≥ 6th year old

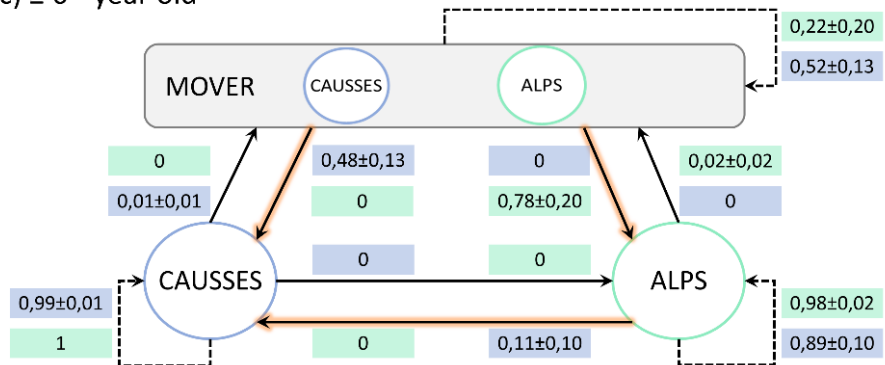


Figure 22 : Probabilité de déplacement (et erreur standard) entre statut par rapport aux régions (Causses, Préalpes, Mover) pour l'analyse à l'échelle de la métapopulation en considérant trois classes d'âge (1^{ère} année, 2^{ème} à 5^{ème} année, 6^{ème} année et +) et l'effet post-lâcher dans les Causses. Les flèches pleines représentent les probabilités annuelles de changer de statut par rapport aux régions (Causses, Préalpes, Mover). Les mouvements les plus probables sont surlignés en orange. Les flèches en pointillés représentent la fidélité au statut par rapport à la région (estimation et erreur standard sont : (1) en bleu : né ou lâché dans les Causses ; (2) en vert clair : né ou lâché dans les Préalpes, et (3) en bleu et souligné : effet post-lâcher dans les Causses, Mover représente le statut des individus mobiles entre deux régions au sein d'une occasion.

III.3.1.d. Discussion

Malgré ces mouvements asymétriques, nous mettons globalement en évidence un fort tropisme des individus quelle que soit la région et leur origine. Les mouvements étant plus faibles et la survie étant plus élevée chez les adultes par rapport aux jeunes, nous recommandons de libérer d'abord les adultes dans les phases initiales des translocations visant à restaurer une métapopulation pour augmenter le succès d'établissement de chaque population au site de lâcher.

III.3.2. Densité-dépendance et survie dans la population des Causses

III.3.2.a. Introduction

Dans les Causses, face au constat de la stagnation apparente du nombre de couples reproducteurs entre 2011 et 2016, se pose la question d'éventuels effets de régulation de la population par des processus de densité-dépendance. On suppose que si la population est soumise à des effets de la densité alors on devrait détecter une baisse de la survie locale au cours du temps, et en particulier celles des juvéniles et immatures, en réponse à l'augmentation de la densité. L'objectif est donc d'étudier si des processus de régulation de la population des Causses pourraient être liés à la densité de couples reproducteurs de Vautours moines ou de Vautours fauves présente sur ce site.

III.3.2.b. Méthode

Pour détecter l'existence d'un possible effet de la densité-dépendance sur la survie des Vautours moines dans les Causses, nous avons étudié la relation linéaire entre la survie de chaque classe d'âge (juvénile « φ_1 », immature et sub-adultes « φ_{2-5} » et adulte « φ_{6+} ») et trois variables relatives à la densité de vautours présentes dans les Causses: le nombre de couples reproducteurs de Vautours moines « AM », le nombre de couples reproducteurs de Vautours fauves « GF » et la somme des deux « AMGF ». Ceci a été réalisé à partir des trois meilleurs modèles (sélectionnés par AICc) expliquant la survie dans les Causses en « population isolée » (voir section précédente et Annexe 1).

III.3.2.c. Résultats

Six modèles montrent qu'il y aurait un effet de densité-dépendance sur la survie (Tab. 3). Trois modèles illustrent un effet sur la survie juvénile, deux sur la survie immature et un sur la survie adulte. Le nombre de couples de Vautours moines est toujours en cause soit seul, soit associé au nombre de couples de Vautours fauves. Cependant, ces modèles ne sont pas différents du modèle le plus parcimonieux (plus petit AICc et le moins de paramètres). Nous retiendrons alors que la survie dans les Causses diffère seulement par classe d'âge comme présenté précédemment et en Annexe 1.

Tableau 3 : Résultats détaillés du processus de sélection des effets de densité-dépendance sur les probabilités de survie (φ) pour les modèles Causses. Seuls les 10 meilleurs modèles sont représentés. Notation : α =probabilité de perdre la bague plastique ; β = probabilité de perdre la bague métal ; φ_1 = survie des jeunes (1 an) ; φ_{2-5} = survie des immatures et des sub-adultes (2-5 ans) ; φ_{6+} = survie des adultes (≥ 6 ans) ; φ_{pre} = effet post-libération sur la survie ; np = nombre de paramètres ; AICc= critère d'information d'Akaike corrigé ; $\Delta AICc$ = différence d'AICc entre le modèle ayant l'AICc le plus faible (en gras) et les autres modèles ; $wAICc$ = poids de l'AICc. Les modèles sont classés par ordre croissant des valeurs AICc et les meilleurs modèles ($\Delta AICc \leq 2$) sont mis en évidence en gris. Voir le tableau 1 pour la notation des modèles.

Rank	α	β	φ_1	φ_{2-5}	φ_{6+}	φ_{pre}	P	r	np	Deviance	AIC	AICc	$\Delta AICc$
1	Ψ tlog	δ i	c	c	c	-	LongDist+ShortDist*t	Reintro_{1yar}	29	1531,47	1589,47	1591,51	0,00
2	Ψ tlog	δ i	c	c	c	aviary	LongDist+ShortDist*t	Reintro _{1yar}	30	1529,58	1589,58	1591,77	0,25
3	Ψ tlog	δ i	c	c	c	reintro _s	LongDist+ShortDist*t	Reintro _{1yar}	30	1529,63	1589,63	1591,81	0,30
4	Ψ tlog	δ i	AM	c	c	reintro _s	LongDist+ShortDist*t	Reintro _{1yar}	31	1528,03	1590,03	1592,36	0,85
5	Ψ tlog	δ i	AMGF	c	c	reintro _s	LongDist+ShortDist*t	Reintro _{1yar}	31	1528,70	1590,70	1593,03	1,52
6	Ψ tlog	δ i	c	AM	c	-	LongDist+ShortDist*t	Reintro _{1yar}	30	1531,21	1591,21	1593,39	1,87
7	Ψ tlog	δ i	c	AM	c	aviary	LongDist+ShortDist*t	Reintro _{1yar}	31	1529,09	1591,09	1593,43	1,91
8	Ψ tlog	δ i	c	c	AMGF	-	LongDist+ShortDist*t	Reintro _{1yar}	30	1531,25	1591,25	1593,43	1,92
9	Ψ tlog	δ i	AMGF	c	c	-	LongDist+ShortDist*t	Reintro _{1yar}	30	1531,32	1591,32	1593,50	1,99
10	Ψ tlog	δ i	c	c	c	reintro _d	LongDist+ShortDist*t	Reintro _{1yar}	31	1529,20	1591,20	1593,53	2,02

III.3.2.d. Discussion

Nous n'avons pas pu mettre en évidence de manière significative un effet de la densité-dépendance agissant sur la survie des Vautours moines dans les Causses, en revanche le fait que ces modèles soient sélectionnés parmi les meilleurs modèles méritent notre attention. En effet, ceci peut marquer les prémices d'effets de la densité même avec une colonie de petite taille. Bretagnolle et al. (2008) ont mis en évidence la dépendance de la densité dans le taux de croissance d'une population de Balbuzards pêcheurs, composée de seulement 22 couples reproducteurs en moyenne, indiquant que la population stabilisée a été régulée. Les effets de la densité ont agi sur la productivité des couples reproducteurs et notamment avec un premier effet sur le succès d'envol puis les années suivantes sur le succès d'éclosion. Une étude des facteurs influençant les

paramètres de reproduction pourra nous renseigner sur des possibles effets liés à la densité des Vautours moines au sein de la colonie dans les Causses.

III.4. Influence des facteurs environnementaux sur le succès reproducteur des populations de Vautours moines réintroduites en France.

Cette étude exploratoire des facteurs influençant le succès de la reproduction des Vautours moines en France reprend les résultats du stage de master 1 de Louise Marquant que j'ai encadré avec Jean-Baptiste Mihoub durant cette thèse.

III.4.1. Introduction

Bien que les taux de croissance d'espèces longévives soient plus sensibles à la variation du taux de survie adulte, la reproduction peut également jouer un rôle non négligeable dans les dynamiques de population. Lorsque les taux de survie adultes sont stables et élevés, ce sont les taux de survie des juvéniles et le succès reproducteur qui vont conditionner le recrutement et la croissance de la population (Genovart et al. 2018). Il apparaît donc intéressant de se pencher sur l'étude de la reproduction notamment dans le contexte de la gestion de populations restaurées. Pour soutenir une population viable, il est nécessaire de maintenir de bonnes performances dans les paramètres démographiques dont la reproduction sur le long terme. Le succès de la reproduction est particulièrement important dans les populations réintroduites car il reflète la productivité des individus nés à l'état sauvage (nés libres) qui conditionne la croissance de ces populations ; et à plus long terme, la régulation de la population par le recrutement des individus reproducteurs qui compense (ou dépasse) la mortalité des adultes (Sarrazin & Barbault, 1996 ; Sarrazin, 2007).

L'évaluation des performances de reproduction des rapaces (combinée à l'évaluation des taux de survie des adultes) est importante pour comprendre l'état des populations et la mesure dans laquelle elles sont susceptibles de persister dans un habitat donné (Newton 1979, Steenhof and Newton 2007). Les estimations du succès de la reproduction sont plus faciles à évaluer par rapport à d'autres paramètres de reproduction qui nécessitent le suivi d'individus marqués sur des temps longs (ex. Pradel et al. 2012, Sanz-Aguilar et al. 2017), et elles peuvent fournir un aperçu utile des facteurs qui déterminent la dynamique des populations de rapaces (Steenhof and Newton 2007). Notamment, l'identification des facteurs qui font varier le succès de reproduction, s'ils sont

d'origine naturelle ou anthropique, est utile pour les gestionnaires de la conservation (Morán-lópez et al. 2006, Steenhof and Newton 2007).

De nombreux facteurs peuvent influencer le succès de reproduction des rapaces, comme la qualité et la disponibilité de sites de reproduction, les ressources alimentaires, les conditions météorologiques, la concurrence interspécifique et intraspécifique, les activités humaines ainsi que l'âge et l'expérience des partenaires (Newton 1979). Les influences de ces facteurs sont relativement bien connues dans les populations natives de Vautours moines en Europe. Les aléas climatiques peuvent jouer un rôle prépondérant dans le succès de reproduction de cette espèce. En raison de leurs longues périodes de nidification, les oiseaux nicheurs peuvent être contraints par la rigueur de l'hiver, les nids dans les arbres étant plus exposés aux conditions météorologiques que ceux en falaises des Vautours fauves par exemple. De plus, des conditions climatiques extrêmes (journées pluvieuses, très froides et très chaudes) peuvent entraîner la mortalité des poussins à un stade précoce (Morán-lópez et al. 2006, Margalida et al. 2011). Les activités humaines sont également importantes à considérer dans le succès de reproduction, avec de possibles effets contrastés aux différentes périodes de reproduction de l'espèce. Le dérangement dû à des activités urbaines (ex. trafic routier), forestières ou de loisirs peut entraîner des signes de stress, des envols, voire l'abandon du nid conduisant parfois à des échecs de la reproduction (Margalida et al. 2011, Moreno-Opo et al. 2014, Kirazlı 2016).

La sélection du site de nidification par les couples reproducteurs va également jouer un rôle important sur le succès de reproduction. La localisation topographique du site (orientation, pente, altitude) peut limiter l'exposition aux intempéries, aux dérangements humains et faciliter l'envol des poussins (ex. Schaaf and Peña 2020). Les informations sociales fournies par d'autres congénères reproducteurs peuvent faciliter le choix du site (attraction conspécifique, Mihoub et al. 2009). Cependant, les interactions avec d'autres congénères ou d'autres espèces ne sont pas toujours bénéfiques (i.e. compétition intra et interspécifique), en particulier à de fortes densités avec l'augmentation de comportements agonistiques, de la compétition pour les sites de reproduction de meilleure qualité ou pour les ressources (Fernández-Bellon et al. 2016).

Toutes ces sources de variations sont des facteurs non-négligeables à prendre en compte dans les processus de restauration des populations de Vautours moines. Dans ce contexte, nous avons analysé l'influence de plusieurs facteurs environnementaux (naturels et anthropiques) qui pourraient conduire à l'échec de la reproduction dans les trois populations de Vautours moines réintroduites en France et ainsi freiner leur croissance. Les échecs à l'incubation et à l'élevage sont

relativement bien connus mais les causes d'échec demeurent inconnues dans la majorité des cas (Eliotout et al. 2007). Les objectifs de notre étude étaient de déterminer et de prioriser les causes d'échec à la reproduction susceptibles d'être la cible de mesures de gestion pour favoriser la croissance de ces populations, en particulier dans le Verdon où l'établissement de la population tarde à se mettre en place ; mais aussi dans les Causses dont l'effectif de couples reproducteurs semblait se stabiliser avec de faibles effectifs entre 2011 et 2016 (Fig. 12, cf. II.2.4). Cette étude se base sur le suivi de 108 sites de reproduction réalisé dans les Causses, les Baronnies et le Verdon entre 1996 et 2019. Dans un premier temps, nous avons étudié les variations du succès de reproduction au cours du temps et entre les trois populations. Dans un second temps, nous nous sommes particulièrement intéressés à l'influence du climat, de l'habitat, des dérangements humains ainsi que des interactions biotiques sur trois composantes du succès de reproduction (le succès de reproduction global, le succès d'incubation et le succès d'élevage) afin d'évaluer leur implication dans les différents stades de la reproduction. L'amélioration de la compréhension des facteurs limitant le succès de reproduction des Vautours moines nous a permis de proposer des stratégies de conservation pour favoriser leur rétablissement.

III.4.2. Méthode

III.4.2.a. Sites d'étude et jeux de données utilisés

Cette étude se base sur le suivi des sites de reproduction dans les Causses (n=64), dans les Baronnies (n=37) et dans le Verdon (n=7) réalisé entre 1996 et 2019 (Fig. 23, pour le détail des méthodes de suivi des sites de reproduction cf. II.3.2.). Au total, ce sont 448 tentatives de reproduction qui ont été recensées au cours de cette période.

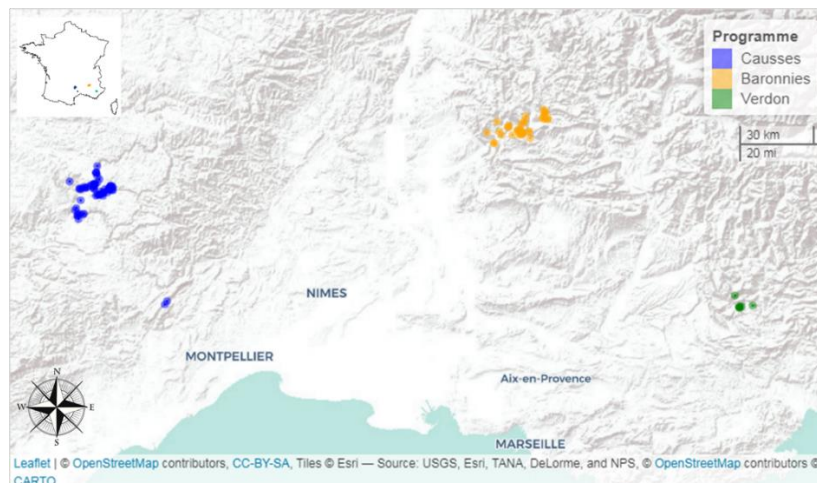


Figure 23 : Localisation des 108 sites de reproduction de Vautours moines en France.

Utilisant les critères d'appariement d'individus et de reproduction avérée, nous avons considéré un couple reproducteur comme étant deux individus appariés produisant un œuf. Les paramètres de reproduction exploités dans cette thèse ont été définis selon trois composantes. Le succès de reproduction correspond au nombre de jeunes à l'envol (jeunes ayant atteint l'âge de 120 jours, âge d'envol théorique) par couples reproducteurs et par an. Le succès d'incubation correspond au nombre d'éclosions par couples reproducteurs et par an. Le succès d'élevage correspond au nombre de jeunes menés à l'envol par œufs éclos et par an. Pour chaque couple et chaque année, nous savons si l'issue de la reproduction a conduit un jeune à l'envol ou si l'échec est intervenu pendant la période d'incubation ou d'élevage (Fig. 24).

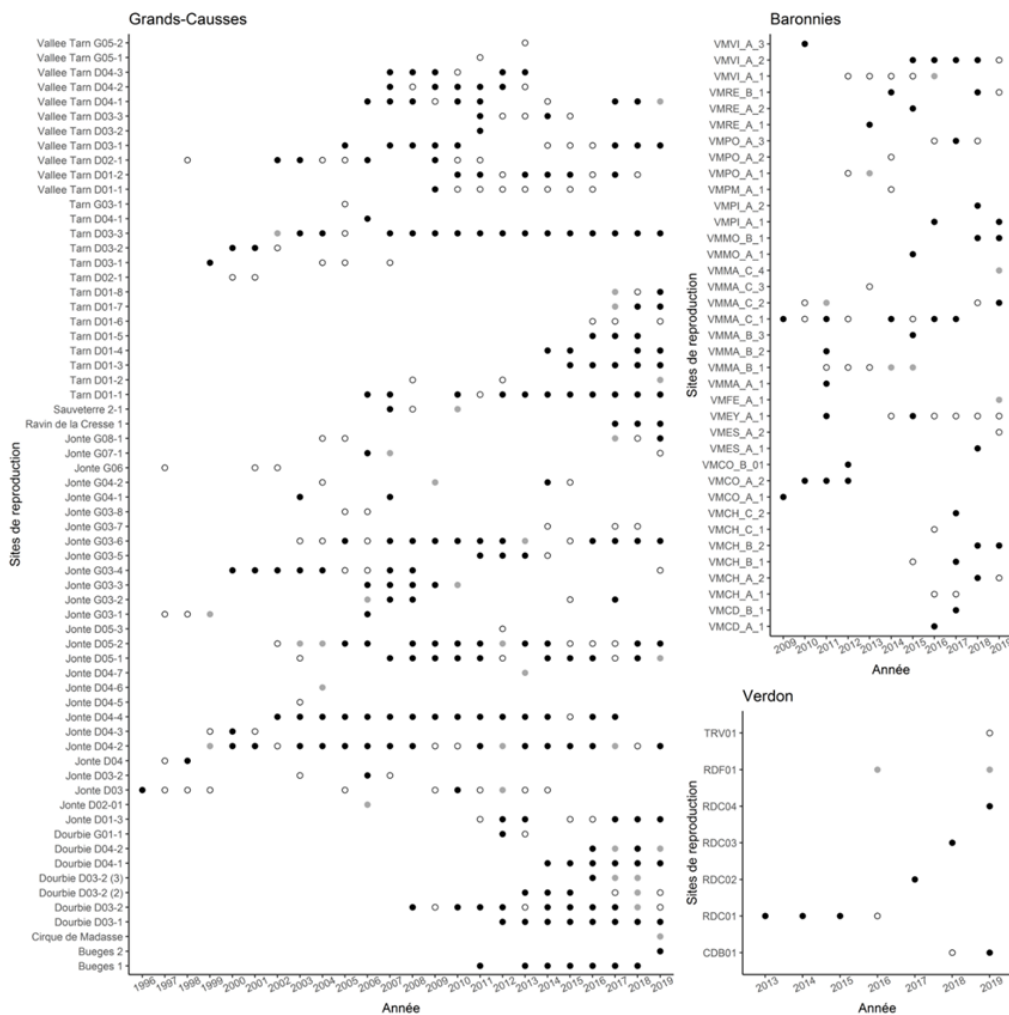


Figure 24 : Succès reproducteur du Vautour moine par site de reproduction par année entre 1996 et 2019 (en noir : succès à l'envol ; en gris : échec à l'élevage ; en blanc : échec à l'incubation) pour les trois programmes de réintroduction (Causse, Baronnie et Verdon).

Des incertitudes sur l'attribution des échecs à l'incubation ou à l'élevage liées à la pression d'observation ont pu introduire des biais dans nos estimations. Ainsi, les suivis étant espacés de

quelques jours, une éclosion aurait pu être manquée en cas de mort précoce du jeune et l'échec de la reproduction aurait été attribué à un échec à l'incubation. Ces biais n'altèrent cependant pas la mesure du succès des couples identifiés comme pondeurs.

Nous avons construit différents jeux de données à partir de ces informations selon les questions que nous nous sommes posées. Pour étudier l'effet du temps et distinguer les différences entre les régions, nous avons construit un premier ensemble de jeux de données pour lequel nous avons compté le nombre de succès et d'échec pour chaque année et chaque programme : (1) pour le succès de reproduction global, le succès correspond au nombre de reproductions ayant mené un poussin à l'envol et les échecs correspondent au nombre de couples n'ayant pas produit de jeunes à l'envol; (2) pour le succès d'incubation, le succès correspond au nombre de couples dont l'œuf a éclos et l'échec correspond donc au nombre de couples dont l'œuf n'a pas éclos; et (3) pour le succès d'élevage, le succès correspond au nombre de couples ayant mené un jeune à l'envol et l'échec correspond au nombre de couples qui ont élevé un jeune mais qui est mort avant son envol.

Pour étudier les effets des différents facteurs environnementaux sur les trois composantes du succès de la reproduction, nous avons construit un deuxième ensemble de trois jeux de données dont la mesure du succès est représentée de manière binomiale : (1) pour le succès de reproduction global, pour chaque année et chaque site de reproduction, nous avons noté « 1 » si le couple avait mené un jeune à l'envol et « 0 » s'il y a avait eu un échec à l'incubation ou à l'élevage ; (2) pour le succès d'incubation, nous avons noté « 1 » s'il y avait eu une éclosion et « 0 » en l'absence d'éclosion ; enfin le succès d'élevage ne concerne que les sites pour lesquels il y a eu une éclosion et nous avons noté « 1 » si un poussin avait été mené à l'envol et « 0 » s'il y avait eu éclosion mais mortalité du poussin avant son envol.

III.4.2.b. Sélection des variables environnementales

Nous avons considéré un ensemble spécifique de variables environnementales liées à la biologie du Vautour moine pouvant avoir une influence sur le succès de la reproduction, combinant à la fois les conditions climatiques, les caractéristiques physiques de l'habitat (topographie, végétation), les activités humaines et l'environnement « social » (présence de congénères et une autre espèce de vautours), permettant de caractériser chaque site de reproduction (Tab. 4). Nous avons utilisé une source variée de données cartographiques ou de données récoltées sur le terrain. Les données climatiques ont été calculées pour chaque année, chaque site de reproduction et chaque période

de reproduction étudiée : (1) la reproduction globale du Vautour moine de février à août, (2) la période d'incubation de février à avril, et (3) la période d'élevage du poussin de mai à août.

Tableau 4 : Variables environnementales sélectionnées pour étudier l'influence du climat, de l'habitat, des activités anthropiques et des interactions biotiques sur le succès reproducteur global, le succès d'incubation et le succès d'élevage du Vautour moine en France. « _repro » fait référence à la période de reproduction globale, « _incub » fait référence à la période d'incubation et « _elev » fait référence à la période d'élevage.

Abréviation	Description	Variable exclue après test de corrélation (x)	Effet quadratique testé (x)	Source
Conditions climatiques				
min_temp_repro	Moyenne des températures minimales sur chaque période (°C)		x	
min_temp_incub		x		
min_temp_elev		x		
max_temp_repro	Moyenne des températures maximales sur chaque période (°C)	x		
max_temp_incub			x	
max_temp_elev		x		
pluvio_repro	Somme de la pluviométrie sur chaque période (mm)		x	
pluvio_incub			x	
pluvio_elev			x	
jpluie_repro	Nombre de jours de pluie sur chaque période	x		
jpluie_incub			x	
jpluie_elev			x	
jpluie_repro_cons	Nombre de jours de pluie consécutifs maximum sur chaque période		x	package climateExtract https://github.com/RetoSchmucki/climateExtract
jpluie_incub_cons			x	
jpluie_elev_cons			x	
jgel_repro	Nombre de jours de gel (T < 0°C) sur chaque période	x		
jgel_incub		x		
jgel_elev		x		
jgel_repro_cons	Nombre de jours de gel (T < 0°C) consécutifs maximum sur chaque période			
jgel_incub_cons				
jgel_elev_cons		x		
jcan_repro	Nombre de jours de canicule (T > 30°C) sur chaque période	x		
jcan_incub		x		
jcan_elev		x		
jcan_repro_cons	Nombre de jours de canicule (T > 30°C) consécutifs maximum sur chaque période			
jcan_incub_cons		x		
jcan_elev_cons				
Habitat et activités humaines				
penste	Pente (°)			European Environment Agency (EEA) - Copernicus programme https://land.copernicus.eu/pan-european
altitude	Altitude (m)			
orientation	Orientation de la pente (Nord, Sud, Est, Ouest)			
TCD	Densité de couverture arborée (Tree Cover Density, % dans un rayon de 500 m autour du nid)		x	Venter et al. (2016) https://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/wildareas-v3-2009-human-footprint
GHF	Indice d'activités anthropiques moyen dans un rayon de 500 m autour du nid (0 à 50 = le plus anthropisé)		x	
Interactions biotiques				
CR_VM	Nombre de couples reproducteurs de Vautours moines par année dans la colonie		x	LPO Grands Causses / Parc National des Cévennes / Vautours en Baronnies / LPO PACA (Antenne du Verdon)
CR_VF	Nombre de couples reproducteurs de Vautours fauves par année dans la colonie		x	
CR_VM_1km	Nombre de couples reproducteurs de Vautours moines dans un rayon d'un kilomètre autour du nid pour chaque année		x	
proche_voisin	Distance linéaire entre le site de reproduction et le nid actif de Vautours moines le plus proche pour chaque année		x	

III.4.2.c. Analyses statistiques

Dans un premier temps, nos analyses se sont focalisées sur l'étude de la variation des trois composantes du succès de la reproduction en fonction du temps pour chaque site (Causses, Baronnies et Verdon) en utilisant des modèles linéaires généralisés (GLM, McCullagh and Nelder 1989) de type binomiaux. Nous avons également regardé s'il existait des différences entre les sites les sept premières années suivant la première reproduction observée sur chaque site à l'aide d'une Anova.

Dans un second temps, nous avons étudié les influences des différents facteurs environnementaux sur les trois composantes du succès de la reproduction. Nous avons procédé en deux étapes. Tout d'abord, nous avons regardé l'influence de chaque type/famille de variables sur le succès de la reproduction séparément. Nous avons construit trois ensembles de modèles : un pour les variables climatiques, un pour l'habitat et les activités anthropiques (topographie + végétation + activités anthropiques), et un dernier pour les interactions biotiques.

Nous avons utilisé des modèles mixtes binomiaux (GLMM, Wolfinger and O'Connell 1993) lorsque les mesures étaient répétées par année et/ou par site de reproduction et nous avons testé si seulement le site ou l'année ou les deux devaient être mis en effet aléatoire. Au cours du processus de sélection du modèle, nous avons testé toutes les combinaisons entre les variables explicatives de manière additive. Un certain nombre de variables ont été évaluées avec leurs effets quadratiques (Tab. 4). En revanche, dans les modèles complets seuls les effets quadratiques qui sont ressortis de manière significative ont été pris en compte.

Pour la deuxième approche, nous avons d'abord exploré la multicolinéarité entre les prédicteurs. Nous avons utilisé un processus itératif qui permet d'abord de trouver une paire de variables qui a la corrélation linéaire maximale et qui exclut celle dont le facteur d'inflation de variance (VIF) est le plus élevé. La procédure est répétée jusqu'à ce qu'il ne reste plus aucune variable ayant un coefficient de corrélation élevé (supérieur au seuil de 0,70 pour la corrélation linéaire et supérieur au seuil de 10 pour le VIF) avec d'autres variables (Tab. 4). Nous avons fait une exception pour deux variables relatives aux interactions biotiques : le nombre de couples de Vautours moines et le nombre de couples de Vautours fauves. Du fait de leur importance pour notre étude, nous les avons incluses dans la sélection de modèle en indiquant la condition que ces deux variables ne devaient jamais être présentes dans le même modèle.

Toutes les variables continues ont été préalablement standardisées. La sélection des modèles a été basée sur le critère d'information d'Akaike corrigé pour les échantillons de petites tailles (AICc, Burnham et Anderson 2002). Lorsque plusieurs modèles étaient sélectionnés ($\Delta AICc < 2$), nous avons moyenné les modèles pour tenir compte de l'incertitude liée au choix du modèle afin d'obtenir des estimations robustes des paramètres. Dans le cas où le modèle nul (sans variables explicatives) figurait parmi ces modèles, nous avons conclu que les variables sélectionnées n'avaient pas d'influence sur le succès de la reproduction.

Ces analyses ont été effectuées sur le logiciel R avec les principaux packages usdm pour la corrélation des variables (Naimi 2015), glmmTMB pour la modélisation (Brooks et al. 2017), MuMIn pour la sélection de modèles (Barton 2017), ainsi que les packages raster, rgeos et rgdal pour toutes les manipulations et extractions de cartes.

III.4.3. Résultats

III.4.3.1. Variation du succès de reproduction en fonction du temps et des programmes

La croissance de la population réintroduite dans les Baronniees (en termes de nombre de couples reproducteurs) suit la même évolution que celle des Causses. En revanche, la croissance est plus lente dans le Verdon, la première reproduction constatée ayant eu lieu huit ans après la première réintroduction contre quatre ans pour les Causses et cinq ans pour les Baronniees (Fig. 25).

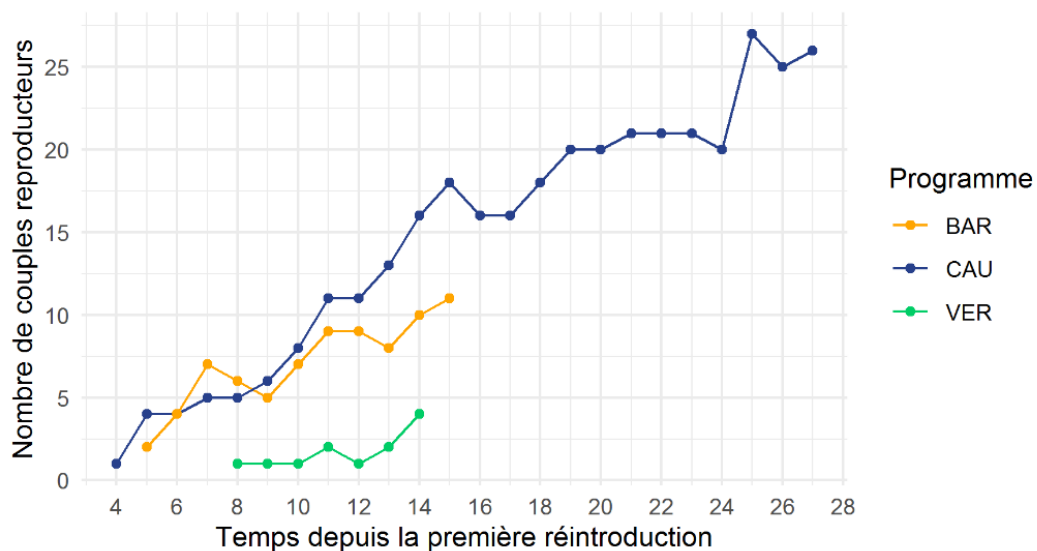


Figure 25 : Nombre de couples reproducteurs en fonction du temps (nombre d'années) depuis la première réintroduction dans chaque programme (Causses, Baronniees et Verdon).

Les valeurs des trois composantes du succès de la reproduction montrent de fortes variations au début des programmes (Fig. 26). Le succès de reproduction global moyen est de $0,58 \pm 0,22$ dans les Causses entre 1996 et 2019, $0,39 \pm 0,20$ dans les Baronnies entre 2009 et 2019, $0,71 \pm 0,39$ dans le Verdon entre 2011 et 2019. Le succès d'incubation moyen est de $0,66 \pm 0,22$ dans les Causses, $0,47 \pm 0,24$ dans les Baronnies et $0,89 \pm 0,20$ dans le Verdon. Le succès d'élevage moyen est de $0,88 \pm 0,16$ dans les Causses, $0,83 \pm 0,17$ dans les Baronnies et $0,74 \pm 0,38$ dans le Verdon. Les échecs à la reproduction sont donc majoritairement des échecs pendant la période d'incubation, en particulier dans les Causses et les Baronnies.

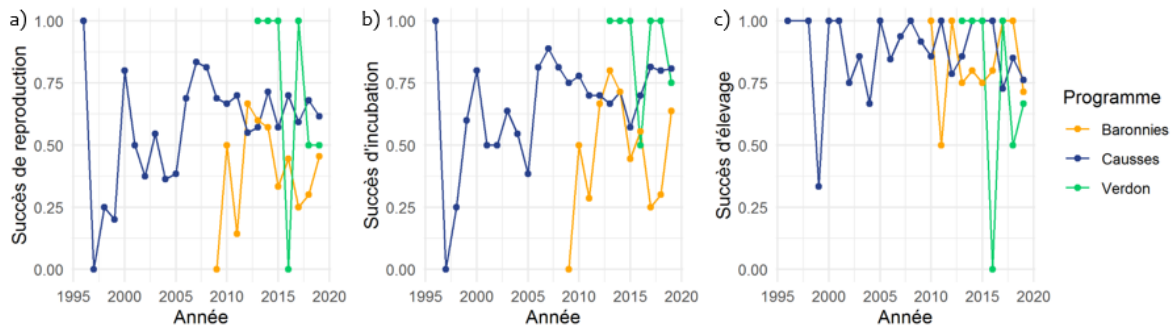


Figure 26 : Évolution du succès de reproduction (a), d'incubation (b) et d'élevage (c) au cours du temps pour les trois programmes de réintroduction de Vautours moines en France.

Seuls le succès de reproduction global et le succès d'incubation dans les Causses augmentent significativement au cours du temps (respectivement, p -value = 0,04 et p -value = 0,004, Fig. 27).

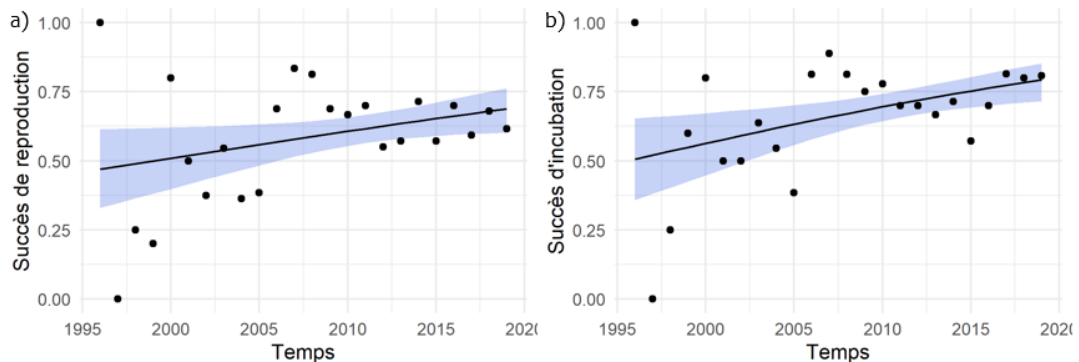


Figure 27 : Relation entre le temps et le succès de reproduction globale (a) et le succès d'incubation (b) dans les Causses.

Les différentes composantes du succès de reproduction ne différaient pas entre les sites les sept premières années qui ont suivi la première reproduction sur chaque site respectif (succès global de reproduction globale : p -value = 0,52 ; succès d'incubation : p -value = 0,08 ; succès d'élevage : p -value = 0,76).

III.4.3.2. Influence des facteurs environnementaux sur le succès de la reproduction

Conditions climatiques

Cinq modèles indiquent que le succès d'incubation dépend des conditions climatiques (Tab. 5). Le modèle moyen indique que seul le nombre de jours de pluie consécutifs a eu un effet significatif sur le succès d'incubation ($\beta = -0,20 \pm 0,09$, 95% CI = [-0,38 ; -0,03] Tab. 6). L'effet quadratique a été retenu lors de la sélection de variables suggérant un effet favorable de cette variable sur le succès d'incubation jusqu'à huit jours de pluie consécutifs et une influence négative au-delà de huit jours (Fig. 28).

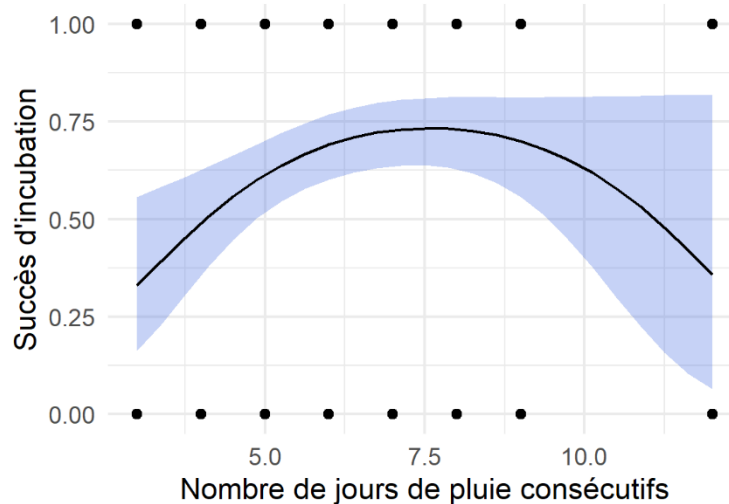


Figure 28 : Relation entre le nombre de jours de pluie consécutifs et le succès d'incubation du Vautour moine en France.

Habitat

L'habitat a une influence sur le succès global de reproduction et sur le succès d'incubation (six et cinq modèles respectivement, Tab. 5). Les modèles moyens suggèrent que seule l'orientation du site de reproduction a une influence significative sur le succès global de reproduction (Ouest est significativement différent de l'Est : $\beta = -0,79 \pm 0,28$, 95% CI = [-1,35 ; -0,23]) et sur le succès d'incubation (Ouest est significativement différent de l'Est : $\beta = -1,00 \pm 0,29$, 95% CI = [-1,57 ; -0,43], Tab. 6). En faisant varier l'intercept, nous avons pu constater que le succès de reproduction des sites de reproduction orientés vers l'Ouest est significativement différent du succès de reproduction des sites de reproduction orientés vers l'Est et le Sud (Fig. 29). De la même manière, le succès d'incubation des sites de reproduction orientés vers l'Ouest est significativement différent du succès d'incubation des sites orientés vers l'Est, le Nord et le Sud (Fig. 29). De manière générale, le succès de reproduction est moins bon dans les sites de reproduction orientés vers l'Ouest que les autres sites de reproduction.

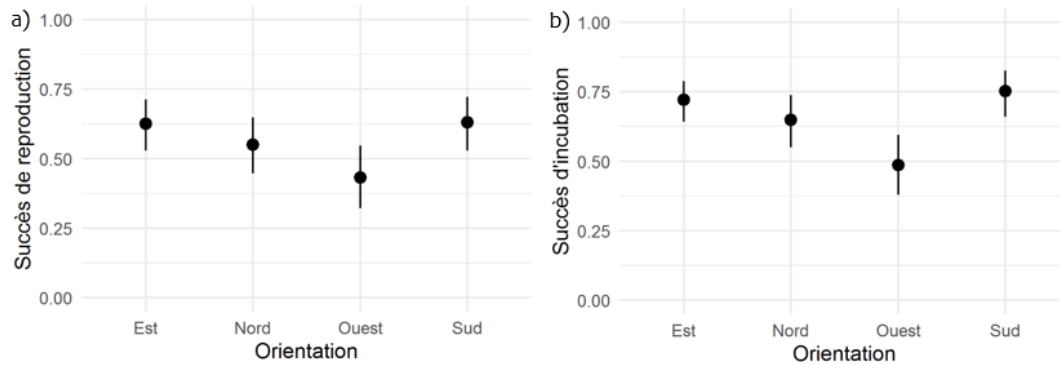


Figure 29 : Relation entre l'orientation du site de reproduction et le succès de reproduction global (a) et le succès d'incubation (b) du Vautour moine en France.

Interactions biotiques

Les interactions biotiques ont une influence sur les trois composantes du succès de la reproduction du Vautour moine en France (succès global de reproduction : $n=3$ modèles, succès d'incubation : $n=4$ et succès d'élevage, $n=2$; Tab. 5). Seul le nombre de couples de Vautours moines présents dans la colonie (Causses, Baronnie ou Verdon) présente un effet significatif sur le succès global de reproduction ($\beta = -0,28 \pm 0,13$, 95% CI = $[-0,54 ; -0,02]$), le succès d'incubation ($\beta = 0,48 \pm 0,15$, 95% CI = $[0,19 ; 0,78]$) et le succès d'élevage ($\beta = -0,59 \pm 0,17$, 95% CI = $[-0,93 ; -0,25]$, Tab. 6). Il y a une relation non-linéaire entre le nombre de couples reproducteurs de Vautours moines dans la colonie et le succès global de reproduction avec un effet positif jusqu'à un optimum de 20 couples. Il y a également une relation non-linéaire entre le nombre de couples reproducteurs de Vautours moines dans la colonie et le succès d'élevage avec un effet positif jusqu'à un optimum de 15 couples. En revanche, il existe une relation linéaire positive entre le succès d'incubation et le nombre de couples reproducteurs de Vautours moines (Fig. 30).

Tableau 5 : Sélection de modèles des facteurs influençant les succès globaux de reproduction, d'incubation et d'élevage chez le Vautour moine en France. Se référer au Tableau 4 pour le code correspondant aux variables. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc \leq 2$ sont représentés.

Variable réponse	Modèle	df	logLik	AICc	$\Delta AICc$	weight
Conditions climatiques						
Succès de reproduction						
	jcan_repro_cons	3	-287,75	581,55	0,00	0,06
	jcan_repro_cons + min_temp_repro + min_temp_repro ²	5	-285,71	581,56	0,02	0,06
	nul	2	-289,05	582,13	0,59	0,04
	jgel_repro_cons + min_temp_repro + min_temp_repro ²	5	-286,04	582,21	0,66	0,04
	jgel_repro_cons	3	-288,17	582,40	0,86	0,04
	jcan_repro_cons + jgel_repro_cons + min_temp_repro + min_temp_repro ²	6	-285,19	582,58	1,03	0,03
	jcan_repro_cons + jgel_repro_cons	4	-287,30	582,70	1,15	0,03
	min_temp_repro + min_temp_repro ²	4	-287,46	583,01	1,47	0,03
	pluvio_repro	3	-288,55	583,16	1,62	0,03
	jcan_repro_cons + min_temp_repro	4	-287,55	583,19	1,64	0,02
	jcan_repro_cons + pluvio_repro	4	-287,67	583,42	1,88	0,02
	jcan_repro_cons + min_temp_repro + min_temp_repro ²	6	-285,65	583,49	1,94	0,02
	jgel_repro_cons + pluvio_repro	4	-287,71	583,52	1,97	0,02
Succès d'incubation						
	jpluie_incub_cons + jpluie_incub_cons ²	4	-261,49	531,07	0,00	0,13
	jpluie_incub_cons + jpluie_incub_cons ² + jgel_incub_cons	5	-260,96	532,05	0,98	0,08
	jpluie_incub_cons + jpluie_incub_cons ² + maxtemp_incub	5	-261,43	532,99	1,92	0,05
	jpluie_incub_cons + jpluie_incub_cons ² + jpluie_incub	5	-261,46	533,05	1,98	0,05
	jpluie_incub_cons + jpluie_incub_cons ² + pluvio_incub	5	-261,46	533,06	1,99	0,05
Succès d'élevage						
	jpluie_elev_cons	3	-117,37	240,83	0,00	0,05
	jpluie_elev_cons + jpluie_elev	4	-116,69	241,51	0,68	0,04
	nul	2	-118,75	241,55	0,71	0,04
	jpluie_elev_cons + pluvio_elev	4	-116,81	241,76	0,92	0,03
	jpluie_elev_cons + jcan_elev_cons	4	-116,86	241,86	1,03	0,03
	jpluie_elev_cons + min_temp_elev	4	-116,99	242,12	1,29	0,03
	jpluie_elev_cons + jpluie_elev + jpluie_elev ²	5	-116,16	242,53	1,70	0,02
	jpluie_elev_cons + pluvio_elev + pluvio_elev ²	5	-116,23	242,67	1,84	0,02
	jpluie_elev_cons + jpluie_elev_cons ²	4	-117,32	242,77	1,94	0,02
Habitat et activités humaines						
Succès de reproduction						
	orientation + GHF	5	-155,02	320,63	0,00	0,10
	orientation	4	-156,15	320,69	0,06	0,09
	orientation + GHF + GHF ²	6	-154,15	321,13	0,50	0,08
	orientation + TCD + TCD ²	6	-154,69	322,21	1,58	0,04
	orientation + GHF + pente	6	-154,79	322,40	1,77	0,04
	orientation + TCD	5	-155,92	322,43	1,80	0,04
Succès d'incubation						
	orientation	4	-152,62	313,62	0,00	0,14
	orientation + GHF	5	-151,72	314,04	0,41	0,12
	orientation + GHF + pente	6	-151,02	314,88	1,25	0,08
	orientation + pente	5	-152,37	315,33	1,70	0,06
	orientation + altitude	5	-152,48	315,54	1,92	0,05
Succès d'élevage						
	nul	1	-73,64	149,33	0,00	0,15
	GHF	2	-73,26	150,68	1,34	0,08
	altitude	2	-73,34	150,83	1,50	0,07
	GHF + GHF ²	3	-72,28	150,89	1,55	0,07
	pente	2	-73,44	151,03	1,70	0,06
	TCD	2	-73,48	151,12	1,79	0,06
Interactions biotiques						
Succès de reproduction						
	CR_VM + CR_VM ² + proche_voisin	5	-274,51	559,17	0,00	0,29
	CR_VM + CR_VM ² + proche_voisin + CR_VM_1km + CR_VM_1km ²	7	-273,26	560,78	1,61	0,13
	CR_VM + CR_VM ² + proche_voisin + proche_voisin ²	6	-274,42	561,04	1,87	0,11
Succès d'incubation						
	CR_VM + CR_VM_1km + CR_VM_1km ² + proche_voisin	6	-254,24	520,68	0,00	0,16
	CR_VM	4	-256,29	520,68	0,00	0,16
	CR_VM + CR_VM_1km + proche_voisin	5	-255,75	521,64	0,96	0,10
	CR_VM + proche_voisin	5	-255,90	521,93	1,26	0,09
Succès d'élevage						
	CR_VM + CR_VM ² + proche_voisin	5	-109,74	229,69	0,00	0,33
	CR_VM + CR_VM ² + proche_voisin + CR_VM_1km	6	-109,54	231,37	1,68	0,14

Tableau 6 : Estimations moyennes \pm SE et intervalle de confiance (95%CI) des facteurs expliquant les variations du succès de reproduction global, d'incubation et d'élevage pour les trois ensembles de modèles. Sum of weight= importance relative du facteur. La notation ² correspond à l'effet quadratique.

Variable réponse	Modèle	Estimate	SE	Adjusted SE	CI-	CI+	Sum of weight
Conditions climatiques							
Succès d'incubation							
	intercept	0,85	0,20	0,20	0,45	1,25	
	jpluie_incub_cons	0,36	0,13	0,13	0,10	0,62	1,00
	jpluie_incub_cons ²	-0,20	0,09	0,09	-0,38	-0,03	1,00
	jgel_incub_cons	-0,13	0,12	0,12	-0,37	0,11	0,22
	maxtemp_incub	0,05	0,13	0,13	-0,22	0,31	0,14
	jpluie_incub	-0,04	0,14	0,14	-0,31	0,24	0,14
	pluvio_incub	-0,03	0,13	0,13	-0,28	0,22	0,13
Habitat et activités humaines							
Succès de reproduction							
	Intercept	0,51	0,20	0,20	0,11	0,91	
	orientation Nord	-0,31	0,28	0,28	-0,86	0,24	1,00
	orientation Ouest	-0,79	0,28	0,29	-1,35	-0,23	1,00
	orientation Sud	0,02	0,27	0,27	-0,51	0,56	1,00
	GHF	-0,18	0,11	0,11	-0,40	0,04	0,54
	GHF ²	0,10	0,08	0,08	-0,05	0,26	0,19
	TCD	0,06	0,11	0,11	-0,16	0,29	0,21
	TCD ²	-0,15	0,10	0,10	-0,35	0,04	0,11
	pente	-0,07	0,11	0,11	-0,29	0,14	0,10
Succès d'incubation							
	Intercept	0,95	0,19	0,19	0,58	1,31	
	orientation Nord	-0,33	0,29	0,29	-0,90	0,24	1,00
	orientation Ouest	-1,00	0,29	0,29	-1,57	-0,43	1,00
	orientation Sud	0,16	0,29	0,30	-0,42	0,74	1,00
	GHF	-0,16	0,11	0,11	-0,38	0,06	0,43
	pente	-0,11	0,12	0,12	-0,34	0,12	0,30
	altitude	0,08	0,15	0,15	-0,21	0,37	0,12
Interactions biotiques							
Succès de reproduction							
	Intercept	0,49	0,27	0,27	-0,04	1,02	
	CR_VM	0,37	0,14	0,14	0,09	0,64	1,00
	CR_VM ²	-0,28	0,13	0,13	-0,54	-0,02	1,00
	proche_voisin	0,91	0,61	0,61	-0,28	2,11	1,00
	CR_VM_1km	0,25	0,21	0,22	-0,17	0,68	0,24
	CR_VM_1km ²	-0,17	0,11	0,11	-0,38	0,04	0,24
	proche_voisin ²	0,44	1,15	1,16	-1,83	2,71	0,21
Succès d'incubation							
	Intercept	0,78	0,27	0,27	0,26	1,31	
	CR_VM	0,48	0,15	0,15	0,19	0,78	1,00
	CR_VM_1km	0,33	0,24	0,24	-0,14	0,80	1,00
	CR_VM_1km ²	-0,20	0,11	0,11	-0,42	0,03	0,51
	proche_voisin	0,76	0,71	0,71	-0,62	2,15	0,32
	proche_voisin ²	0,93	1,21	1,22	-1,45	3,31	0,17
Succès d'élevage							
	Intercept	2,71	0,38	0,38	1,96	3,45	
	CR_VM	-0,11	0,18	0,18	-0,47	0,25	1,00
	CR_VM ²	-0,59	0,17	0,17	-0,93	-0,25	1,00
	proche_voisin	1,39	1,09	1,09	-0,75	3,53	1,00
	CR_VM_1km	-0,15	0,24	0,24	-0,61	0,32	0,30

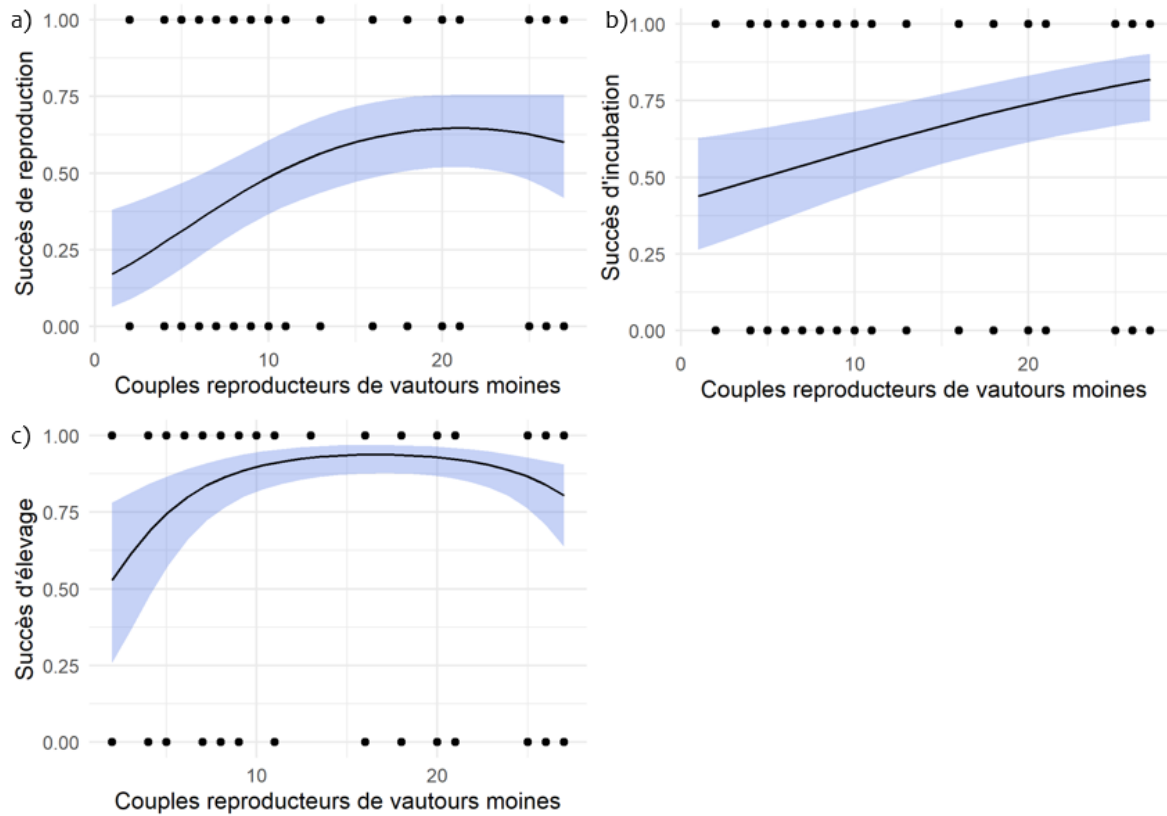


Figure 30 : Relation entre le nombre de couples reproducteurs de Vautours moines dans la colonie et le succès de reproduction global (a), le succès d'incubation (b) et le succès d'élevage (c) du Vautour moine en France.

III.4.4. Discussion

Nous avons mis en évidence que le succès de reproduction variait entre les sites reflétant les différents stades de la dynamique d'une population réintroduite. Nous avons aussi montré que le climat, la topographie du site ainsi que les interactions intraspécifiques avaient une influence significative sur le succès de la reproduction et que ces facteurs n'agissent pas nécessairement de la même manière selon la phase de la période de reproduction (reproduction globale, période d'incubation ou période d'élevage). Enfin, nos résultats reflètent l'existence de processus de régulation de la population des Causses par des effets de densité-dépendance à partir d'un seuil d'une vingtaine de couples reproducteurs.

III.4.4.a. Evolution du succès de reproduction en fonction des programmes et du temps

Les phases initiales des trois programmes de réintroduction de Vautours moines en France ont été marquées par un succès de reproduction très variable. Cette forte variabilité s'est étalée sur une quinzaine d'années dans les Causses avant de montrer les premiers signes de stabilisation. On

constate que le Verdon et les Baronniees sont toujours dans cette phase d'instabilité. Ces programmes sont plus récents que celui des Causses et les lâchers dans le Verdon ne sont pas terminés. Ces résultats peuvent se traduire par de fortes variations au début des réintroductions du fait d'effets de stochasticité démographique liée aux faibles effectifs (avec biais potentiel de sex-ratio et de classes d'âge) et probablement du peu d'expérience ou de connaissance du territoire des individus nouvellement réintroduits. Puis apparaît ensuite une phase de stabilisation du succès de reproduction autour d'une moyenne par l'augmentation des effectifs et du gain d'expérience. Chez de nombreuses espèces longévives, la probabilité de se reproduire augmente avec l'âge. Cette augmentation peut être due à l'expérience accumulée lors de tentatives de reproduction antérieures (ex. chez le Flamant rose (*Phoenicopterus roseus*), Pradel et al. 2012). Les rapaces peuvent utiliser leur propre succès de reproduction pour évaluer la qualité de leur territoire, et l'échec de la reproduction agirait donc comme un facteur déterminant pour la dispersion, augmentant la propension d'un individu à se déplacer vers un meilleur habitat (Sarrazin et al. 1996, Tapia and Zuberogoitia 2018). Eliotout et al. (2007) avait mis en évidence que le succès d'envol conditionnait la réutilisation d'un site de reproduction par les Vautours moines dans les Causses, témoignant de l'apprentissage des oiseaux au cours du temps. Par ailleurs, au fur et à mesure que les couples reproducteurs augmentent, les nouveaux couples formés peuvent bénéficier de l'expérience de leurs congénères pour sélectionner un habitat de reproduction. L'utilisation d'information publique telle que l'attraction par la présence ou par le succès des congénères est un facteur important de sélection de l'habitat de reproduction (Danchin et al. 2004, Mihoub et al. 2011a).

Les faibles effectifs initiaux avec un déséquilibre démographique sont d'ailleurs l'explication la plus plausible pour expliquer que la première reproduction de la population du Verdon par rapport aux Causses ou aux Baronniees ait pris deux fois plus de temps. Dans le Verdon, seulement six oiseaux ont été lâchés les trois premières années du programme, contre 11 dans les Causses et 18 dans les Baronniees (Fig. 11, voir Partie II.2.3.). Outre le déséquilibre démographique, plusieurs études montrent que la taille du groupe d'individus lâchés peut influencer le départ des individus du site de lâcher (voir Le Gouar et al. 2012). Par exemple pour l'Échasse noire (*Himantopus novaezelandiae*) en Nouvelle-Zélande, plus les groupes d'individus lâchés sont grands et plus les distances de dispersion étaient faibles (van Heezik et al. 2009). Favoriser les grands groupes de lâcher permettrait donc d'établir une population plus rapidement, bien que les réintroductions soient souvent conditionnées par la disponibilité des individus (stock sauvage ou captif), comme ce fut le cas pour les Vautours moines en France.

III.4.4.b. Influence des variables environnementales

Conditions climatiques

Les conditions climatiques extrêmes telles que des journées pluvieuses, les températures élevées ou très basses sont les principales causes de décès des poussins à un stade précoce (Margalida et al. 2011) car ils ne peuvent pas thermoréguler seuls (Morán-López et al. 2006). On s'attendait à trouver une influence négative des conditions climatiques pendant la période d'élevage. Cependant, nos résultats ont révélé que seuls les jours de pluie consécutifs avaient eu un impact significatif sur le succès d'incubation (Fig. 28), avec un effet positif sur le succès d'incubation jusqu'à huit jours consécutifs de pluie, qui pourrait être lié à un soin parental plus important (Spiegel et al. 2013). La pluie est également connue pour affecter négativement la recherche de nourriture des rapaces qui utilisent le vol à voile (Hiraldo and Donazar 1990), ce qui pourrait ainsi affecter la survie des individus nicheurs au-delà de huit jours de pluie consécutifs et donc le succès d'incubation.

Le fait que d'autres variables climatiques n'aient pas présenté d'effet significatif sur le succès de reproduction pourrait être lié aux variables climatiques que nous avons retenues qui ne reflètent peut-être pas suffisamment les événements climatiques extrêmes. Il paraît néanmoins intéressant de noter que les nids pouvant être fragiles aux intempéries dans les premières années sont de plus en plus solides avec le temps grâce à l'expérience acquise par les individus dans le choix du site et la consolidation du nid année après année (Eliotout et al. 2007). À l'inverse, ce serait le dérangement humain qui entraînerait une plus grande sensibilité des colonies face à l'abandon des nids en période d'incubation ou d'élevage. Ce sont lors de ces abandons, parfois temporaires, que les couvées sont plus susceptibles d'être en échec face à des conditions météorologiques difficiles (Newton 1979, Eliotout et al. 2007) ou un prédateur opportuniste comme le grand corbeau.

Influence de l'habitat et des activités humaines

Nous n'avons pas mis en évidence de lien entre l'indice de dérangement humain utilisé et les trois composantes du succès de reproduction, contrairement à nos hypothèses initiales. D'autres facteurs non pris en compte dans le calcul de l'empreinte écologique « GHF », telles que les activités de chasse (Arroyo and Razin 2006), le bruit du trafic routier (Ortiz-Urbina et al. 2020), de tourisme ou d'agroforesterie (Margalida et al. 2011) auraient été de meilleurs indicateurs du dérangement des vautours par les activités humaines. Plusieurs études attestent que le niveau de bruit de ces activités serait en lien avec les abandons (temporaires ou définitifs) du nid par les vautours (Arroyo and Razin 2006, Margalida et al. 2011, Kirazlı 2016). Cependant, ces variables sont difficilement quantifiables d'une année sur l'autre et parfois même mesurées de manière hétérogènes dans le

temps et l'espace ce qui représente un frein à la mise en évidence de leurs effets pourtant potentiellement considérables pour l'espèce.

Les milieux escarpés et à plus haute altitude sont censés être favorables pour la nidification car ce sont des milieux moins exposés au dérangement humain et qui favorisent les conditions de vol à voile utilisé par les vautours (Donazar et al. 2002, Duriez et al. 2014). Cependant ce sont dans ce type de milieux que des événements climatiques extrêmes sont susceptibles de provoquer l'abandon du nid et ainsi entraîner la mort de l'embryon ou du poussin (Morán-López et al. 2006). Dans notre étude, seule l'orientation du site de reproduction montrait des différences significatives en matière de succès de reproduction. Ainsi, les nids orientés vers l'Ouest seraient plus enclins aux échecs de reproduction globale et aux échecs d'incubation car ils sont plus exposés aux aléas climatiques dus aux perturbations océaniques. L'orientation du nid influence le microclimat ce qui affecterait le succès de la reproduction (Schaaf and Peña 2020).

Interactions biotiques

Les résultats les plus intéressants de notre étude concernent l'effet du nombre de couples de Vautours moines présents dans la colonie sur les trois composantes du succès de reproduction. Nous avons mis en évidence une influence positive de l'augmentation du nombre de couples reproducteurs de conspécifiques dans la colonie sur le succès d'incubation. Cependant, au-delà d'un seuil de l'ordre d'une vingtaine de couples, la densité affecte négativement le succès d'élevage des jeunes et le succès de reproduction globale. Dans le sud de l'Espagne, Fernández-Bellon et al. (2016) ont mis en évidence que le succès de reproduction d'une colonie de Vautours moines était soumis à des processus dépendant de la densité à l'échelle de la colonie, ainsi qu'à l'échelle du site de nidification. Ils détectent l'existence d'un compromis entre les inconvénients d'une nidification trop proche des congénères et les avantages de la colonialité. Ces derniers pourraient être médiés par les interactions agonistiques entre les couples reproducteurs et les avantages tirés du partage social de l'information par les individus reproducteurs (Harel et al. 2017). Dans notre cas, la distance aux plus proches voisins n'a pas montré d'effet significatif sur les différentes composantes du succès de reproduction, ni le nombre de couples dans un rayon d'1 km, cependant nos résultats reflètent un effet de la densité sur le succès de reproduction des Vautours moines en France. Particulièrement, ces résultats reflèteraient la stabilisation de la population dans les Causses, sachant que les autres populations (Baronnies et Verdon) n'ont pas encore atteint les 20 couples reproducteurs. Nos résultats concordent avec ce qui avait été trouvé pour la colonie de Balbuzards pêcheurs en Corse. Cependant, dans notre étude nous ne déterminons pas la cause de cet effet de densité. Plusieurs processus peuvent potentiellement intervenir en synergie. : (1) la compétition

pour les ressources trophiques, (2) la compétition pour les sites de reproduction de bonne qualité, (3) l'augmentation de comportements agonistiques avec d'autres couples reproducteurs ou les flotteurs (se référer à l'introduction générale de ce chapitre pour plus de détails).

III.4.4.c. Limites de cette étude

Les relations entre les caractéristiques des nids et le succès de la reproduction sont complexes et peuvent être affectées par d'autres paramètres non pris en compte dans cette étude comme la disponibilité de la nourriture et la qualité des parents ou de l'investissement parental. L'ensemble des différents facteurs devrait être analysé dans son ensemble et non par « types » de variables. Nous avons seulement pris en compte la présence de couples de Vautours fauves dans notre étude pour tenir compte d'une éventuelle compétition interspécifique par rapport aux ressources alimentaires. En revanche, plusieurs cas de comportements agonistiques ont été observés entre les Aigles royaux ou les jeunes Gypaètes par exemple et les Vautours moines, conduisant parfois à l'abandon du site de reproduction par les adultes. Il serait intéressant d'étudier les influences d'autres espèces territoriales sur le succès de reproduction. Quelques cas de prédation ont été constatés, mais celle-ci ne semble pas être la principale cause des échecs à la reproduction (Ministère de l'Écologie, Développement durable et de l'énergie, 2011).

Cette étude part de l'hypothèse forte que le suivi des couples reproducteurs était quasi exhaustif sur toute la zone et la période d'étude. Le comptage exhaustif des individus est cependant rarement possible, à cause de contraintes du terrain (ex. topographie, zone à couvrir) et du comportement des espèces, surtout pour une espèce discrète comme le Vautour moine. Étudier la probabilité de détection des couples reproducteurs de Vautours moines aux différentes périodes charnières de la reproduction (installation des couples, incubation, élevage des jeunes) permettrait de renseigner si les gestionnaires avaient peu de chance de manquer de nouveaux couples dans la zone d'étude. Si le taux de détection des couples reproducteurs est élevé, on pourra partir du principe qu'on a un réel effet de densité-dépendance sur la période d'élevage du jeune principalement. Dans ce cas, plusieurs mesures de gestion peuvent être proposées pour limiter les effets liés à l'augmentation de la densité.

III.4.4.d. Implications pour la conservation

Premièrement, il est important de considérer qu'il existe une différence entre le succès d'incubation et le succès d'élevage, avec une majorité d'échecs à la reproduction concentrée pendant la période d'incubation. Les efforts de gestion devraient ainsi cibler davantage la période

d'incubation. En France, il existe déjà des mesures de protection autour des sites de reproduction actifs, appelé Zone de Sensibilité Majeure (ZSM), limitant les activités récréatives, les survols et les travaux sylvicoles aux environs des nids pendant la période de reproduction.

Il est difficile de prédire la tendance des facteurs climatiques et leurs actions sur la reproduction. Cependant, dans un contexte de changement climatique, générer des cartes prédictives des sites de reproduction optimaux dans différents scénarios climatiques par la modélisation de niche (cf. IV.1 et Annexe 2) pourrait orienter les gestionnaires sur l'éventuel déplacement de la niche du Vautour moine et cibler ainsi des mesures de conservation adaptées. Un scénario de réchauffement climatique prévoit davantage d'évènements climatiques extrêmes, et les climats extrêmes se sont avérés influencer le succès de la reproduction dans d'autres études (ex. Morán-lópez et al. 2006, Margalida et al. 2011).

Face au constat de processus de régulation de densité-dépendance négative sur le succès de reproduction en réponse à l'augmentation de la densité de Vautours moines dans la colonie, favoriser la colonisation d'autres habitats de reproduction appropriés peut permettre de limiter les effets de régulation liés à la densité. Notamment, dans le cas des charognards exclusifs, le développement du soutien alimentaire (réseaux de placettes éleveurs et charniers) peut favoriser l'installation de nouveaux couples proche de ces aires d'alimentation et aussi diminuer la compétition intra et/ou interspécifique pour les ressources alimentaires (Arroyo et al. 2020).

Enfin bien que le Vautour moine semble être une espèce plastique en matière de sélection d'habitat (cf. IV.1), le maintien de zones boisées pour l'emplacement des nids et de milieux ouverts pour la disponibilité en ressources alimentaires est indispensable. La sensibilisation des acteurs locaux liés aux activités pastorales permettrait le maintien de milieux ouverts et favoriserait le développement du réseau de placettes d'alimentation. Parallèlement, la sensibilisation de ceux liés aux activités cynégétiques permettrait de limiter les perturbations des nids et les persécutions directes et indirectes (ex. intoxication au plomb) sur les oiseaux et contribuerait aussi à améliorer la qualité du territoire afin de maintenir des populations de Vautours moines viables sur le long terme.

III.5. Dispersion

La dispersion correspond à la proportion annuelle d'individus quittant une population. Greenwood (1980) distingue la dispersion natale de la dispersion de reproduction. La dispersion natale correspond au départ de jeunes individus de leur lieu de naissance vers leur premier site de reproduction. La dispersion de reproduction correspond au mouvement d'adultes entre sites de reproduction. Les processus de dispersion peuvent être influencés par des facteurs qui ont des conséquences sur la fitness des individus, comme la densité de la population, la qualité de l'habitat, la qualité des accouplements, la dépression de consanguinité et les interactions intraspécifiques ou interspécifiques (Greenwood and Harvey 1982, Clobert et al. 2001).

La dispersion joue un rôle clé dans le fonctionnement d'une métapopulation, car ce sont par les événements de dispersion qu'un ensemble de populations peut se connecter. Ainsi, la dynamique de chaque population locale et la dispersion de ces populations va influencer la dynamique de la métapopulation.

Le suivi partiel de l'identification des nicheurs réalisé en France entre 1992 et 2018 a permis de mettre en évidence quelques événements de dispersion entre les Causses et les Baronnies, entre les Baronnies et le Verdon ainsi qu'entre l'Espagne et les Causses (Fig. 31).



Figure 31 : Schéma des dispersions de reproduction à partir des données d'identifications de Vautours moines reproducteurs sur la période de 1992 à 2018.

Cependant, ces données sont insuffisantes pour estimer un taux d'émigration et d'immigration pour chacune des trois populations françaises. Néanmoins, ils témoignent de la capacité des

individus dispersants à s'installer dans une autre population que celle d'origine et ainsi du potentiel de rétablissement de la métapopulation européenne.

De même les mouvements des individus entre sites de lâcher par les approches multi-événements (cf. III.1 et Annexe 1) ne permettent pas d'appréhender directement ces taux de dispersion car ils décrivent les déplacements interannuels, voire intra-annuels (individus mobiles) entre sites indépendamment à la fois de l'origine initiale des individus et de leur statut reproducteur.

D'après les travaux de Philippe Helsen, qui retrace la génétique des populations de Vautours moines en Europe pour montrer la contribution des Vautours moines fondateurs des populations réintroduites issus du réseau EEP, les Baronnies seraient un site attractif à la fois pour les populations des Causses et du Verdon (Helsen et al. non publié).

Les modèles de dynamique de population à partir de différents scénarios démographiques permettront de comprendre davantage la nature des liens entre les différentes populations françaises et l'organisation de la métapopulation notamment pour évaluer la part potentielle des processus de dispersion dans la dynamique de cette métapopulation (cf. V).

IV. Disponibilité d'habitat et utilisation de l'espace

L'étude des paramètres démographiques détaillée dans le chapitre précédent traduit l'expression des caractéristiques individuelles dans le lieu de vie, des réponses des individus à leur environnement. De fait, la restauration d'une population nécessite la compréhension des exigences écologiques de base telles que l'utilisation de l'espace pour la reproduction et les autres besoins vitaux défini par le domaine vital tel qu'étant « la zone traversée par l'individu dans ses activités normales de collecte de nourriture, d'accouplement et de soins aux jeunes » (Burt 1943). La compréhension des besoins en matière d'habitats a été répertoriée comme l'une des dix questions clés à aborder en biologie de la réintroduction (Armstrong and Seddon 2008), permettant de comprendre les modalités d'établissement et de croissance des populations réintroduites.

Le comportement module les activités d'un animal dans son environnement, et lui permet dans une certaine mesure d'ajuster ses performances à la dynamique des conditions environnementales (Nathan et al. 2008). Dans un contexte de réintroduction, les individus nouvellement réintroduits doivent en particulier se familiariser avec un nouvel environnement (Berger-Tal and Saltz 2014) qu'ils n'ont pas sélectionné volontairement. Intégrer le comportement de sélection d'habitat, ou au moins l'utilisation de l'espace qui en résulte, est donc essentiel pour prévoir le succès démographique.

Pour les espèces qui exploitent des environnements distincts pour des activités spécifiques (ex. se reproduire, se nourrir), comme les vautours, étudier séparément chaque type d'activité permet d'améliorer la compréhension des besoins spécifiques de l'espèce et ainsi améliorer les stratégies de conservation (par ex. mise en place de zone de protection, Leroy et al. 2014 ; planifier une nouvelle réintroduction, D'Elia et al. 2015).

Les objectifs de ce chapitre visent donc à cartographier les habitats disponibles favorables à la reproduction du Vautour moine, décrire et comparer les domaines vitaux des individus reproducteurs issus des populations réintroduites avec les populations natives pour *in fine* estimer la capacité limite du milieu aux échelles locales (populations) et globale ((méta)population française).

IV.1. Modélisation de la niche favorable à la reproduction pour le Vautour moine en Europe (Annexe 2)

Nous résumons ici les objectifs du deuxième article de ce manuscrit intitulé « Contribution of Species Distribution Models for reintroductions planning and assessment : the metapopulation restoration of Cinereous vultures (Aegypius monachus) in Europe. » par Typhaine Rousteau, Olivier Duriez, Boris Leroy, François Sarrazin, Jovan Andevski, Jef Dupain, Philippe Helsen, Marleen Huygues, Louis Phipps & Jean-Baptiste Mihoub. La version complète de ce manuscrit (en cours de préparation) est disponible en Annexe 2.

IV.1.1. Introduction

L'identification des zones qui pourraient fournir aux populations réintroduites un habitat approprié pour cibler les sites de réintroduction est une étape essentielle de tout projet de réintroduction (Griffith et al. 1989a, IUCN/SSC 2013, Stadtmann and Seddon 2018). L'adéquation de l'habitat et des exigences spécifiques des espèces candidates est essentielle pour la faisabilité et la conception des programmes de réintroduction (IUCN/SSC 2013, Hunter-Ayad et al. 2020). En outre, la prévision de l'adéquation des habitats disponibles est essentielle pour anticiper la protection appropriée dans les zones nouvellement colonisées, prévenir les conflits avec les humains, optimiser les stratégies de suivi et appliquer une gestion adaptative (McCarthy et al. 2012, Armstrong and Reynolds 2012), ainsi que pour prévoir les objectifs de conservation ambitieux attendus et évaluer le rétablissement potentiel des espèces (Akçakaya et al. 2018). À cette fin, la modélisation des habitats est un outil tout à fait pertinent pour planifier, gérer et mesurer le succès des réintroductions (Hunter-Ayad et al. 2020).

Le modèle de distribution des espèces (SDM) est une approche habituelle en écologie pour identifier la niche environnementale de l'espèce et pour projeter les habitats potentiels appropriés dans l'espace et dans le temps (Guisan and Thuiller 2005). Les SDMs peuvent ainsi être des outils utiles pour identifier et classer par ordre de priorité les sites de réintroduction candidats pour les espèces menacées, en particulier lorsque les réintroductions visent à restaurer une dynamique de métapopulation. En outre, l'évaluation de la réussite des programmes de réintroduction prend tout son sens lorsque les populations restaurées sont régulées par des processus dépendant de la densité, par exemple. Par conséquent, il est nécessaire de quantifier les habitats potentiels appropriés pour anticiper la capacité limite du milieu à laquelle on peut s'attendre dans la phase de

régulation et les modèles de niche écologique peuvent là encore apporter des éléments déterminants.

À partir de SDM utilisant des données de présence uniquement, nous avons confronté la localisation de sites de reproduction connus en France, en Espagne, en Grèce et au Portugal à un ensemble de variables environnementales à différentes échelles spatiales (de l'échelle locale à l'échelle du domaine vital) liées à la biologie du Vautour moine pour : (1) identifier les facteurs écologiques les plus importants qui déterminent la niche de reproduction de l'espèce ; (2) localiser des habitats favorables à la reproduction du Vautour moine actuels et futurs dans le contexte du changement climatique en Europe et (3) identifier les zones qui sont écologiquement appropriées mais inoccupées afin de soutenir la prise de décision pour une éventuelle réintroduction du Vautour moine en Europe.

IV.1.2. Méthode

IV.1.2.a. Données disponibles

La modélisation de la niche favorable à la reproduction du Vautour moine nécessite des données précises sur la localisation des sites de reproduction dans l'ensemble de son aire de répartition européenne. L'obtention de telles données à l'échelle internationale pour une espèce menacée comme le Vautour moine reste un défi. La précision de la localisation peut dépendre fortement à la fois des accords de partage approuvés par les autorités compétentes et des protocoles de suivi. Ainsi, nous avons dû traiter différentes sources de données avec des résolutions hétérogènes (Tab. 7).

Tableau 7: Source de données utilisées pour modéliser la distribution potentielle des sites de reproduction du Vautour moine à l'échelle de l'Europe

Source de données	Type de données utilisées	Région	Nombre de données
Positions GPS des sites de reproduction résultant du suivi de la reproduction par les gestionnaires	Points GPS pris dans les sites de reproduction	France	108
		Majorque	74
Polygone convexe minimum (MCP 100 %) autour des colonies	Points GPS utilisés pour tracer le MCP représentant de vraies localisations de sites de reproduction	Andalousie	64
Données de télémétrie: Positions GPS des juvéniles équipés au nid + Positions GPS des sites de nidification possibles identifiés par l'inspection visuelle des données de suivi télémétrique des adultes (i.e. visites fréquentes et répétées aux arbres appropriés indiquant un site de nidification)	Points GPS supposés être des sites de reproduction	Grèce	9
		Espagne	10
		Portugal	1
Atlas	Pixels (10 km de résolution) avec présence de sites de reproduction	Espagne	156
		Portugal	6

IV.1.2.a. Modélisation de la distribution potentielle des sites de reproduction du Vautour moine

Les variables environnementales telles que le climat et l'habitat peuvent déterminer la distribution des espèces à de multiples échelles spatiales (Hattab et al. 2014). Dans l'ensemble, le climat influence principalement la distribution des espèces à une échelle assez large, tandis que les facteurs liés à l'habitat peuvent influencer la sélection du site de reproduction à une échelle plus fine (Pearson and Dawson 2003), comme la caractéristique de l'environnement immédiat autour du nid. Nous avons donc construit deux séries de modèles : des modèles bioclimatiques à large résolution (10 km) et des modèles d'habitat, avec par exemple des variables liées à la couverture terrestre ou à la topographie, à fine résolution (250 m). Nous avons ensuite généré une carte de prédiction unifiée de la niche environnementale favorable à la reproduction en combinant les prévisions d'adéquation bioclimatique et d'habitat. Seuls les emplacements précis des nids géoréférencés ont été utilisés dans les modèles d'habitat, tandis que les données de localisation à une résolution plus grossière (grille de 10 km de résolution) ont également été incluses dans les modèles bioclimatiques. L'inclusion de données supplémentaires sur la localisation des nids dans les modèles bioclimatiques nous a permis de gagner en représentativité et en puissance statistique en raison de la taille plus importante de l'échantillon.

De plus, nous avons utilisé deux approches de modélisation pour cartographier la distribution potentielle des sites de reproduction du Vautour moine. Les deux approches se différencient par le nombre de données sur la localisation des nids et par la méthode de génération des pseudo-absences considérée. Dans l'approche GF (Filtrage géographique), nous avons utilisé toutes les données d'occurrence disponibles et les pseudo-absences ont été sélectionnées au hasard dans l'espace géographique disponible. Dans l'approche EF (Filtrage environnemental), nous avons filtré les données d'occurrence pour n'avoir qu'une seule occurrence par condition environnementale et nous avons sélectionné aléatoirement des pseudo-absences en dehors de l'espace environnemental occupé par l'espèce. Nous avons utilisé l'approche EF pour corriger les biais d'échantillonnage dans les données d'occurrence (en particulier pour les modèles d'habitat où nous avons un biais spatial plus important dans les données que pour les modèles bioclimatiques).

IV.1.2. Principaux résultats et interprétations

Les courbes de réponse de l'habitat du Vautour moine aux facteurs bioclimatiques sont représentatives du climat méditerranéen exploité par l'espèce en Europe (Fig. 32a), caractérisé par des hivers doux et humides et des étés chauds et secs. L'isothermalité a des valeurs élevées sous les tropiques au niveau mondial (O'Donnel and Ignizio 2012) et représente un climat stable d'un jour à l'autre, proche de la température annuelle moyenne et de faibles amplitudes. Nos résultats indiquent ainsi des habitats propices à la reproduction du Vautour moine dans les zones à forte saisonnalité des précipitations, une faible saisonnalité des températures et des températures minimales pendant le mois le plus froid à 5 ° C, dont le centre de l'Espagne (par exemple en Estrémadure, Morán-lópez et al. 2006), le sud de la France, la Grèce et la Turquie sont représentatifs.

Au-delà du climat, la prise en compte du couvert végétal indique une utilisation des forêts tempérées pour la reproduction, avec des valeurs de l'indice de végétation normalisé (NDVI) comprises entre 0,30 et 0,70 (Pettorelli et al. 2006 dans Pettoelli 2013) et des zones pentues concernant la topographie (Fig. 32b). Ces résultats sont conformes aux connaissances sur l'habitat de reproduction de l'espèce en Europe, montrant une préférence pour les arbres plus âgés à large houppier (Heredia, 1996) généralement situés sur des pentes (Poirazidis et al. 2004, Morán-lópez et al. 2006, Gavashelishvili et al. 2012, Mihoub et al. 2014a). Dans l'ensemble, la niche de reproduction modélisée est comparable aux précédentes études à grande échelle (par exemple en Espagne, voir García-Barón et al. 2018) ou à des échelles plus locales (par exemple dans les Grands Causses en France, Mihoub et al. 2014).

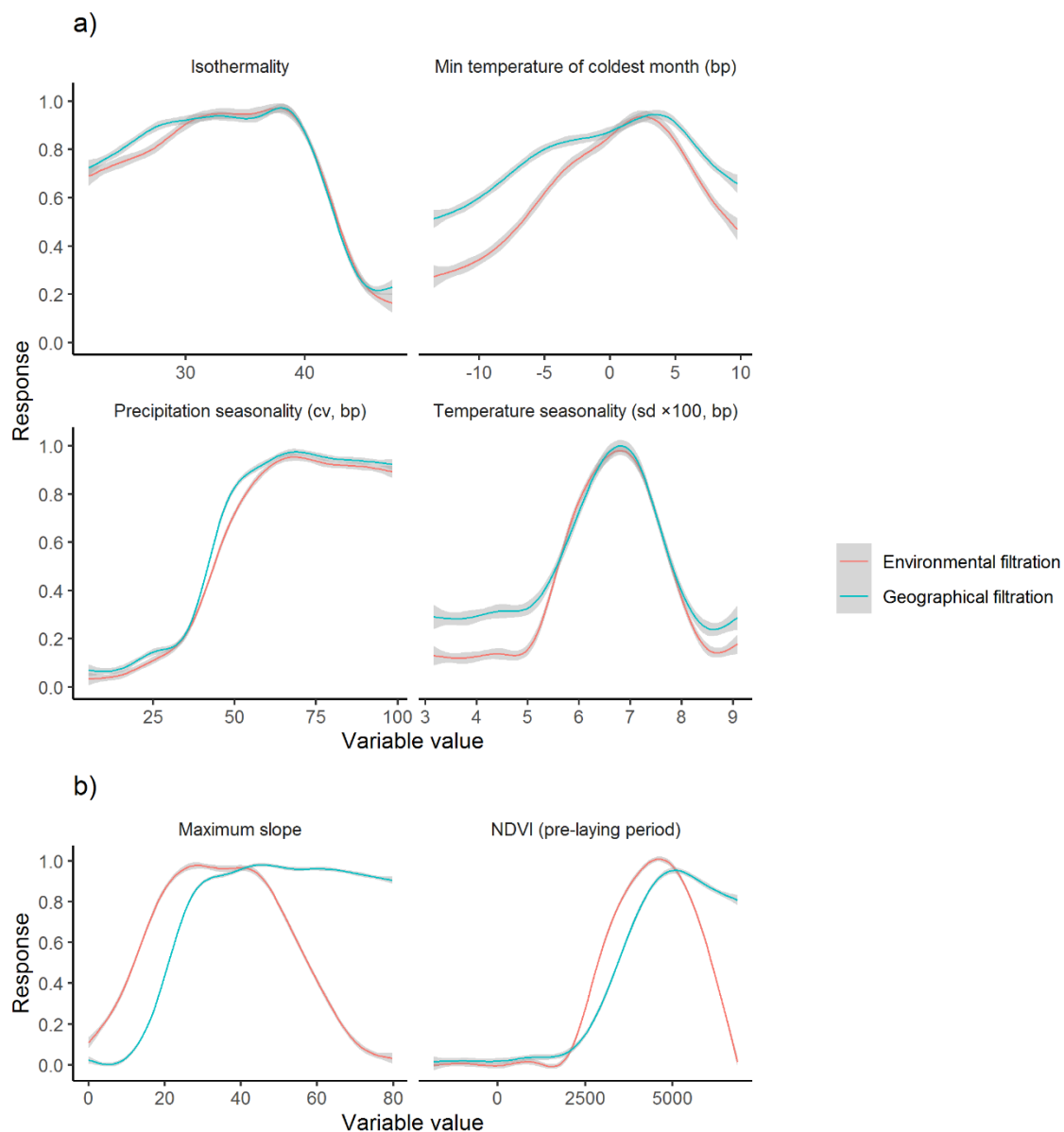


Figure 32: Courbes de réponse de la valeur d'adéquation (a : adéquation bioclimatique et b : adéquation de l'habitat) prédite par les modèles sélectionnés dans le cadre des approches de la Filtration géographique (bleu) et de la Filtration environnementale (rouge). Les intervalles de confiance à 95 % sont indiqués en gris. cv : coefficient de variation ; sd : écart-type et bp : période de reproduction (février à août).

À partir des données de populations existantes incorporées dans le modèle, natives ou réintroduites, nos cartes sont donc suffisamment robustes pour prédire la niche réalisée de l'espèce, tout en n'impliquant pas que tous les autres habitats soient forcément défavorables avec certitude. En effet, les habitats des populations natives relictuelles peuvent être des refuges soumis à la pression des activités anthropiques susceptibles de se trouver en marge de la niche que l'espèce peut exploiter. Les zones identifiées comme favorables à la reproduction du Vautour moine en Europe ne représentent donc que les conditions dans lesquelles nichent les individus dans les

populations relictuelles et réintroduites (Fig. 33), pouvant être restrictives par rapports à la gamme des conditions pouvant dans l'absolu être propices à la reproduction (niche fondamentale) voire même être éventuellement des habitats sous-optimaux. À mesure que de nouvelles données pourraient être incorporées, la gamme et l'amplitude des conditions environnementales pourraient changer. Par exemple, les nids de Vautours moines sont généralement situés sur les pentes, mais ils peuvent se trouver occasionnellement en plaines (Hiraldo and Donázar 1990).

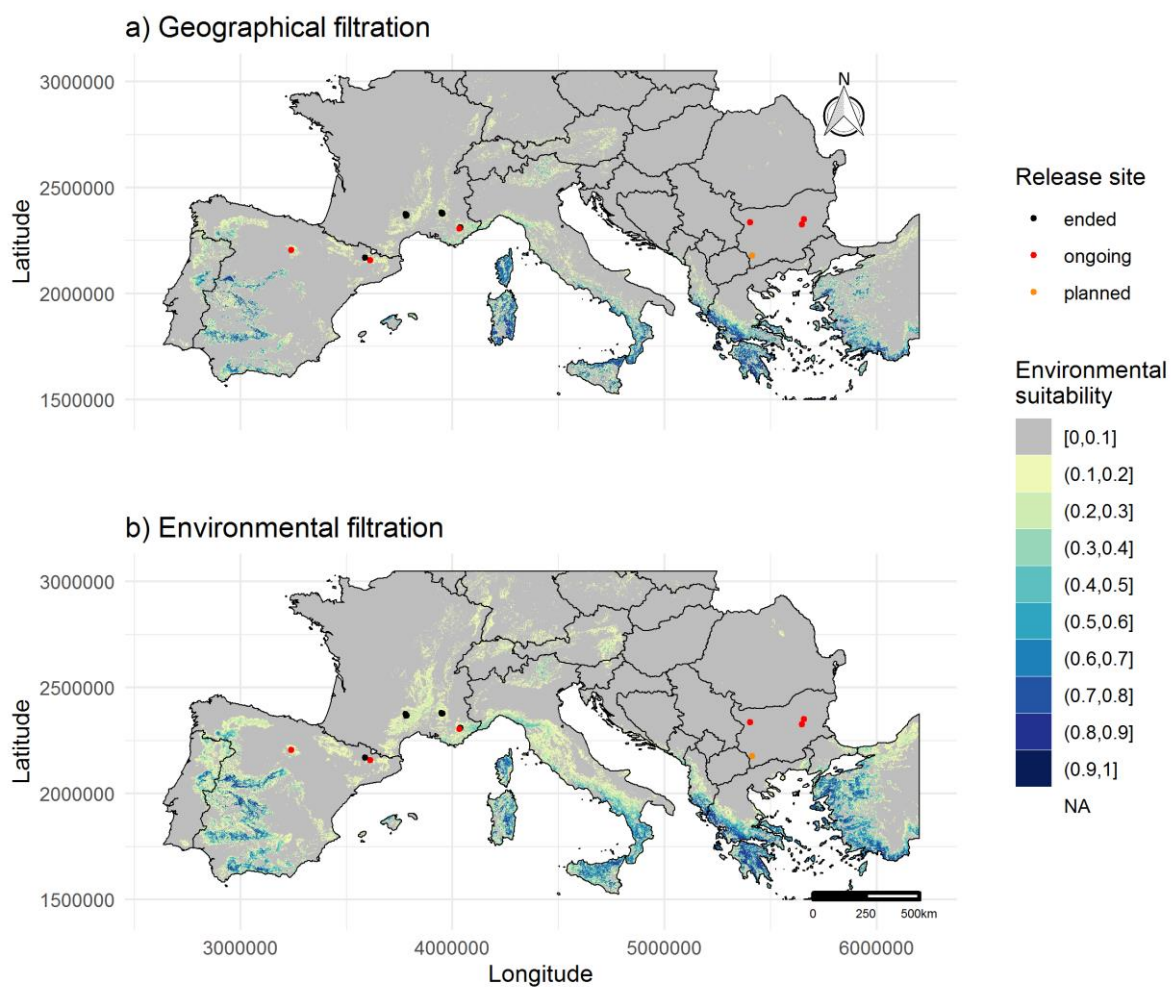


Figure 33: Projection de l'adéquation de la niche environnementale européenne pour les sites de reproduction des Vautours moines, prévue par les approches de la filtration géographique et de la filtration environnementale. Plus la valeur est élevée, plus l'adéquation de la niche environnementale est élevée. Les couleurs les plus sombres indiquent les zones les plus favorables à la reproduction du Vautour moine.

La cartographie des habitats favorables à la reproduction en Europe montre que de larges zones non colonisées seraient favorables à la reproduction du Vautour moine (Fig. 33), suggérant que la métapopulation européenne pourrait continuer de croître. C'est également le cas lorsqu'on se situe à l'échelle de la France (Fig. 34).

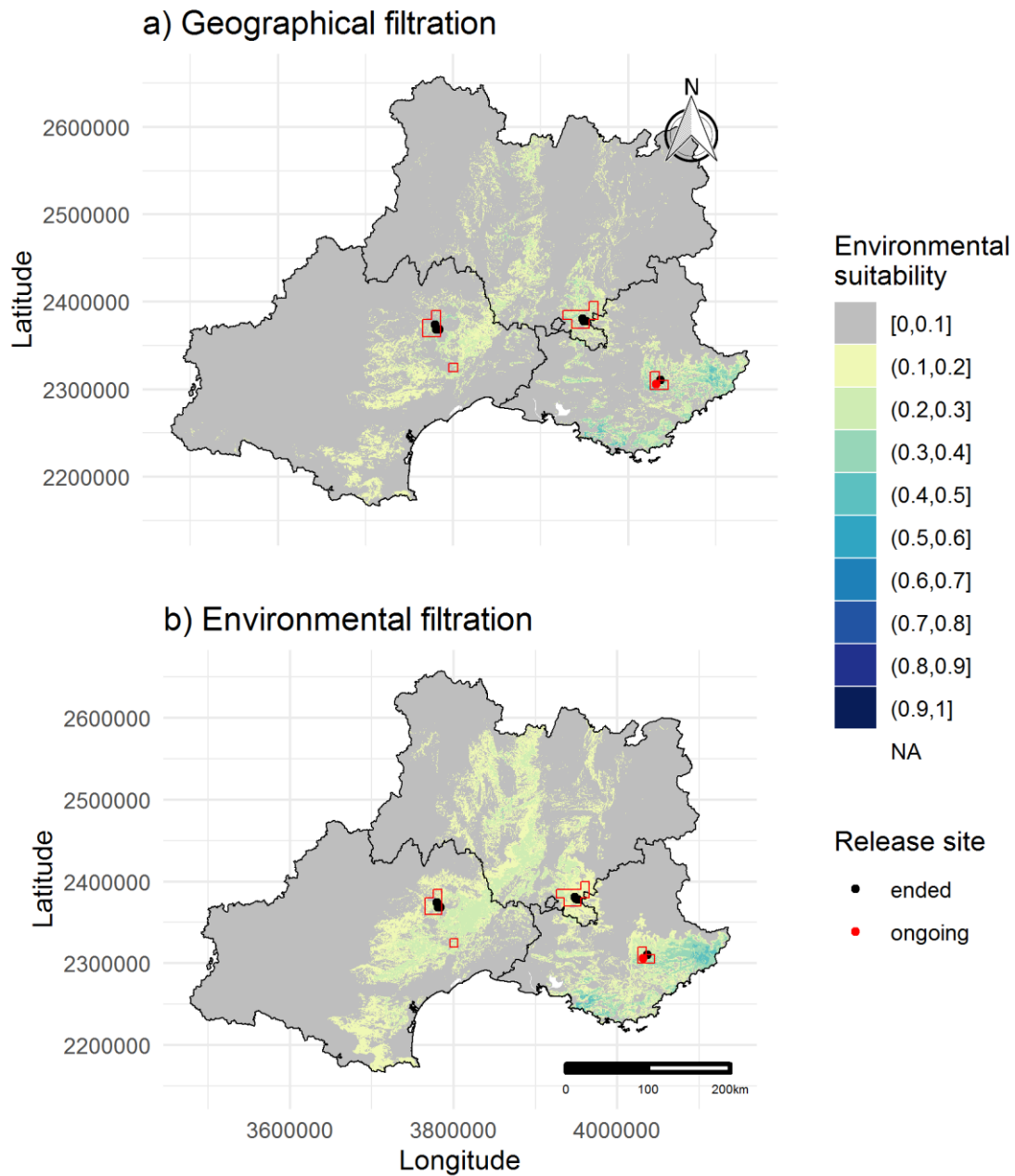


Figure 34: Projection de l'adéquation de la niche environnementale des sites de reproduction du Vautour moine dans trois régions de France (Occitanie, Provence-Alpes-Côte d'Azur et Auvergne-Rhône-Alpes), prévue par des approches de filtration géographique et de filtration environnementale. Plus la valeur est élevée, plus l'adéquation de la niche environnementale est élevée. Les couleurs les plus sombres indiquent les zones les plus favorables à la reproduction du Vautour moine. Les polygones rouges représentent le contour des pixels de résolution 10 km avec au moins un emplacement connu du site de reproduction utilisé dans les modèles bioclimatiques.

IV.2. Domaines vitaux et utilisation de l'espace

IV.2.1. Introduction

Si le territoire exclusif défendu par un couple reproducteur de Vautours moines au sein de l'habitat de reproduction correspond à un rayon de 50 m autour du nid (Cramp and Simmons, 1980), leur domaine vital couvre une plus large zone (ex. Carrete and Donazar 2005, Moreno-Opo et al. 2010). Du fait de leur régime alimentaire strictement nécrophage et à l'imprévisibilité spatio-temporelle de la présence de cadavres d'animaux, les vautours doivent prospecter de larges zones pour trouver de la nourriture (Monsarrat et al. 2013, Alarcón and Lambertucci 2018). Leur domaine vital est typiquement centré autour du nid, c'est-à-dire que les adultes vont faire des allers-retours à partir du site de reproduction pendant la période de reproduction pour trouver de la nourriture. Après avoir identifié les conditions environnementales et les habitats favorables à la reproduction, il semble donc pertinent de s'intéresser maintenant à la modélisation de l'utilisation fine de l'espace afin d'améliorer la compréhension des comportements des individus issus des réintroductions et d'établir des mesures de conservation adaptées. Plusieurs études se sont déjà intéressées aux domaines vitaux des Vautours moines dans les populations natives (García-Herrera and García 2012, Gavashelishvili et al. 2012, Vasilakis et al. 2016b). Cependant, aucune étude ne s'est à ce jour focalisée sur les adultes reproducteurs dans les populations réintroduites en comparant individus lâchés et nés libres. Dans ce cadre, les informations fournies par le suivi télémétrique des individus réintroduits dans les Préalpes depuis 2014 ainsi que les captures de Vautours moines en liberté dans les Causses et dans les Baronnies réalisées depuis 2016 nous ont permis de collecter des informations précieuses pour étudier la sélection de l'habitat d'individus reproducteurs dans un contexte de populations restaurées.

Nous avons dans un premier temps cherché à localiser et quantifier les domaines vitaux des adultes reproducteurs et des individus en âge de se reproduire. Nous avons étudié les variations de la taille des domaines vitaux selon le statut de l'oiseau (reproducteur versus non-reproducteurs), le statut de lâcher (réintroduit versus né libre) et selon différentes périodes de l'année. Dans un second temps, nous avons étudié la préférence des habitats sélectionnés par les oiseaux lors de prospections alimentaires à l'échelle du domaine vital en tenant compte des variations saisonnières (voir Monsarrat et al. 2013). En effet, au-delà de ces sources de différences liées aux caractéristiques individuelles, il est attendu des variations de la taille des domaines vitaux selon les conditions de vol, la période de reproduction ou la disponibilité des ressources. Par exemple, les conditions pour

pratiquer le vol à voile sont moins favorables en hiver en raison des journées plus courtes et de radiations solaires moins puissantes, générant des courants ascendants thermiques plus faibles. La disponibilité des ressources alimentaires peut également varier en fonction de la saison, selon les régions. Dans les Grands Causses en été, la quantité de ressources peut être plus réduite, car la mortalité du bétail y est plus faible. En revanche, dans le massif alpin (où vont s'alimenter les vautours des Préalpes), les ressources sont au contraire plus abondantes en été du fait de la montée des troupeaux d'ongulés en estive mais aussi d'une activité importante des ongulés sauvages à cette période. Ces facteurs peuvent avoir un effet sachant que les besoins énergétiques des vautours sont plus importants au printemps et en été du fait de l'approvisionnement du poussin en nourriture (Monsarrat et al. 2013).

Les programmes de conservation d'espèces charognardes comme les vautours bénéficient de programmes de soutien alimentaire ayant pour objectif de fixer la population réintroduite et/ou d'améliorer les performances démographiques (Cortés-Avizanda et al. 2016). Bien qu'il semblerait que l'exploitation des placettes d'alimentation n'altère pas le comportement de prospection alimentaire naturel des vautours (ex. chez le Vautour fauve, Fluhr et al. 2017), il est toutefois intéressant d'évaluer si les Vautours moines des populations réintroduites préfèrent exploiter les ressources disponibles sur les placettes et les charniers (ressources spatialement prévisibles, voire temporellement prévisibles dans le cas des charniers) ou s'ils prospectent davantage dans les milieux ouverts où la ressource est plus imprévisible. Enfin, les Vautours moines dépendant également grandement de carcasses de faune sauvage de petite taille comme des lapins ou des déchets de chasse (Moreno-Opo et al. 2010), il est aussi possible que la saisonnalité n'ait que peu d'impact sur leur utilisation de l'espace, contrairement aux Vautours fauves, plus spécialisés.

IV.2.2. Méthode

IV.2.2.a. Données télémétriques

Nous avons utilisé des données de suivi télémétrique de 30 Vautours moines réintroduits dans les Préalpes, 7 individus réhabilités et 12 individus capturés dans les Causses et les Baronnies à l'aide d'une volière munie d'une trappe coulissante et de canon-net. Les oiseaux capturés ont été équipés d'une balise GPS, attachée avec un harnais autour des pattes, à la manière d'un baudrier (Duriez et al. 2019). La durée du suivi télémétrique est variable selon les individus et couvre la période 2014 - janvier 2020 (Fig. 35). Dans cette étude, nous nous sommes focalisés sur le suivi des

individus reproducteurs et d'individus non-reproducteurs matures sexuellement (âge $\geq 5^{\text{ème}}$ année calendaire).

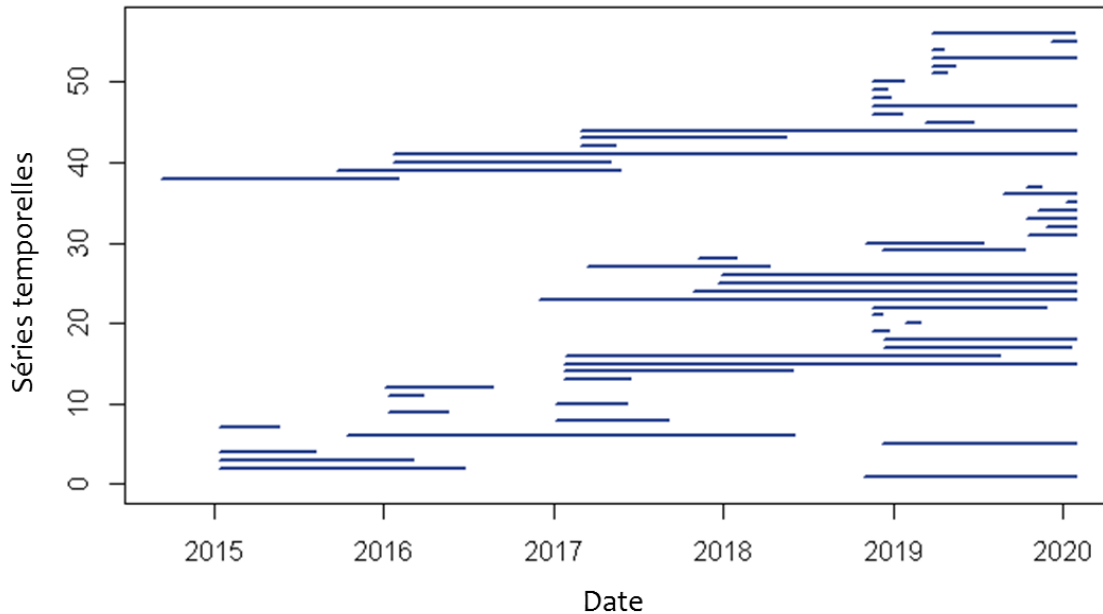


Figure 35 : Durée de suivi télémétrique des 49 Vautours moines réintroduits ou nés en France. Représentation de 56 séries temporelles car 7 individus ont été équipés une seconde fois après capture.

IV.2.2.b. Domaines vitaux

Le domaine vital d'un individu a été calculé à partir de ses positions géographiques (1 position par heure, de jour) pendant les phases de résidence (>30 jours consécutifs) selon plusieurs périodes (Benhamou 2014) : (1) pendant la saison de reproduction (février à août) et en dehors de la saison de reproduction (septembre à janvier) ; et (2) selon les quatre saisons (printemps, été, automne et hiver). Nous avons utilisé la méthode du kernel fixe (package « adehabitatHR » disponible avec R, Calenge 2006) pour estimer une distribution d'utilisation (UD). Cette méthode est adaptée lorsque les positions GPS sont indépendantes. Le domaine vital correspond à la zone où l'individu concentre 95% de ces activités (UD 95) et peut englober une à plusieurs zones cœurs qui correspondent à des zones où l'individu concentre 50% de ces activités (UD 50). La fonction UD a été estimée dans chaque pixel d'un raster d'une résolution de 250 m.

Pour définir les phases de résidence, nous avons eu recours à une méthode développée par Tréhin et al. (en prep) qui combinent deux approches méthodologiques : la segmentation des trajectoires en comportements homogènes (Lavielle 1999, 2005) et la méthode du « Net Square Displacement » (NSD, Bastille-Rousseau et al. 2016). La segmentation a été appliquée sur la distance entre la dernière position du jour (reposoirs nocturnes ou nids) sur trois jours pour minimiser les distances

parfois importantes y compris au sein des phases de résidence et a permis de classer les trajectoires selon deux catégories : une attestant de faibles distances entre reposoirs et une attestant de fortes distances entre reposoirs. Cependant, cette méthode tient compte uniquement de la trajectoire d'un individu et n'est pas homogène entre tous les individus. La segmentation permet aussi de découper le trajet en plusieurs catégories de mouvements, même si l'individu est resté relativement proche de ses précédents reposoirs. Nous avons donc redéfini les catégories de segment en calculant la distance nette au carré (NSD) entre chaque segment. Nous avons appliqué un seuil commun à tous les individus permettant de reclasser chaque segment en phase de résidence et d'exploration (voir l'annexe 3 pour plus de détails). Notre étude ne se base que sur ces phases de résidence dont la durée minimale est fixée à 30 jours consécutifs.

Pour évaluer l'influence du statut reproducteur, du statut de lâcher ou de la saison sur la taille des domaines vitaux et des zones cœurs, nous avons utilisé deux tests non-paramétriques : le test de Kruskal – Wallis et le test de Wilcoxon Mann–Whitney.

IV.2.2.c. Analyse de sélection d'habitat

À l'aide d'une analyse compositionnelle (Aebischer et al. 1993), nous avons comparé les habitats utilisés et disponibles à une échelle du domaine vital : la sélection du domaine vital dans la zone d'étude globale. Nous avons délimité la zone d'étude globale à partir de la répartition spatiale du Vautour moine telle que cartographiée par Birdlife⁴ et nous avons considéré l'UD 95 comme estimateur du domaine vital de chaque individu. Cette méthode permet de classer les habitats selon les préférences des individus. Nous avons défini cinq classes d'habitats (1) les sites d'alimentation prévisibles (placettes individuelles d'équarrissage naturel et les charniers collectifs); (2) les milieux semi-ouverts et pâturages (prairies, steppes, pâturages et landes); (3) les milieux cultivés (ex. champs, vignes) supposés moins favorables que les milieux semi-naturels et pâturages; (4) les milieux fermés (forêts) où les ressources sont moins accessibles; et (5) les autres habitats qui sont défavorables à la recherche de nourriture (zones urbaines, lacs et mers). Pour les placettes et charniers, nous avons considéré une zone tampon d'un kilomètre autour de chaque site, supposant qu'un vautour volant à l'intérieur de ce périmètre pouvait voir si des ressources étaient disponibles ou non (Fluhr et al 2017). Nous avons utilisé les données du Corine Land Cover (CLC) 2018 disponible sur Copernicus pour classer les différents habitats (Tab. 8).

⁴ <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/cinereous-vulture-aegyptius-monachus>

Tableau 8. Regroupement des catégories du CLC pour l'analyse compositionnelle.

Type d'habitat	Code CLC
Milieus semi-naturels et pâturages	231, 321, 322, 323, 332, 333
Milieus cultivés	211, 212, 213, 221, 222, 241, 242, 243
Milieus fermés	244, 311, 312, 313
Autres	les codes restants

Nous avons réalisé une analyse compositionnelle pour chaque saison pour étudier les variations de sélection d'habitat par les Vautours moines. Pour les individus suivis sur plusieurs années, nous avons sélectionné le domaine vital le plus récent puisque nous nous sommes intéressés à la sélection de l'habitat des adultes.

IV.2.3. Résultats

IV.2.3.a. Variation de la taille des domaines vitaux au cours d'une saison de reproduction

Nous avons utilisé les domaines vitaux de 19 individus qui ont eu au moins une phase de résidence supérieure à 30 jours entre février 2019 et janvier 2020. Cette saison de reproduction est la période pour laquelle nous avons le plus d'individus reproducteurs suivis par télémétrie. Nous n'avons pas trouvé de différence significative entre la taille des domaines vitaux et des zones cœur entre les individus reproducteurs ($n = 7$) et les individus non-reproducteurs ($n = 12$) au cours de la période de reproduction de février à août 2019 (UD 95 : $\lambda^2 = 0,26$, $df = 1$, p -value = 0,61 ; UD 50 : $\lambda^2 = 0,01$, $df = 1$, p -value = 0,93). Pour les individus reproducteurs, nous n'avons pas observé de différence significative dans la taille des domaines vitaux et des zones cœurs entre la période de reproduction (février à août) et la période hors-reproduction qui suit (UD 95 : $W = 20$, p -value = 0,76).

Nous observons une très grande hétérogénéité de la forme et de la taille des domaines vitaux individuels (Fig. 36). En moyenne, pour les individus reproducteurs, les domaines vitaux mesuraient $3977,78 \pm 2880,58 \text{ km}^2$ et les zones cœurs mesuraient $281,93 \pm 248,60 \text{ km}^2$ au cours de cette saison de reproduction. La taille des domaines vitaux des individus non-reproducteurs était plus restreinte (UD 95 : $3278,93 \pm 2447,84 \text{ km}^2$), en revanche la taille des zones cœurs était plus grande (UD 50 : $368,33 \pm 364,00 \text{ km}^2$). On constate également que les domaines vitaux se chevauchent au niveau de la colonie.

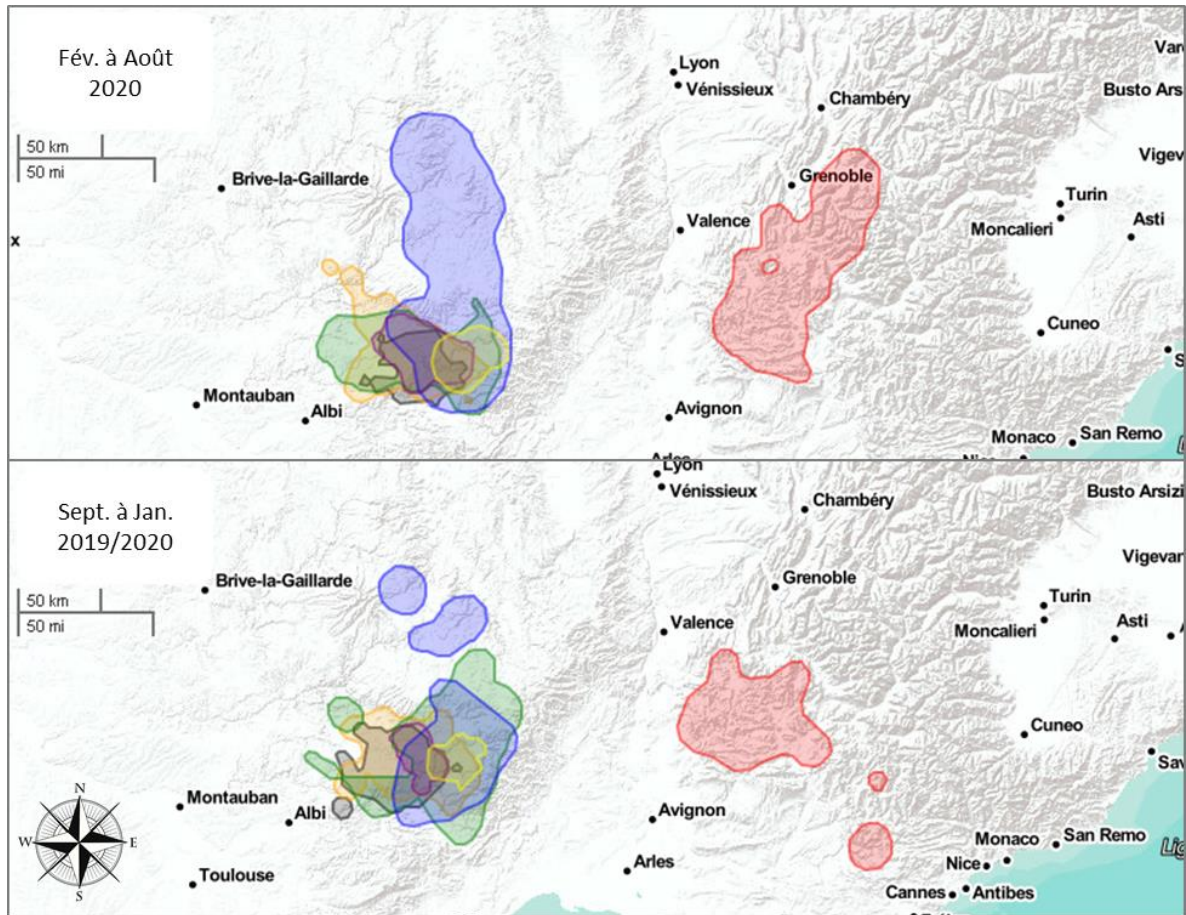


Figure 36. Les domaines vitaux (UD95) des individus reproducteurs en 2020, selon l'intersaison 2019/2020 et la saison de reproduction (février à août). Chaque couleur correspond à un individu.

Pour certains individus reproducteurs pour lesquels nous avons le suivi sur plusieurs saisons de reproduction, la forme, la taille et la direction des domaines vitaux sont assez similaires (Fig. 37).

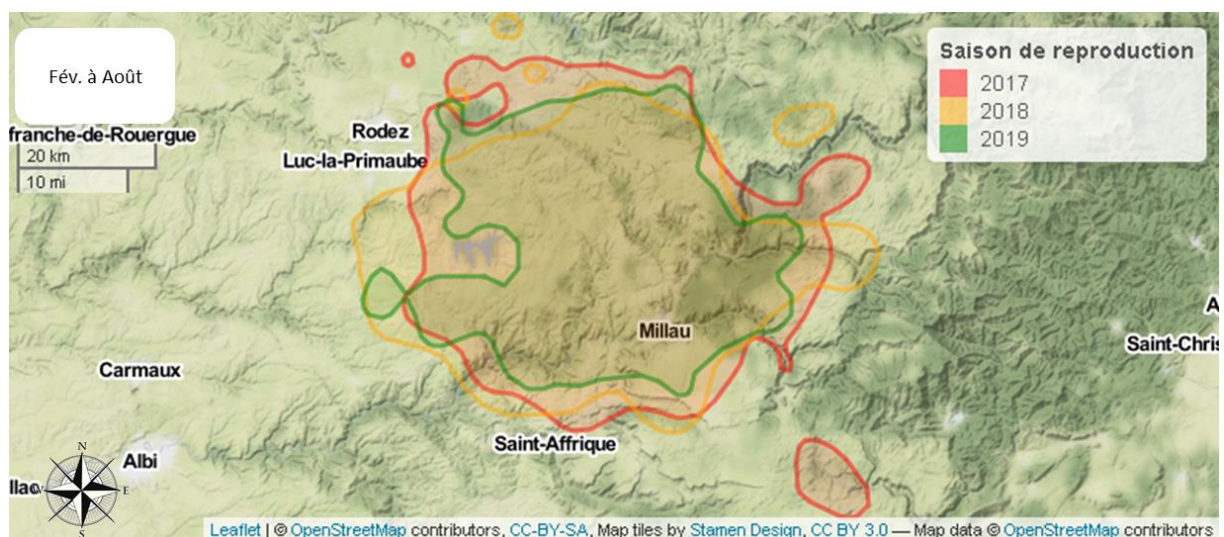


Figure 37. Les domaines vitaux (UD95) d'un individu reproducteur suivi trois saisons de reproduction.

IV.2.3.b. Variation de la taille des domaines vitaux en fonction des quatre saisons

Nous avons utilisé les domaines vitaux de 17 Vautours moines pour étudier la variation saisonnière des domaines vitaux. La taille des domaines vitaux et celle de leurs zones cœurs sont corrélées (coefficient de corrélation de Pearson : 0,90). La taille moyenne des domaines vitaux et des zones cœurs par individu varie en fonction de la saison (UD 95 : $\lambda^2 = 9,43$, $df = 3$, $p\text{-value} = 0,02$; UD 50 : $\lambda^2 = 12,17$, $df = 3$, $p\text{-value} = 0,01$), mais pas en fonction du statut de lâcher (sauvage/réintroduit, UD 95 : $\lambda^2 = 1,05$, $df = 1$, $p\text{-value} = 0,31$; UD 50 : $\lambda^2 = 0,05$, $df = 1$, $p\text{-value} = 0,84$). La taille moyenne des domaines vitaux par individu est maximale en été (UD 95 : $4713,17 \pm 2886,05 \text{ km}^2$) et minimale en hiver (UD 95 : $1935,59 \pm 2013,14 \text{ km}^2$). La taille moyenne des zones cœurs est maximale en été (UD 50 : $588,38 \pm 637,66 \text{ km}^2$) et minimale au printemps ($198,60 \pm 217,64 \text{ km}^2$).

IV.2.3.c. Dynamique saisonnière de la sélection de l'habitat

Nous avons réalisé une analyse compositionnelle pour chaque saison séparément. Il existe une préférence significative des individus pour les placettes et les charniers (les ressources alimentaires les plus prévisibles) comparé aux autres catégories d'habitats, quelle que soit la saison (Tab. 8). Les milieux semi-naturels et pâturages ainsi que les milieux cultivés (milieux ouverts) sont ensuite significativement préférés aux milieux fermés et aux autres habitats. On constate qu'en été, les milieux semi-naturels et pâturages (ex. pâturages, landes, prairies) sont significativement préférés aux milieux cultivés.

Tableau 8 : Sélection d'habitat saisonnière par les Vautours moines en âge de se reproduire, obtenus par une analyse compositionnelle. Placettes = Placettes et charniers ; SN : Semi-naturels ; « >> » = « significativement préféré à » et « > » = « pas de différence significative avec ».

Saison	n	λ	P	Classement des habitats
Printemps	15	0,03	<0.001	Placettes >> Milieux SN et pâturages > Milieux cultivés >> Milieux fermés >> Autres
Été	12	0,08	<0.001	Placettes >> Milieux SN et pâturages >> Milieux cultivés >> Milieux fermés >> Autres
Automne	17	0,10	<0.001	Placettes >> Milieux cultivés > Milieux SN et pâturages >> Milieux fermés >> Autres
Hiver	15	0,04	<0.001	Placettes >> Milieux SN et pâturages > Milieux cultivés >> Milieux fermés >> Autres

IV.2.4. Discussion

Cette étude est la première qui vise à décrire l'utilisation de l'espace par des couples de Vautours moines reproducteurs issus de populations réintroduites. Typique des espèces semi-coloniales et « central-place-forager », les domaines vitaux se chevauchent au sein de la colonie (Wakefield et al. 2013). Les domaines vitaux sont variables (forme, taille, orientation) entre les individus mais semblent homogènes d'une année sur l'autre pour un même individu, suggérant des habitudes ou

préférences individuelles en matière de sélection d'habitat et une prospection alimentaire non-aléatoire. Ceci avait également été mis en évidence chez le Vautour fauve (Monsarrat et al. 2013), mais aussi pour d'autres espèces d'oiseaux coloniaux (par ex. chez le fou de Bassan (*Morus bassanus*), Pettex et al. 2012). Chez les espèces coloniales, les différences interindividuelles dans le comportement alimentaire peuvent évoluer pour réduire le chevauchement de l'utilisation des ressources entre les congénères qui exploitent des zones alimentaires communes (Cecere et al. 2020). Cette ségrégation spatiale peut se faire à une fine échelle au sein d'une même colonie (Pettex et al. 2012) ou à plus large échelle entre différentes colonies (Cecere et al. 2018).

Peu d'études ont cherché à étudier le domaine vital des Vautours moines reproducteurs, donc nous avons peu de comparaisons avec les populations natives. En France, les Vautours moines reproducteurs semblent avoir des domaines vitaux beaucoup plus étendus que ceux estimés pour les Vautours moines adultes en Grèce (540 km² en moyenne, Vasilakis et al. 2008) ou en Espagne (1354,30 km² en moyenne pendant la saison de reproduction et 777,75 km² en dehors de la période de reproduction). Dans le cas de colonies importantes, une forte compétition pour trouver de la nourriture autour de la colonie amène les individus à élargir leur zone de prospection (Ashmole 1963). En France, la ressource semble être assez abondante grâce au soutien alimentaire mais les Vautours moines pourraient être en compétition avec les Vautours fauves, présents à de plus grandes densités. Cependant, il est difficile de savoir si l'origine de ces différences observées entre populations françaises, grecques et espagnoles est liée au contexte trophique car la topographie du site, la disponibilité alimentaire, la taille de la colonie, la variabilité individuelle, ou encore la méthode de suivi des oiseaux peuvent déterminer les caractéristiques des domaines vitaux (Monsarrat et al. 2013).

Nous n'avons pas trouvé de différences significatives entre les domaines vitaux pendant la saison de reproduction et en dehors de la saison de reproduction. Carrete et Donazar (2005) avaient cependant montré que le domaine prospecté lors de la saison de reproduction était significativement plus grand et pourrait être lié à la durée des journées plus longues qu'en dehors de la période de reproduction (Hiraldo and Donazar 1990) et/ou des besoins alimentaires plus importants les obligeant à parcourir de plus grandes distances pour assurer leur approvisionnement alimentaire et celui de leurs petits. Une étude sur le Faucon crécerellette (*Falco naumanni*) avait mis en évidence une corrélation positive entre des voyages de chasse plus exigeants en terme d'énergie et la croissance des poussins (Cecere et al. 2020). Les différences individuelles dans le comportement de recherche de nourriture peuvent jouer un rôle clé sur la reproduction et la survie (Cecere et al. 2020). Nous avons cependant bien une différence

d'utilisation de l'habitat entre les saisons de l'année. Monsarrat et al. (2013) avait montré que les Vautours fauves exploitaient les placettes et charniers quand les ressources étaient rares (en été) ou quand les conditions de vol étaient difficiles (en hiver), limitant les déplacements à grande distance. Cependant, quand les conditions de vol étaient optimales (en été), les domaines vitaux étaient plus larges et comprenaient de vastes surfaces de milieux ouverts suggérant que les vautours pouvaient espérer y trouver des ressources imprévisibles. Nous avons également montré chez le Vautour moine, une nette préférence pour les placettes et charniers pour toutes les saisons de l'année. Les milieux semi-naturels et pâturages ainsi que les milieux cultivés (milieux ouverts) étaient également favorisés par rapport aux milieux fermés ou défavorables quelle que soit la saison de l'année avec une préférence significative pour les milieux semi-ouverts et pâturages en été. Ces résultats suggèrent que les Vautours moines réintroduits ou nés à l'état sauvage dans ces populations restaurées ont conservé leur capacité naturelle à trouver des ressources imprévisibles.

Le faible nombre d'individus reproducteurs suivis par télémétrie nous a imposé certaines restrictions sur le nombre d'effets à tester pour conserver suffisamment de puissance et de robustesse dans les analyses statistiques. Par exemple, nous n'avons pas pu étudier les différences en matière de sélection d'habitat entre individus réintroduits et nés à l'état sauvage ou entre reproducteurs et non-reproducteurs car les analyses compositionnelles nécessitent un minimum de 10 individus dans chaque groupe. Au fur et à mesure que les oiseaux suivis deviendront reproducteurs, nous pourrions étudier davantage de facteurs (ex. sexe, régions) déterminant les caractéristiques des domaines vitaux ou la sélection des habitats et réaliser des analyses statistiques plus poussées. Ces résultats apportent néanmoins une information importante sur le fait que les besoins spatiaux de cette espèce sont très importants. Les mesures de conservation devraient prendre en considération les zones de prospection en plus des mesures visant à protéger les sites de reproduction.

IV.3. Capacité limite du milieu

IV.3.1. Introduction

Les estimations de la niche favorable à la reproduction et de la taille des domaines vitaux des couples reproducteurs devaient nous servir à calculer la capacité limite du milieu dans chaque population et à l'échelle de la (méta)population française pour évaluer le potentiel de rétablissement du Vautour moine aux échelles locales et globale. Pour une région donnée, la capacité limite du milieu se définit par le nombre maximum d'individus d'une espèce donnée que les ressources de cette zone peuvent supporter indéfiniment sans épuiser ou dégrader ces ressources de manière significative. Pour estimer la viabilité et le potentiel de rétablissement d'une population (la capacité limite des couples reproducteurs dans notre cas), il est possible de diviser la zone favorable à la reproduction par la taille moyenne des domaines vitaux des individus reproducteurs pendant la saison de reproduction (par ex. Ryan and Jamieson 1998). Ceci est particulièrement vrai pour les espèces dont les domaines vitaux se chevauchent rarement, comme les espèces territoriales tel que l'Huitrier pie (*Haematopus fuliginosus*, un limicole) (Ens et al. 1992). Dans le cas des espèces semi-coloniales comme le Vautour moine, les domaines vitaux se chevauchent comme nous l'avons montré dans la section précédente (et voir par ex. Carrete and Donázar 2005, pour les populations natives). Nous avons donc développé une approche permettant de discuter de la capacité limite du milieu pour le Vautour moine aux échelles locales (population centrée) et globale ((méta)population française) à partir de la cartographie de la disponibilité en habitats favorables à la reproduction (Annexe 2) et de la densité de population au sein du domaine communautaire de chaque site de réintroduction.

IV.3.2. Méthode

Dans un premier temps, nous devons d'abord définir les limites géographiques de chaque zone (chaque population et la métapopulation) dans laquelle nous voulions discuter de la capacité limite du milieu. Nous avons imaginé deux visions : (1) une vision gestionnaire en définissant arbitrairement le rayon d'action de chaque structure en charge de la mise en place des programmes de réintroduction et de leur suivi (~55 km autour des volières de réintroduction, le même rayon que nous avons utilisé dans l'article 1 pour définir un site de réintroduction) ; et (2) une vision écologique basée sur la continuité des habitats favorables, tout en tenant compte du fait que les vautours ayant de grandes capacités de déplacement et étant moins contraints par des barrières physiques

que les espèces se déplaçant par voie terrestre, cette notion de continuité pouvait prendre en compte des patchs d'habitats favorables distants de moins de 50 km correspondant à une distance moyenne parcourue au sein des domaines vitaux des individus reproducteurs (Carrete and Donazar 2005).

Dans un deuxième temps, il a fallu définir un seuil à partir duquel nous considérons que l'habitat était favorable à la reproduction pour le Vautour moine. Pour se faire, nous avons extrait les valeurs de l'adéquation de l'habitat de reproduction au niveau de chaque site de reproduction connu en France et pour certaines colonies espagnoles, selon nos deux approches de modélisation de la niche (filtration géographique et filtration environnementale, voir Annexe 2). Nous avons calculé les valeurs minimales, maximales et moyennes pour chaque population française, la (méta)population française dans son ensemble, ainsi que pour deux colonies en Espagne par comparaison et pour choisir le seuil le plus adapté.

Ainsi, pour discuter de la capacité potentielle limite du milieu attendue pour l'espèce, nous avons multiplié les zones estimées propices à la reproduction (en km²) par la densité moyenne de couples par km² calculée au sein de chaque domaine communautaire. Pour chaque année donnée, nous avons calculé la taille du domaine communautaire à partir d'un polygone convexe minimum (Mohr 1947) réalisé autour de chaque site de reproduction actif pour chaque population (Causses, Baronnies et Verdon), et nous avons calculé la densité de couples reproducteurs (nombre de couples reproducteurs / taille du domaine communautaire pour une année donnée).

IV.3.3. Résultats

IV.3.3.a. Définition du seuil d'adéquation de l'habitat favorable à la reproduction

Nous avons choisi d'utiliser la valeur moyenne calculée à l'échelle de la (méta)population française pour définir le seuil selon lequel nous considérons l'habitat favorable à la reproduction du Vautour moine en France, cette valeur étant plus conservative que la valeur minimale qui aurait été trop optimiste (Fig. 38).

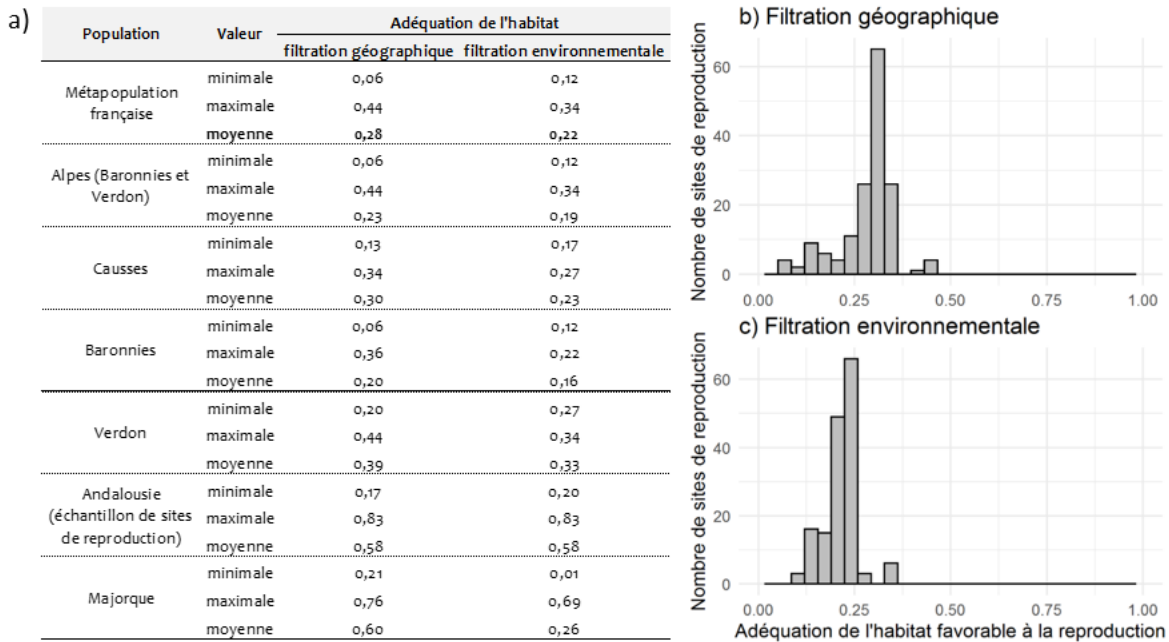


Figure 38 : Valeurs minimales, maximales et moyennes de l'adéquation de l'habitat (valeurs comprises entre 0 et 1, avec 1 étant l'habitat le plus adéquat à la reproduction) au niveau des sites de reproduction à différentes échelles populationnelles (a) et distribution de ces valeurs à l'échelle de la (méta)population française selon la filtration géographique (b) et environnementale (c).

IV.3.3.b. Evolution de la taille du domaine communautaire

La taille du domaine communautaire correspond au polygone convexe minimum de 100% englobant les sites de reproduction actifs pour chaque population et chaque année. Dans le Verdon, nous avons rassemblé toutes les années pour pouvoir estimer une taille de domaine communautaire (qui requiert un minimum de sept positions). En 2019, la taille du domaine communautaire était respectivement de 543 km², 172 km² et 13 km² pour les Causses, les Baronnies et le Verdon (Fig. 39).

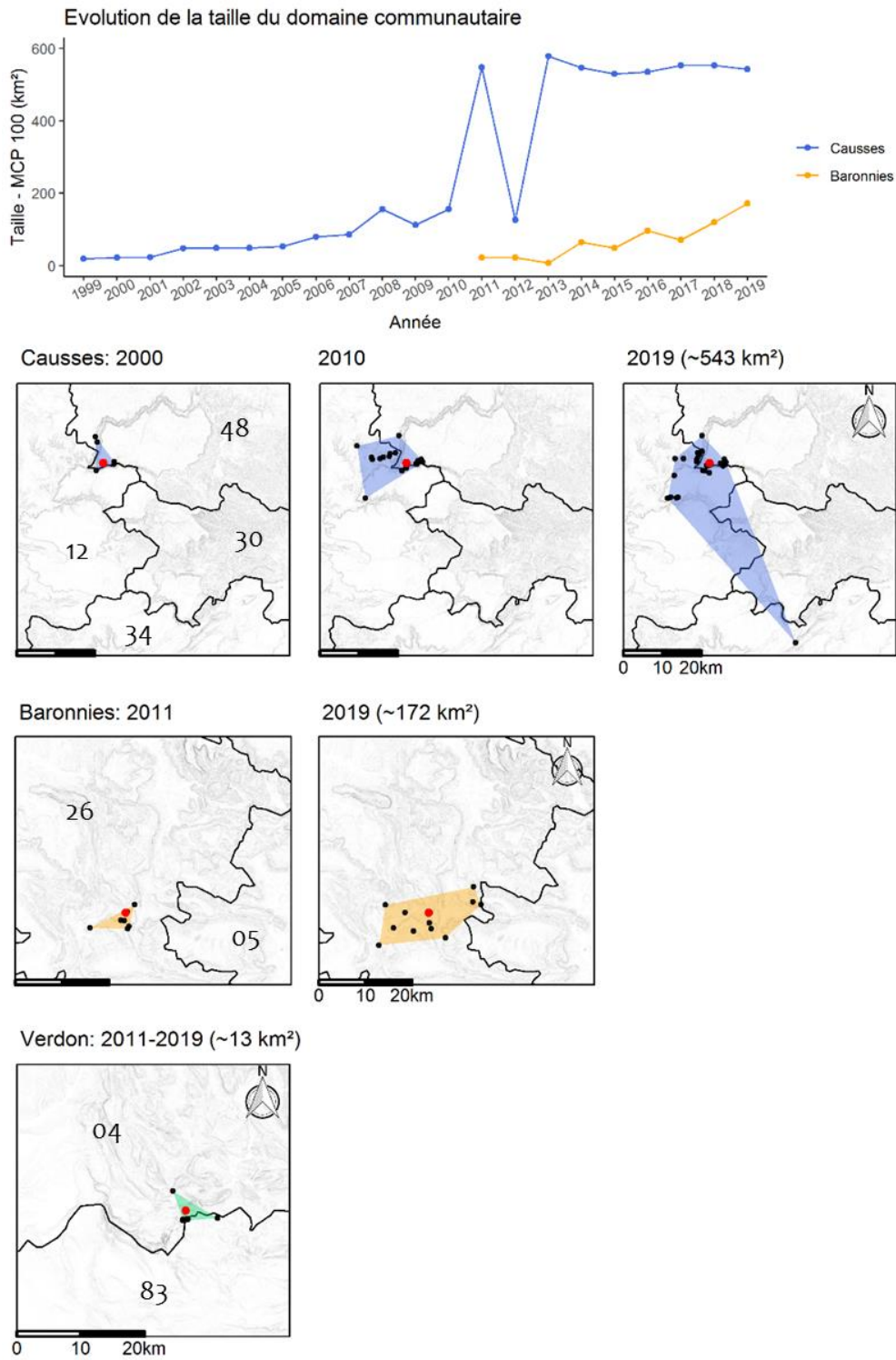


Figure 39 : Evolution de la taille du domaine communautaire dans les Causse, les Baronnies et le Verdon au cours du temps. Les numéros correspondent aux départements.

IV.3.3.c. Densité des populations

Pour calculer la densité des populations, nous avons préféré ne pas inclure les sites de l'Hérault pour les Causse (Fig. 39), afin de ne pas sous-estimer artificiellement la densité de la population

du noyau central de la colonie, plus représentative des densités supérieures tolérables par les individus dans leur environnement. Les densités moyennes dans chaque population étaient de 0,19 couples/km² pour les Causses, 0,22 couples/km² pour les Baronnies, et 0,32 couples/km² pour le Verdon (Fig. 40).

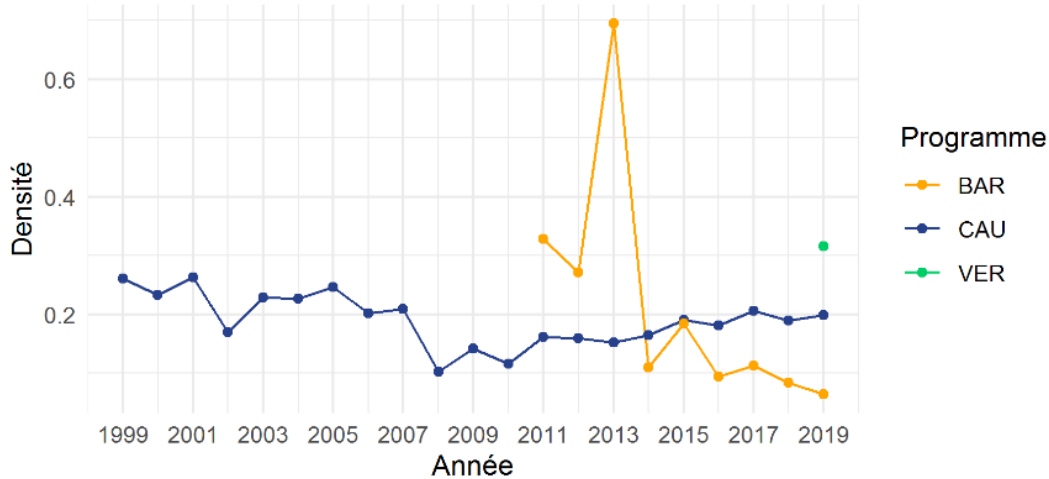


Figure 40 : Evolution de la densité de population des Causses, des Baronnies et du Verdon au cours du temps. Pour le calcul de la densité dans le Verdon, nous avons divisé le nombre de sites de reproduction actifs en 2019 par la taille du domaine communautaire estimé pour la période 2011-2019.

IV.3.3.d. Capacité limite du milieu selon la vision gestionnaire

La capacité limite du milieu estimée est variable entre les trois populations en France avec un habitat permettant de soutenir plus de couples reproducteurs dans le Verdon (Tab. 9).

Tableau 9 : Capacité à partir de valeurs moyennes d'adéquation de l'habitat (« suitability »). GF= Filtration géographique et EF= Filtration environnementale.

Vision	Site	Zone	Approche	Nb de pixels favorables	Taille pixel (km ²)	Habitat favorable (km ²)	Densité moyenne	Nombre de couples estimé
Gestionnaire	Causses	Rayon de 55 km	GF	2578	0,06	161,13	0,19	31
		autour des volières	EF	30710	0,06	1919,38	0,19	367
	Baronnies	Rayon de 55 km	GF	4958	0,06	309,88	0,22	67
		autour des volières	EF	8950	0,06	559,38	0,22	121
Verdon	Rayon de 55 km	GF	13132	0,06	820,75	0,32	259	
	autour des volières	EF	38112	0,06	2382,00	0,32	753	
Alpes	Baronnies + Verdon	GF	18090	0,06	1130,63	0,27	301	
		EF	47062	0,06	2941,38	0,27	782	
Metapopulation	France (avec Corse)	GF	149634	0,06	9352,13	0,24	2254	
		EF	48732	0,06	3045,75	0,24	734	
	France (sans Corse)	GF	260357	0,06	16272,31	0,24	3922	
		EF	177545	0,06	11096,56	0,24	2674	

IV.3.4. Discussion

La capacité limite du milieu estimée est variable selon les deux approches que nous avons utilisées pour estimer l'habitat favorable à la reproduction du Vautour moine en Europe (Annexe 2). Notre approche avec la filtration géographique permet d'estimer une aire de distribution minimale, tandis que la filtration environnementale permet d'estimer une distribution maximale pour la reproduction du Vautour moine (Annexe 2).

Dans les Causses, on constate que selon l'approche avec la filtration géographique, le milieu pourrait supporter un maximum de 31 couples reproducteurs, ce qui pourrait expliquer que l'on ait détecté des signes de densité-dépendance au niveau du succès de reproduction (cf. III.2). Cependant, on constate avec l'approche de filtration environnementale que le milieu pourrait accueillir plus de 350 couples reproducteurs dans un rayon de 55 km autour des volières de réintroduction, soit plus de 10 fois celle estimée avec la filtration géographique.

Ces estimations sont donc à prendre avec précaution car il y a un certain nombre de paramètres qui peuvent faire varier le nombre de couples reproducteurs estimés. D'une part, les contraintes alimentaires ne sont pas prises en compte. Bien qu'il semble y avoir des ressources alimentaires abondantes, notamment pour les animaux d'élevage dans les Causses ou les Alpes, les populations de Vautours moines se partagent ces ressources avec les Vautours fauves dont la densité est plus importante. Par ailleurs, la valeur de densité de population choisie peut également influencer nos estimations. On constate qu'au début des réintroductions les densités de ces populations étaient élevées parce que les couples reproducteurs s'installaient prioritairement autour des charniers (où se trouvent les volières de réintroduction) et qu'avec le temps, les couples occupaient des nids plus éloignés abaissant ainsi la densité (Fig. 39). En Espagne, les densités des différentes colonies sont très variables (ex. 0,31 couples/km² en Estrémadure ou 0,09 à Cijara, Del Moral 2017 ; 2,83 couples/km² dans la vallée de Iruela, Donázar et al. 2002) et ne permettaient pas de s'appuyer sur une valeur de densité plutôt qu'une autre. De plus, le seuil d'adéquation de l'habitat de reproduction que nous avons défini pour dire qu'un habitat était favorable ne reflète certainement pas la niche fondamentale de l'espèce. Nous nous sommes basés sur la valeur moyenne occupée par les couples reproducteurs, plutôt qu'une valeur minimale afin de ne pas estimer un nombre de couples reproducteurs de Vautours moines trop optimiste. Les capacités d'accueil que nous avons estimées nous ont servi par la suite dans les analyses de viabilité de population (cf. V). Nous avons souhaité être le plus conservateur possible. Les analyses de viabilité montrant que les populations se maintiennent avec un nombre de couples plus restreint seront plus informatrices sur le devenir de la population qu'avec un scénario trop optimiste.

V. Viabilité des populations réintroduites

V.1. Introduction

Les paramètres démographiques de survie et de succès de reproduction estimés précédemment, les éléments préliminaires concernant la dispersion ainsi que les proxys des capacités limites du milieu à chaque niveau populationnel (populations locales et (méta)population française) permettent d'avoir une première approche de la dynamique et la viabilité de ces populations restaurées. Avec la cessation des activités de lâchers d'individus en 2020, il est essentiel de déterminer si le développement des trois populations existantes de Vautours moines permet d'assurer la viabilité et la pérennité de cette espèce en France.

Pour étudier cette viabilité, il m'a également semblé important de prendre en considération l'effet de potentielles menaces d'origines anthropiques auxquelles cette espèce peut être confrontée (cf. I.2.2). Sur le territoire national, le réseau aérien de transport d'électricité semble être la première cause de mortalité du Vautour moine (42% des cas connus depuis 2006), suivi par l'empoisonnement. En Espagne, la mortalité due à l'empoisonnement touche principalement les individus adultes (Hernández and Margalida 2008) et les implications de cette situation sur la dynamique des populations de vautours pourraient être importantes, d'autant plus que le diclofénac, responsable du déclin des populations de vautours en Asie (Green et al. 2004), est autorisé en Espagne depuis 2013 bien que ce pays abrite les plus grosses colonies de vautours européennes. Camiña et al. (2018) montrent que les colonies de Vautours moines seraient les plus exposées à cette menace. Les persécutions directes (ex. tirs) ont également déjà été recensées. Plus récemment, un cas de mortalité sur une éolienne a été constaté en janvier 2020. Étant donné la politique de développement des énergies renouvelables, où la France poursuit l'objectif d'atteindre les 30 % d'énergies renouvelables d'ici à 2030, cette menace pourrait s'intensifier dans les années à venir. L'implantation des parcs éoliens a été autorisée, notamment en Aveyron, au sein des domaines vitaux du Vautour moine entraînant une perte d'habitat et des risques de collision. La mise en activité récente (2019) d'un parc éolien sur le territoire des Grands Causses qui accueille plus de 60% de la population nicheuse de Vautours moines française, peut représenter un risque potentiel non négligeable. Toute mortalité additionnelle – des adultes en particulier – qui viendrait s'ajouter à la mortalité actuelle du Vautour moine pourrait s'avérer dramatique pour la viabilité des populations.

Dans un premier temps, nous avons développé des modèles démographiques déterministes (Caswell 2001), afin d'obtenir des informations sur : (1) les trajectoires des différentes populations

à différentes échelles populationnelles : locale (Causses, Baronnies et Verdon), régionale (Préalpes) et globale (France) ; et (2) la sensibilité du taux de croissance des populations aux paramètres démographiques. Dans un deuxième temps, nous avons réalisé une étape de calibration des paramètres démographiques manquants à l'aide de modèles démographiques stochastiques (Morris and Doak 2002) et enfin nous avons réalisé des analyses de viabilité de population (voir Beissinger and McCullough 2002) pour évaluer la persistance des populations caussenarde, préalpine et française sur le long terme avec trois objectifs :

1. Étudier la viabilité des populations réintroduites avec la cessation des opérations de lâchers à différentes échelles temporelles et évaluer si ces populations peuvent persister sans nouvelles actions de réintroduction.
2. Évaluer comment la mortalité additionnelle affecterait la dynamique et la probabilité d'extinction de ces populations.
3. Mettre en parallèle les taux d'extinction estimés avec les critères de classification des espèces menacées de la liste rouge de l'UICN afin d'évaluer le succès de ces programmes de réintroduction (IUCN/SSC 2013, Robert et al. 2015b).

V.2. Méthode

V.2.1. Modèles déterministes

Dans une première approche, les dynamiques de populations ont été décrites à l'aide de modèles matriciels de population structurés en cinq classes d'âge basés sur les femelles avant-reproduction pour estimer le taux de croissance asymptotique (λ) des populations considérées, le temps de génération moyen et la sensibilité/élasticité de λ aux paramètres démographiques (Caswell 2001, Fig. 41), assumant un pas de temps annuel et un évènement de reproduction par an. Nous avons utilisé les estimations des taux de survie et de succès de reproduction moyen calculés dans l'Annexe 1, les parties III.3 et III.4, pour chaque niveau de population (Tab. 10). Une partie des individus âgés de 3 ans (classe N3, Fig. 41) commence à se reproduire et, à partir 4 ans (classes N4 et N5, Fig. 41), tous sont supposés s'être reproduits au moins une fois. Nous avons supposé que la fécondité des individus reproducteurs ne changeait pas avec l'âge, en l'absence de données robustes sur l'identification et donc l'âge des reproducteurs.

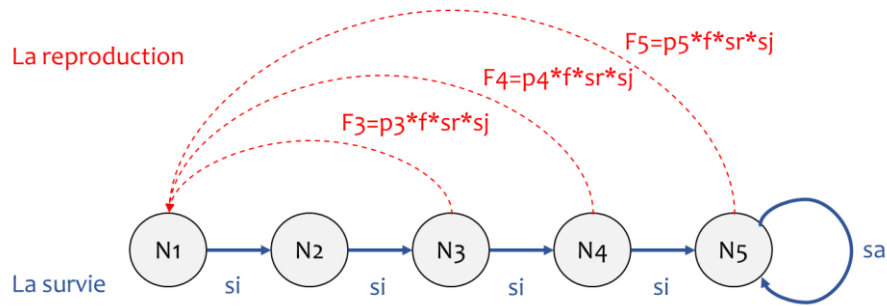


Figure 41 : Schéma du cycle de vie du Vautour moine en population isolée (population sauvage). Les nœuds représentent les effectifs des classes d'individus selon leur âge (N1 : individus de 1 ans/2^{ème} année calendaire, N2 : individus de 2 ans/3^{ème} année calendaire, ... N5 : individus de 5 ans et + /6^{ème} année calendaire et +) ; s_j = survie juvénile, s_i = survie des immatures et sub-adultes et s_a = survie adulte ; F = fertilité ; p = proportion de reproducteurs de la classe d'âge considérée ; f = fécondité ou succès de reproduction moyen, sr = sex-ratio de 0,5.

V.2.2. Calibration des paramètres manquants via des modèles stochastiques

Dans une deuxième approche, nous avons réalisé une étape de calibration des modèles incluant de la stochasticité démographique sur une période correspondant à la durée des suivis pour chaque population considérée. Cette étape a consisté à comparer les effectifs observés sur le terrain (nombre de couples reproducteurs et nombre de jeunes à l'envol produits) aux effectifs simulés. Cette étape avait pour objectif d'affiner les valeurs de paramètres manquants (ex. proportions de reproducteurs, immigration). Les effectifs des individus réintroduits ont été imposés conformément aux lâchers réalisés. Nous avons explicitement modélisé les deux sexes, en considérant un sex-ratio équilibré (0,5), car les écarts aléatoires d'un rapport de sexe égal peuvent avoir un effet négatif sur la croissance de la population dans une petite population (Legendre et al. 1999). Lorsque que le sexe de l'individu était inconnu, nous avons attribué le sexe par stochasticité démographique au moment du lâcher suivant le sex-ratio de 0,5. La stochasticité démographique a été considérée dans la réalisation des processus de paramètres de survie, d'accès à la reproduction, d'appariement des couples et de reproduction. Nous avons utilisé les taux de survie moyens estimés précédemment pour chaque population. Nous avons appliqué le coût au lâcher sur la survie estimée pour les populations préalpines en les faisant rentrer dans la population avec le taux de survie post-lâcher d'un an que nous avons estimé (article 1). En revanche, nous avons considéré les valeurs de succès de reproduction annuelles observées sur le terrain sur toute la durée du suivi, de manière à réduire l'incertitude dans l'ajustement des paramètres incertains. Nous avons laissé libre la formation des couples reproducteurs et le nombre de jeunes produits pour ajuster les proportions de reproducteurs des classes d'âge N4 et N5. Nous avons comparé les trajectoires observées du nombre de couples reproducteurs et du nombre de jeunes aux

distributions de 5000 trajectoires stochastiques pour des proportions de reproducteurs variant de 0,5 à 0,95 pour la classe N4 et de 0,8 à 0,95 pour la classe N5.

V.2.3. Analyses de viabilité des populations

À partir de la calibration des modèles, nous avons projeté les dynamiques de population sur les différents horizons temporels correspondant aux critères de classification des espèces menacées de la liste rouge de l'UICN (3 temps de générations, 5 temps de générations et 100 ans). Dans cette étape, nous avons considéré que le nombre de couples reproducteurs et le nombre de jeunes à l'envol produits ne devait pas être inférieur au nombre de couples ou de jeunes observés réellement sur le terrain sur toute la durée de période de suivi de la population considérée. Ces effectifs ont été laissés libres par la suite. En dehors des périodes d'estimations des paramètres démographiques, nous avons pris le parti d'assigner les valeurs des paramètres moyens. Nous avons testé différents scénarios de capacité limite de milieu (K) avec les proxys que nous avons estimés pour chaque population en partie IV (scénario *K GF* et *K EF* pour chaque population). Pour la population française, nous n'avons pas intégré la Corse étant donné les faibles potentialités de colonisation spontanée de cette île par les Vautours moines, tant qu'un programme de réintroduction en Sardaigne n'a pas débuté. Lorsque la population avait atteint la capacité maximale définie par un nombre maximal de couples reproducteurs, le nombre de couples simulé ne pouvait dépasser ce maximum. Le nombre d'individus reproducteurs dans chaque classe d'âge a été établi en définissant des maximums pour chaque classe en tenant compte de la structure d'âge asymptotique d'un modèle déterministe sous l'hypothèse d'une stagnation des effectifs, respectant les taux de survie adulte initiaux. Pour les individus non reproducteurs, nous avons appliqué une règle considérant que seulement un tiers de flotteurs (individus sexuellement matures ne pouvant pas accéder à la reproduction) pouvait rester dans la population (Sergio et al. 2009). Nous n'avons pas pris en compte de structure complexe de la densité-dépendance sur le succès de reproduction car la valeur du succès de reproduction moyen à laquelle nous pourrions détecter un effet est légèrement supérieure au succès de reproduction moyen utilisé dans cette analyse. Aucun autre processus de densité-dépendance n'a été considéré dans cette approche, faute de scénarios plus réalistes à l'heure actuelle. Nous n'avons pas non plus intégré de stochasticité environnementale dans les modèles étant donné que nous n'avons pas détecté de fluctuation temporelle significative, ni d'événements majeurs impactant les paramètres démographiques, notamment de survie, par le passé. Il est plus probable que ces populations souffrent de mortalité additionnelle étant donné les menaces potentielles qui pèsent à l'échelle

nationale. Nous avons alors réalisé différents scénarios pour explorer l'influence de la mortalité additionnelle (risque de collision et risque d'empoisonnement en particulier) sur la viabilité des populations en retirant annuellement de 1 à 5 individus mâles et femelles de juvéniles produits ou d'adultes. Il est attendu que la mortalité adulte ait l'impact le plus négatif sur la viabilité de la population considérée d'une telle espèce longévive (Lebreton and Clobert 1991, Ferriere et al. 1996). Nous avons donc également évalué la viabilité des populations selon une perte annuelle de deux, quatre, six, huit ou 10 mâles ou femelles adultes.

La conception de notre étude nous a permis de prendre en compte l'émigration, puisque nous avons considéré les survies locales estimées pour chaque population (Causses, Préalpes et (méta)population française). En revanche, comme nous ne disposions pas d'informations adéquates pour y faire face, nous n'avons pas inclus d'immigrations dans nos modèles et avons considéré chaque niveau de population (locale, régionale et nationale) sans structuration spatiale dans cette approche préliminaire.

Les modèles déterministes et stochastiques ont été réalisés à l'aide du logiciel ULM v6.0 (Legendre and Clobert 1995, Ferriere et al. 1996). Chaque simulation a consisté à 5000 trajectoires de Monte Carlo pour les modèles avec de la stochasticité démographique. Les valeurs moyennes des paramètres démographiques utilisés ont été synthétisées dans le Tableau 11.

Tableau 11 : Valeurs des paramètres démographiques pour chaque population considérée.

	Causses	Baronnies	Verdon	Préalpes	France
Survie					
survie post-lâcher Préalpes (spl)	-	0,57	0,57	0,57	0,56
survie juvénile (sj)	0,80	0,95	0,95	0,95	0,83
survie immature (si)	0,88	0,84	0,84	0,84	0,88
survie adulte (sa)	0,95	0,88	0,88	0,88	0,92
Proportion de reproducteurs					
P3	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05
P4	0,95	0,95	0,50	0,95	0,95
P5	0,95	0,95	0,80	0,95	0,95
Sex-ratio					
sr	0,50	0,50	0,50	0,50	0,50
Succès de reproduction moyen					
f	1996-2019	2009-2019	2013-2019	2009-2019	1996-2019
f	0,58	0,39	0,71	0,41	0,55
Capacité d'accueil du milieu (K)					
GF	31	67	259	301	734
EF	367	121	753	782	2674

V.2.4. Classification selon les catégories de menaces de l’UICN

Les taux moyens d’extinction obtenus sur les différents horizons temporels, nous ont permis de classer les différentes populations considérées selon les catégories de menaces de l’UICN (IUCN Standards and Petitions Subcommittee 2017) via le critère E de quantification des risques d’extinction. Celui-ci étant censé être la résultante des états et processus dont les autres critères (A à D) sont des proxys, nous n’avons ici considéré que ce critère E pour juger de l’état de conservation de ces populations. Ainsi, si la probabilité d’extinction est :

- $\geq 50\%$ sur 10 ans ou trois générations (la plus longue des durées dans un maximum de 100 ans), l’espèce est considérée « en danger critique d’extinction » ;
- $\geq 20\%$ sur 20 ans ou cinq générations (la plus longue des durées dans un maximum de 100 ans), l’espèce est considérée « en danger » ;
- $\geq 10\%$ sur 100 ans, l’espèce est considérée « vulnérable ».

V.3. Résultats

V.3.1. Modèles déterministes

Nos modèles démographiques ont révélé des dynamiques de population contrastées entre les deux régions (Causses et Préalpes), où λ dans les Causses indiquait une population stable, voire en légère croissance ($\lambda = 1,06$, Tab. 12b). Alternativement, λ dans les Préalpes suggérait une population en léger déclin ($\lambda = 0,99$, Tab. 12b), en particulier lié à la dynamique dans les Baronnies ($\lambda = 0,99$, Tab. 12b). À l’échelle nationale, λ indiquait une population stable, légèrement croissante ($\lambda = 1,04$, Tab. 12b). Comme attendu, le temps de génération était similaire quelles que soient la population et l’échelle (~ 12 ans, Tab. 12b) considérées. De même, l’élasticité de λ aux paramètres démographiques indiquait que les changements dans la survie des adultes auraient le plus d’impact sur des changements de λ (Tab. 12b).

Tableau 12 : Taux de croissance asymptotique, temps moyen de génération et analyse de sensibilité (Sens.) et d'élasticité (Élas.) des paramètres démographiques avant (a) et après la phase de calibration (b) des analyses de dynamique de population. Les résultats en gras indiquent les paramètres avec la plus forte valeur d'élasticité, donc gouvernant prioritairement la dynamique de la population.

a) Avant calibration	Causses		Baronnies		Verdon		Préalpes		Métapopulation	
Taux de croissance λ	1,04		0,97		1,02		0,97		1,02	
Temps de génération moyen (année)	13,70		14,17		10,57		13,77		12,88	
Paramètres démographiques	Sens.	Élas.	Sens.	Élas.	Sens.	Élas.	Sens.	Élas.	Sens.	Élas.
sj	0,09	0,07	0,07	0,07	0,10	0,09	0,07	0,07	0,10	0,08
si	0,34	0,29	0,32	0,28	0,45	0,37	0,33	0,28	0,35	0,30
sa	0,71	0,64	0,72	0,65	0,62	0,54	0,71	0,64	0,69	0,69
F3	0,05	0,00	0,05	0,00	0,06	0,00	0,05	0,00	0,06	0,00
F4	0,04	0,00	0,05	0,00	0,05	0,01	0,05	0,00	0,05	0,01
F5	0,38	0,07	0,43	0,07	0,32	0,08	0,42	0,07	0,40	0,07

b) Après calibration	Causses		Baronnies		Verdon		Préalpes		Métapopulation	
Taux de croissance λ	1,06		0,99		1,02		0,99		1,04	
Temps de génération moyen (année)	11,93		12,34		10,57		12,01		11,26	
Paramètres démographiques	Sens.	Élas.	Sens.	Élas.	Sens.	Élas.	Sens.	Élas.	Sens.	Élas.
sj	0,11	0,08	0,08	0,08	0,10	0,09	0,09	0,08	0,11	0,09
si	0,39	0,32	0,37	0,31	0,45	0,37	0,38	0,32	0,41	0,34
sa	0,67	0,59	0,68	0,60	0,62	0,54	0,67	0,59	0,65	0,57
F3	0,06	0,00	0,06	0,00	0,06	0,00	0,06	0,00	0,06	0,00
F4	0,05	0,01	0,05	0,01	0,05	0,01	0,05	0,01	0,05	0,01
F5	0,35	0,07	0,40	0,07	0,32	0,08	0,39	0,07	0,37	0,08

V.3.2. Calibration des paramètres manquants via des modèles stochastiques

Les nombres de couples et de jeunes simulés sont comparables à ceux observés de la population des Causses et de la population française lorsque l'on considère une proportion de reproducteurs de 0,95 pour les classes d'âges à partir de 4 ans (N4 et N5, Fig. 42). En revanche, dans les Baronnies et dans une moindre mesure dans les Préalpes, la dynamique simulée est inférieure à celle observée, même avec les plus fortes valeurs de proportion de reproducteurs, suggérant que la croissance de ces populations est dépendante de l'arrivée d'oiseaux immigrants. À l'inverse, dans le Verdon, on retrouve les nombres de couples et de jeunes observés en appliquant les plus faibles valeurs de proportions de reproducteurs (N4 = 0,50 et N5 = 0,80).

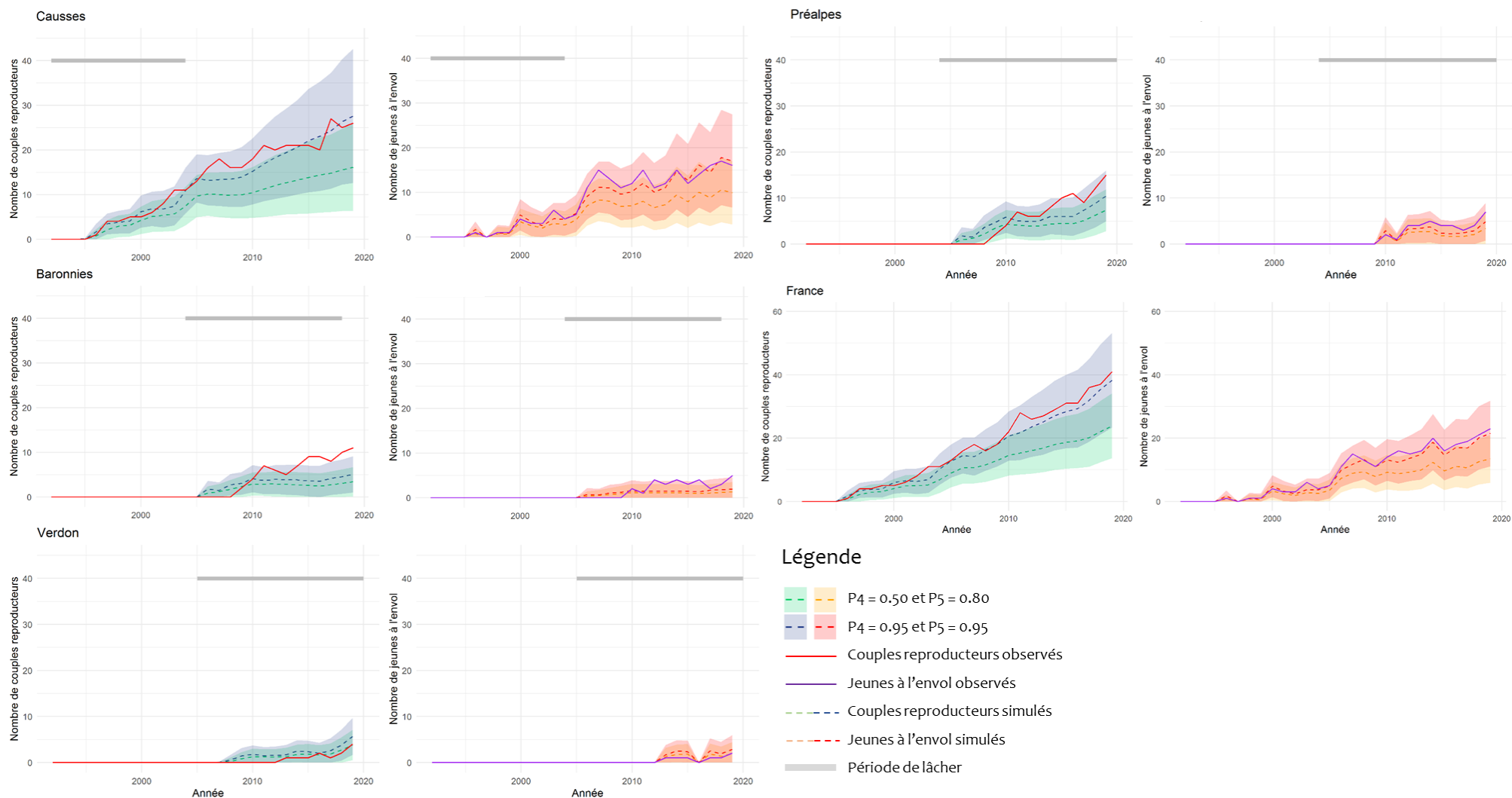


Figure 42 : Comparaison des effectifs observés et simulés de couples reproducteurs (graphiques de gauche) et de jeunes à l'envol (graphiques de droite) selon deux scénarios de proportions de reproducteurs (P_4 et P_5) pour les classes d'âge N_4 et N_5 .

V.3.3. Viabilité des populations réintroduites après la fin des opérations de réintroduction

À partir des valeurs identifiées pendant l'étape de calibration et quel que soit le proxy de la capacité de limite du milieu considéré, la simulation de la viabilité de la population des Causses révèle, en l'absence de stochasticité environnementale, une grande stabilité au cours des 100 prochaines années même avec un maximum de 31 couples reproducteurs (Fig. 43). En revanche, on constate que la population des Préalpes après l'arrêt des opérations de réintroduction est encline à l'extinction (probabilité d'extinction de 13% dans 60 ans et 68% dans 100 ans, Fig. 43 et V.5. Annexe A) au regard d'un scénario n'intégrant pas les flux d'immigrations possibles. Concernant la population française, dans le cas où la capacité limite du milieu a été estimée à 734 couples reproducteurs, la population devrait atteindre une phase de stabilisation vers 2090. En revanche, dans le scénario plus optimiste (K_{EF} : 2674 couples), la population devrait poursuivre une croissance exponentielle sur la période considérée (Fig. 43). La population des Causses et la population française ne seraient donc pas classées dans les catégories de menace de l'UICN, en revanche la population préalpine dans ce contexte (sans immigration) serait classée « vulnérable » (voir Tab. 13 et voir V.5. Annexe A pour le détail des probabilités d'extinction qui ont permis ce classement).

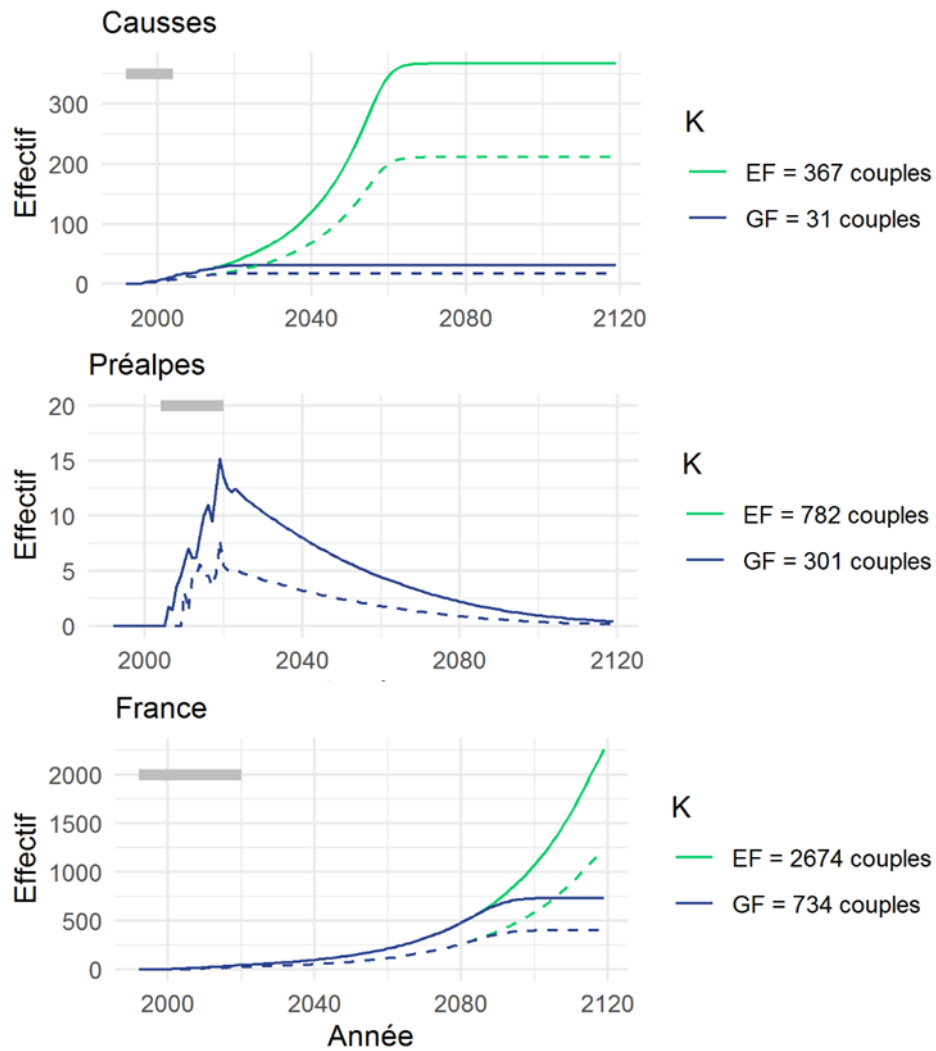


Figure 43 : Simulations des dynamiques moyennes de 5000 trajectoires des populations des Causses, des Préalpes et de la France sur les 100 prochaines années sans mortalité additionnelle. Les traits pleins correspondent au nombre de couples reproducteurs et les pointillés au nombre de jeunes à l'envol. Dans le cas des Préalpes, les scénarios GF et EF sont superposés. K= Proxy de la capacité limite du milieu, EF= Filtration environnementale et GF= Filtration géographique. La barre grisée représente la période des lâchers d'individus.

Tableau 12 : Classification des populations des Causses, Préalpes et de France selon les catégories d'espèces menacées de la liste rouge de l'UICN. K= Capacité d'accueil maximale du milieu. GF= filtration géographique et EF= filtration environnementale. Voir Annexes A, B et C pour les probabilités d'extinction ayant servi au classement UICN (catégories VU : Vulnérable, EN : En danger, CR : En danger critique d'extinction).

K	Mortalité additionnelle	Classe d'âge	Catégorie UICN Causses	Catégorie UICN Préalpes	Catégorie UICN France
GF ou EF	0	-	non-menacée	VU	non-menacée
GF ou EF	1 ♂ + 1 ♀	adulte	non-menacée	-	non-menacée
GF ou EF	2 ♂ + 2 ♀	adulte	non-menacée	-	non-menacée
GF ou EF	3 ♂ + 3 ♀	adulte	EN	-	EN
GF ou EF	4 ♂ + 4 ♀	adulte	CR	-	CR
GF ou EF	5 ♂ + 5 ♀	adulte	CR	-	CR
GF ou EF	1 ♂ + 1 ♀	juvénile	non-menacée	-	non-menacée
GF ou EF	2 ♂ + 2 ♀	juvénile	non-menacée	-	non-menacée
GF ou EF	3 ♂ + 3 ♀	juvénile	non-menacée	-	non-menacée
GF ou EF	4 ♂ + 4 ♀	juvénile	non-menacée	-	non-menacée
GF ou EF	5 ♂ + 5 ♀	juvénile	non-menacée	-	VU
GF	2 ♀	adulte	non-menacée	-	non-menacée
GF	3 ♀	adulte	non-menacée	-	VU
GF	4 ♀	adulte	VU	-	VU
GF	6 ♀	adulte	VU	-	VU
GF	8 ♀	adulte	VU	-	EN
GF	10 ♀	adulte	VU	-	EN
GF	2 ♂	adulte	non-menacée	-	non-menacée
GF	3 ♂	adulte	non-menacée	-	VU
GF	4 ♂	adulte	VU	-	VU
GF	6 ♂	adulte	VU	-	VU
GF	8 ♂	adulte	VU	-	EN
GF	10 ♂	adulte	VU	-	EN

V.3.4. Viabilité des populations réintroduites en cas de mortalités additionnelles

Les cas de mortalité additionnelle ont été testés sur les populations des Causses et de France uniquement. D'après nos scénarios, la mortalité additionnelle d'individus adultes affecterait plus lourdement/négativement la viabilité des populations des Causses et de France que la mortalité de juvéniles (Tab. 12). On constate que pour ces deux populations, les probabilités d'extinction augmenteraient fortement à partir de la perte de trois mâles et trois femelles adultes chaque année (Fig. 44), classant ainsi ces populations dans les catégories « en danger » et « en danger critique d'extinction » au-delà de la perte annuelle de quatre mâles et quatre femelles adultes et cela quelle que soit la capacité d'accueil maximale considérée (Tab. 12, V.5. Annexe B et V.5. Annexe C).

Nous avons également exploré les différences d'impact de la mortalité additionnelle d'individus adultes en fonction du sexe. On constate qu'il n'y aurait pas de différences de l'effet de la mortalité des femelles adultes ou la mortalité des mâles adultes sur les probabilités d'extinction des populations. Les probabilités d'extinction seraient équivalentes (Fig. 44, Tab. 12). En revanche, la

perte d'individus adultes des deux sexes comparée à la perte d'individus adultes du même sexe amènerait un déclin plus rapide de la population (Fig. 44, Tab. 12).

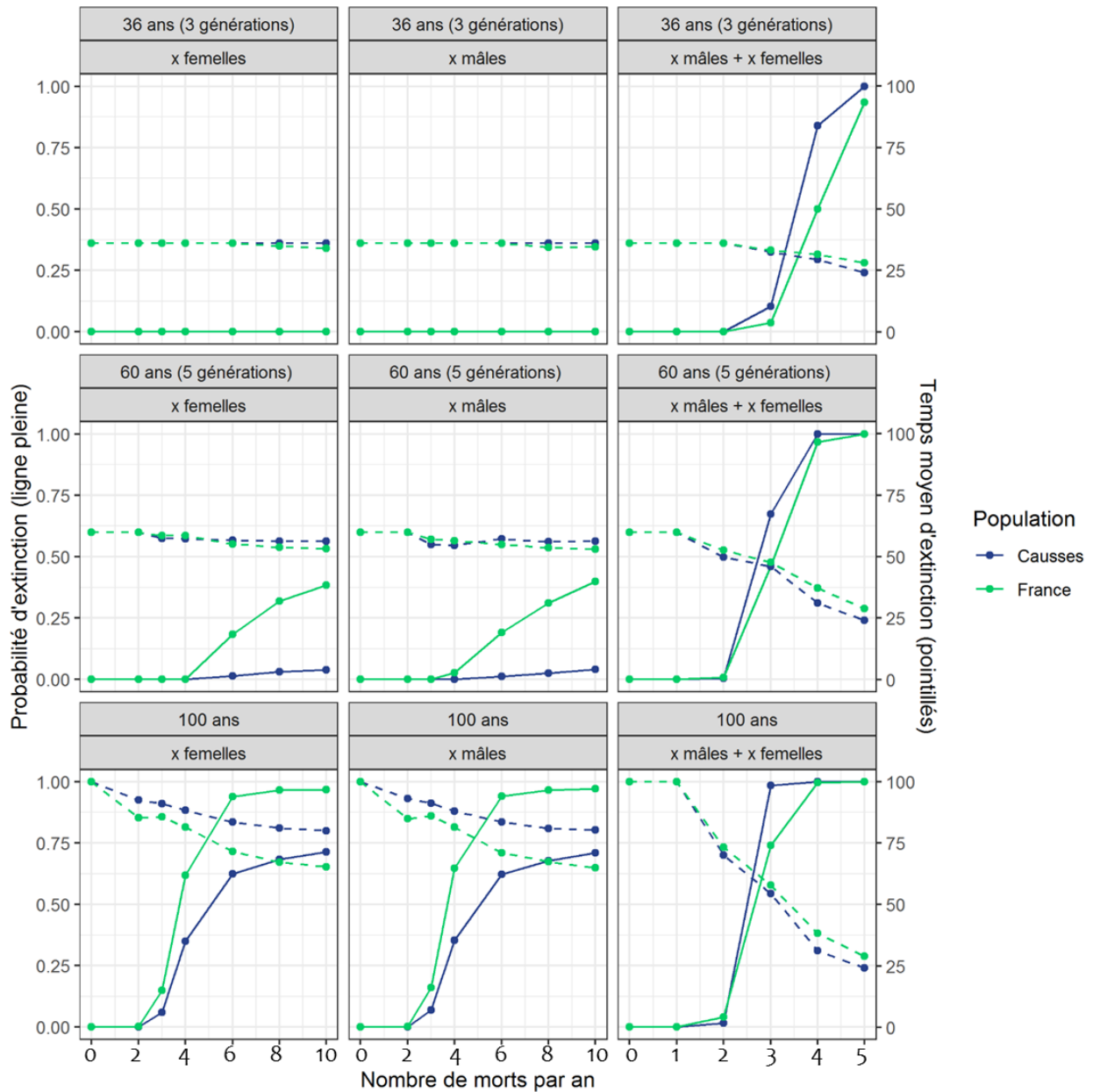


Figure 44 : Probabilités d'extinctions (traits pleins) et temps moyens d'extinction en nombre d'années (pointillés) en fonction du nombre de morts d'individus adultes par an pour la population des Causses (bleu) et de la France (vert) selon le scénario K GF.

V.4. Discussion

Les taux de croissance des populations et les tendances démographiques projetées, basés sur des paramètres démographiques estimés localement (cf. III), suggèrent que la population des Causses

montre une croissance intrinsèque ($\lambda = 1,06$) et qu'elle pourrait persister même si la population pourrait rester de petite taille (~30 couples reproducteurs), tandis que la population des Préalpes serait en déclin alors que le nombre de couples reproducteurs observés sur le terrain suggère une population croissante. Ces résultats sont le reflet des valeurs de survie adulte utilisées pour modéliser la dynamique des populations en considérant les populations de manière isolée. Nous avons estimé une survie adulte inférieure à 0,90 dans les Préalpes, tandis que dans les Causses la survie adulte était élevée (~0,94, cf. III et Annexe 1). À l'échelle nationale, nous n'avons pas trouvé de différence significative sur les valeurs de survie adulte entre Causses et Préalpes (~0,92) et nous avons mis en évidence des déplacements asymétriques avec le départ d'individus des Causses vers les Préalpes. Ces analyses de dynamique de population corroborent donc notre hypothèse que des oiseaux immigrants dans les Préalpes originaires des Causses viendraient renforcer la population des Baronnies, en particulier. Les identifications de nicheurs, bien qu'incomplètes, ainsi que des analyses génétiques (Helsen, non publié) soutiennent également l'hypothèse de la dynamique source-puits entre Causses et Préalpes. Des études antérieures sur le vautour percnoptère ont montré l'importance du recrutement externe sur la persistance de petites populations dans le sud de la France (Lieury et al. 2016). De futurs scénarios intégrant l'immigration pour modéliser la viabilité des populations préalpines seraient donc plus réalistes pour étudier la viabilité dans les Préalpes, même si ces scénarios seraient plutôt optimistes.

A l'échelle nationale, nos modèles de dynamique de population suggèrent que dans les conditions actuelles, la (méta)population de Vautour moine en France augmenterait et se stabiliserait sur le long terme sous l'hypothèse des scénarios de capacités limites du milieu que nous avons considérés. Ceci justifie le fonctionnement autosuffisant des populations entre Causses et Préalpes permettant une croissance positive de la population à l'échelle de la France. D'un point de vue démographique, il ne serait donc pas nécessaire de poursuivre les réintroductions en France. En revanche, il est important de continuer le suivi individuel des oiseaux réintroduits et nés libres pour réaliser de manière régulière des diagnostics sur la viabilité de ces populations, de manière similaire aux recommandations de Schaub et al. (2009) sur les réintroductions de Gypaètes barbus dans les Alpes. Nous avons montré qu'en cas de mortalité additionnelle d'individus adultes, la (méta)population française, ainsi que la population des Causses pourraient être menacées d'extinction au-delà de la perte annuelle de trois individus adultes du même sexe (Tab. 12). La croissance de la population est généralement très sensible aux changements dans la survie des adultes pour les espèces longévives (Lebreton and Clobert 1991), ce que nous avons confirmé ici chez le Vautour moine.

L'empoisonnement est un facteur de mortalité largement reconnu qui menace les populations de charognards et est responsable du déclin rapide et prononcé des vautours en Asie et en Afrique (Ogada et al. 2016). Cette menace affecte les populations de Vautours moines en Espagne (Hernández and Margalida 2008) et dans les Balkans (Parvanov et al. 2018), et affecterait principalement les adultes (Hernández and Margalida 2008). En revanche, le risque de collision avec les lignes électriques et les éoliennes est un problème émergent sur les rapaces (Thaxter et al. 2017) et reste relativement peu connu. Notamment, nous n'avons aucun a priori sur la classe d'âge qui serait la plus touchée par les risques de collision avec les éoliennes. Nous avons donc testé arbitrairement la classe d'âge supposée avoir le plus d'effet sur la dynamique de cette espèce longévive (adulte) et son extrême opposé (juvénile). Carrete et al. (2009) ont montré que chez le vautour percnoptère, les adultes territoriaux situés à moins de 15 km d'un parc éolien ont un taux de survie plus faible que les individus non-territoriaux. Nous ne nous attendions pas à de différences notables selon le sexe de l'individu. En revanche, nous avons constaté que si les deux sexes sont touchés de manière équivalente, le déclin de la population est plus rapide (Fig. 44). Nos scénarios montrent que les taux de mortalité actuels associés à des mortalités additionnelles de quatre mâles et quatre femelles adultes par an pourraient conduire la population française à l'extinction en 30 ans (V.5. Annexe C, scénario K GF). Le parc éolien situé au sein de la colonie de Vautours moines dans les Causses pourrait donc mettre en péril la viabilité de la population des Causses et à plus large échelle de la (méta)population française étant donné son rôle source pour les Préalpes. De même les lignes électriques qui traversent beaucoup de vallées alpines, et en particulier celle surplombant le site de réintroduction de Rougon, dans le Verdon, pourraient aussi jouer un rôle particulièrement néfaste pour la viabilité de la population alpine de Vautours moines. Il serait urgent de trouver des solutions pour réduire drastiquement la mortalité par collision ou électrocution dans les domaines vitaux de chaque population.

Cette étude exploratoire de la viabilité des populations réintroduites en France nous montre que les populations françaises pourraient croître et/ou persister sur le long terme même si les lâchers d'individus s'arrêtent en 2020, sous réserve de ressources alimentaires suffisantes et en l'absence de mortalité additionnelle. Assurer le maintien de la population des Causses semble être prioritaire pour assurer la viabilité de la (méta)population à l'échelle française étant donné que la dynamique dans les Préalpes semble être dépendante d'individus immigrants. Nous préconisons de maintenir les efforts de suivi démographique de ces populations afin de : (1) identifier d'éventuels changements des paramètres démographiques qui pourraient affecter la dynamique de ces populations ; et (2) permettre l'estimation des paramètres manquants (ex. proportions de reproducteurs, âge de recrutement, dispersion). Nous recommandons d'agir sur les sources de

menaces potentielles et développer les actions de sensibilisation auprès des acteurs locaux afin de prévenir les risques de mortalité dûs aux activités anthropiques. Enfin, l'immigration peut sauver les populations locales de l'extinction, en aidant à stabiliser une métapopulation (Hanski 1999). Ainsi, favoriser la connectivité entre les différentes populations européennes permettrait notamment de soutenir la viabilité de cette espèce en France mais également à une échelle plus large.

V.5. Annexes

V.5. Annexe A – Probabilités d'extinction et temps moyens d'extinction pour chaque scénario de projection de viabilité des populations de Vautours moines réintroduites en France sans mortalité additionnelle.

Population	K	Mortalité additionnelle	Classe d'âge	Probabilité d'extinction	Temps moyen d'extinction	SE Tm ext	Horizon temporel	Catégorie UICN
Causses	GF = 31	0	-	0,00	0,00	0,00	100 ans	
Causses	GF = 31	0	-	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	GF = 31	0	-	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	EF = 367	0	-	0,00	0,00	0,00	100 ans	
Causses	EF = 367	0	-	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	EF = 367	0	-	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Préalpes	GF = 301	0	-	0,68	74,73	0,22	100 ans	
Préalpes	GF = 301	0	-	0,13	51,26	0,10	5 générations (60 ans)	VU
Préalpes	GF = 301	0	-	0,01	33,11	0,04	3 générations (36 ans)	
Préalpes	EF = 782	0	-	0,68	74,73	0,22	100 ans	
Préalpes	EF = 782	0	-	0,13	51,26	0,10	5 générations (60 ans)	VU
Préalpes	EF = 782	0	-	0,01	33,11	0,04	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	0	-	0,00	0,00	0,00	100 ans	
France	GF = 734	0	-	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	GF = 734	0	-	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	EF = 2674	0	-	0,00	0,00	0,00	100 ans	
France	EF = 2674	0	-	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	EF = 2674	0	-	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	

V.5. Annexe B – Probabilités d’extinction et temps moyens d’extinction pour chaque scénario de projection de viabilité de la population de Vautours moines réintroduites dans les Causses avec de la mortalité additionnelle.

Population	K	Mortalité additionnelle	Classe d'âge	Probabilité d'extinction	Temps moyen d'extinction	SE Tm ext	Horizon temporel	Catégorie UICN
Causses	GF = 31	1 ♂ + 1 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	100 ans	
Causses	GF = 31	1 ♂ + 1 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	GF = 31	1 ♂ + 1 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	2 ♂ + 2 ♀	ad	0,02	70,11	0,24	100 ans	
Causses	GF = 31	2 ♂ + 2 ♀	ad	0,01	49,73	0,11	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	GF = 31	2 ♂ + 2 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	3 ♂ + 3 ♀	ad	0,99	54,47	0,22	100 ans	
Causses	GF = 31	3 ♂ + 3 ♀	ad	0,67	46,05	0,12	5 générations (60 ans)	EN
Causses	GF = 31	3 ♂ + 3 ♀	ad	0,10	32,51	0,04	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	4 ♂ + 4 ♀	ad	1,00	31,16	0,08	100 ans	
Causses	GF = 31	4 ♂ + 4 ♀	ad	1,00	31,16	0,08	5 générations (60 ans)	CR
Causses	GF = 31	4 ♂ + 4 ♀	ad	0,84	29,48	0,06	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	5 ♂ + 5 ♀	ad	1,00	24,12	0,05	100 ans	
Causses	GF = 31	5 ♂ + 5 ♀	ad	1,00	24,12	0,05	5 générations (60 ans)	CR
Causses	GF = 31	5 ♂ + 5 ♀	ad	1,00	24,10	0,05	3 générations (36 ans)	
Causses	EF = 367	1 ♂ + 1 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	100 ans	
Causses	EF = 367	1 ♂ + 1 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	EF = 367	1 ♂ + 1 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	EF = 367	2 ♂ + 2 ♀	ad	0,01	61,83	0,23	100 ans	
Causses	EF = 367	2 ♂ + 2 ♀	ad	0,00	49,32	0,10	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	EF = 367	2 ♂ + 2 ♀	ad	0,00	35,00	0,02	3 générations (36 ans)	
Causses	EF = 367	3 ♂ + 3 ♀	ad	0,44	50,86	0,22	100 ans	
Causses	EF = 367	3 ♂ + 3 ♀	ad	0,33	43,63	0,12	5 générations (60 ans)	EN
Causses	EF = 367	3 ♂ + 3 ♀	ad	0,08	32,19	0,05	3 générations (36 ans)	
Causses	EF = 367	4 ♂ + 4 ♀	ad	0,96	35,18	0,16	100 ans	
Causses	EF = 367	4 ♂ + 4 ♀	ad	0,92	33,70	0,12	5 générations (60 ans)	CR
Causses	EF = 367	4 ♂ + 4 ♀	ad	0,65	29,34	0,06	3 générations (36 ans)	
Causses	EF = 367	5 ♂ + 5 ♀	ad	1,00	25,56	0,08	100 ans	
Causses	EF = 367	5 ♂ + 5 ♀	ad	1,00	25,51	0,07	5 générations (60 ans)	CR
Causses	EF = 367	5 ♂ + 5 ♀	ad	0,96	24,94	0,06	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	1 ♂ + 1 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	100 ans	
Causses	GF = 31	1 ♂ + 1 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	GF = 31	1 ♂ + 1 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	2 ♂ + 2 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	100 ans	
Causses	GF = 31	2 ♂ + 2 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	GF = 31	2 ♂ + 2 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	3 ♂ + 3 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	100 ans	
Causses	GF = 31	3 ♂ + 3 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	GF = 31	3 ♂ + 3 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	4 ♂ + 4 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	100 ans	
Causses	GF = 31	4 ♂ + 4 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	GF = 31	4 ♂ + 4 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	5 ♂ + 5 ♀	juv	0,03	92,57	0,10	100 ans	
Causses	GF = 31	5 ♂ + 5 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	GF = 31	5 ♂ + 5 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	EF = 367	1 ♂ + 1 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	100 ans	
Causses	EF = 367	1 ♂ + 1 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	EF = 367	1 ♂ + 1 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	EF = 367	2 ♂ + 2 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	100 ans	
Causses	EF = 367	2 ♂ + 2 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	EF = 367	2 ♂ + 2 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	EF = 367	3 ♂ + 3 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	100 ans	
Causses	EF = 367	3 ♂ + 3 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	EF = 367	3 ♂ + 3 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	EF = 367	4 ♂ + 4 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	100 ans	
Causses	EF = 367	4 ♂ + 4 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	EF = 367	4 ♂ + 4 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	EF = 367	5 ♂ + 5 ♀	juv	0,00	91,35	0,12	100 ans	
Causses	EF = 367	5 ♂ + 5 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	EF = 367	5 ♂ + 5 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	

Population	K	Mortalité additionnelle	Classe d'âge	Probabilité d'extinction	Temps moyen d'extinction	SE Tm ext	Horizon temporel	Catégorie UICN
Causses	GF = 31	2 ♀	ad	0,00	92,50	0,01	100 ans	
Causses	GF = 31	2 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	GF = 31	2 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	3 ♀	ad	0,06	91,06	0,11	100 ans	
Causses	GF = 31	3 ♀	ad	0,00	57,50	0,02	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	GF = 31	3 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	4 ♀	ad	0,35	88,34	0,12	100 ans	
Causses	GF = 31	4 ♀	ad	0,00	57,25	0,03	5 générations (60 ans)	VU
Causses	GF = 31	4 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	6 ♀	ad	0,62	83,53	0,15	100 ans	
Causses	GF = 31	6 ♀	ad	0,01	56,74	0,04	5 générations (60 ans)	VU
Causses	GF = 31	6 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	8 ♀	ad	0,68	81,00	0,16	100 ans	
Causses	GF = 31	8 ♀	ad	0,03	56,24	0,05	5 générations (60 ans)	VU
Causses	GF = 31	8 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	10 ♀	ad	0,71	80,02	0,16	100 ans	
Causses	GF = 31	10 ♀	ad	0,04	56,26	0,05	5 générations (60 ans)	VU
Causses	GF = 31	10 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	2 ♂	ad	0,00	93,00	0,00	100 ans	
Causses	GF = 31	2 ♂	ad	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	GF = 31	2 ♂	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	3 ♂	ad	0,07	91,17	0,11	100 ans	
Causses	GF = 31	3 ♂	ad	0,00	55,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
Causses	GF = 31	3 ♂	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	4 ♂	ad	0,35	88,00	0,13	100 ans	
Causses	GF = 31	4 ♂	ad	0,00	54,60	0,09	5 générations (60 ans)	VU
Causses	GF = 31	4 ♂	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	6 ♂	ad	0,62	83,63	0,15	100 ans	
Causses	GF = 31	6 ♂	ad	0,01	57,34	0,04	5 générations (60 ans)	VU
Causses	GF = 31	6 ♂	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	8 ♂	ad	0,68	80,99	0,16	100 ans	
Causses	GF = 31	8 ♂	ad	0,03	56,17	0,04	5 générations (60 ans)	VU
Causses	GF = 31	8 ♂	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
Causses	GF = 31	10 ♂	ad	0,71	80,31	0,17	100 ans	
Causses	GF = 31	10 ♂	ad	0,04	56,38	0,05	5 générations (60 ans)	VU
Causses	GF = 31	10 ♂	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	

V.5. Annexe C – Probabilités d’extinction et temps moyens d’extinction pour chaque scénario de projection de viabilité de la population de Vautours moines réintroduites en France avec de la mortalité additionnelle.

Population	K	Mortalité additionnelle	Classe d'âge	Probabilité d'extinction	Temps moyen d'extinction	SE Tm ext	Horizon temporel	Catégorie UICN
France	GF = 734	1 ♂ + 1 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	100 ans	
France	GF = 734	1 ♂ + 1 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	GF = 734	1 ♂ + 1 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	2 ♂ + 2 ♀	ad	0,04	73,21	0,21	100 ans	
France	GF = 734	2 ♂ + 2 ♀	ad	0,01	52,60	0,09	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	GF = 734	2 ♂ + 2 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	3 ♂ + 3 ♀	ad	0,74	57,79	0,22	100 ans	
France	GF = 734	3 ♂ + 3 ♀	ad	0,46	47,76	0,11	5 générations (60 ans)	EN
France	GF = 734	3 ♂ + 3 ♀	ad	0,04	33,23	0,04	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	4 ♂ + 4 ♀	ad	1,00	38,15	0,13	100 ans	
France	GF = 734	4 ♂ + 4 ♀	ad	0,97	37,23	0,11	5 générations (60 ans)	CR
France	GF = 734	4 ♂ + 4 ♀	ad	0,50	31,56	0,05	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	5 ♂ + 5 ♀	ad	1,00	28,78	0,07	100 ans	
France	GF = 734	5 ♂ + 5 ♀	ad	1,00	28,77	0,07	5 générations (60 ans)	CR
France	GF = 734	5 ♂ + 5 ♀	ad	0,93	27,99	0,05	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	1 ♂ + 1 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	100 ans	
France	GF = 734	1 ♂ + 1 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	GF = 734	1 ♂ + 1 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	2 ♂ + 2 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	100 ans	
France	GF = 734	2 ♂ + 2 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	GF = 734	2 ♂ + 2 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	3 ♂ + 3 ♀	juv	0,00	92,50	0,06	100 ans	
France	GF = 734	3 ♂ + 3 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	GF = 734	3 ♂ + 3 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	4 ♂ + 4 ♀	juv	0,02	87,30	0,13	100 ans	
France	GF = 734	4 ♂ + 4 ♀	juv	0,00	56,50	0,05	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	GF = 734	4 ♂ + 4 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	5 ♂ + 5 ♀	juv	0,17	86,34	0,14	100 ans	
France	GF = 734	5 ♂ + 5 ♀	juv	0,00	58,00	0,03	5 générations (60 ans)	VU
France	GF = 734	5 ♂ + 5 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	EF = 2674	1 ♂ + 1 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	100 ans	
France	EF = 2674	1 ♂ + 1 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	EF = 2674	1 ♂ + 1 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	EF = 2674	2 ♂ + 2 ♀	ad	0,04	73,21	0,21	100 ans	
France	EF = 2674	2 ♂ + 2 ♀	ad	0,01	52,60	0,09	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	EF = 2674	2 ♂ + 2 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	EF = 2674	3 ♂ + 3 ♀	ad	0,74	57,79	0,22	100 ans	
France	EF = 2674	3 ♂ + 3 ♀	ad	0,46	47,76	0,11	5 générations (60 ans)	EN
France	EF = 2674	3 ♂ + 3 ♀	ad	0,04	33,23	0,04	3 générations (36 ans)	
France	EF = 2674	4 ♂ + 4 ♀	ad	1,00	38,15	0,13	100 ans	
France	EF = 2674	4 ♂ + 4 ♀	ad	0,97	37,23	0,11	5 générations (60 ans)	CR
France	EF = 2674	4 ♂ + 4 ♀	ad	0,50	31,56	0,05	3 générations (36 ans)	
France	EF = 2674	5 ♂ + 5 ♀	ad	1,00	28,78	0,07	100 ans	
France	EF = 2674	5 ♂ + 5 ♀	ad	1,00	28,77	0,07	5 générations (60 ans)	CR
France	EF = 2674	5 ♂ + 5 ♀	ad	0,93	27,99	0,05	3 générations (36 ans)	
France	EF = 2674	1 ♂ + 1 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	100 ans	
France	EF = 2674	1 ♂ + 1 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	EF = 2674	1 ♂ + 1 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	EF = 2674	2 ♂ + 2 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	100 ans	
France	EF = 2674	2 ♂ + 2 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	EF = 2674	2 ♂ + 2 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	EF = 2674	3 ♂ + 3 ♀	juv	0,00	92,50	0,06	100 ans	
France	EF = 2674	3 ♂ + 3 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	EF = 2674	3 ♂ + 3 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	EF = 2674	4 ♂ + 4 ♀	juv	0,02	87,30	0,13	100 ans	
France	EF = 2674	4 ♂ + 4 ♀	juv	0,00	56,50	0,05	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	EF = 2674	4 ♂ + 4 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	EF = 2674	5 ♂ + 5 ♀	juv	0,17	86,34	0,14	100 ans	
France	EF = 2674	5 ♂ + 5 ♀	juv	0,00	58,00	0,03	5 générations (60 ans)	VU
France	EF = 2674	5 ♂ + 5 ♀	juv	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	

Population	K	Mortalité additionnelle	Classe d'âge	Probabilité d'extinction	Temps moyen d'extinction	SE Tm ext	Horizon temporel	Catégorie UICN
France	GF = 734	2 ♀	ad	0,00	85,25	0,13	100 ans	
France	GF = 734	2 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	GF = 734	2 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	3 ♀	ad	0,15	85,73	0,14	100 ans	
France	GF = 734	3 ♀	ad	0,00	58,57	0,02	5 générations (60 ans)	VU
France	GF = 734	3 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	4 ♀	ad	0,62	81,42	0,16	100 ans	
France	GF = 734	4 ♀	ad	0,00	58,57	0,02	5 générations (60 ans)	VU
France	GF = 734	4 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	6 ♀	ad	0,94	71,51	0,17	100 ans	
France	GF = 734	6 ♀	ad	0,18	55,24	0,06	5 générations (60 ans)	VU
France	GF = 734	6 ♀	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	8 ♀	ad	0,97	67,19	0,18	100 ans	
France	GF = 734	8 ♀	ad	0,32	53,83	0,07	5 générations (60 ans)	EN
France	GF = 734	8 ♀	ad	0,00	35,00	0,01	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	10 ♀	ad	0,97	65,23	0,18	100 ans	
France	GF = 734	10 ♀	ad	0,38	53,22	0,07	5 générations (60 ans)	EN
France	GF = 734	10 ♀	ad	0,00	34,00	0,02	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	2 ♂	ad	0,00	84,93	0,13	100 ans	
France	GF = 734	2 ♂	ad	0,00	0,00	0,00	5 générations (60 ans)	non-menacée
France	GF = 734	2 ♂	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	3 ♂	ad	0,16	86,08	0,14	100 ans	
France	GF = 734	3 ♂	ad	0,00	57,00	0,04	5 générations (60 ans)	VU
France	GF = 734	3 ♂	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	4 ♂	ad	0,65	81,47	0,16	100 ans	
France	GF = 734	4 ♂	ad	0,03	56,41	0,05	5 générations (60 ans)	VU
France	GF = 734	4 ♂	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	6 ♂	ad	0,94	71,05	0,17	100 ans	
France	GF = 734	6 ♂	ad	0,19	54,93	0,06	5 générations (60 ans)	VU
France	GF = 734	6 ♂	ad	0,00	0,00	0,00	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	8 ♂	ad	0,96	67,33	0,18	100 ans	
France	GF = 734	8 ♂	ad	0,31	53,71	0,07	5 générations (60 ans)	EN
France	GF = 734	8 ♂	ad	0,00	34,33	0,02	3 générations (36 ans)	
France	GF = 734	10 ♂	ad	0,97	64,79	0,18	100 ans	
France	GF = 734	10 ♂	ad	0,40	53,13	0,07	5 générations (60 ans)	EN
France	GF = 734	10 ♂	ad	0,00	34,57	0,02	3 générations (36 ans)	

VI. Connectivité entre les populations à l'échelle de l'Europe (Annexe 3)

Nous résumons ici les objectifs et principaux résultats du manuscrit, « *Modeling habitat connectivity to planning reintroductions : a case study with the cinereous vulture in Europe* » par Victor Chauveau, Typhaine Rousteau, Aurélie Coulon, Olivier Duriez, François Sarrazin, Louis Phipps, & Jean-Baptiste Mihoub. Ce manuscrit est en cours de préparation (Annexe 3).

VI.1. Introduction

Reconnecter les noyaux de reproduction isolés des Vautours moines est un objectif clé pour la conservation de l'espèce en Europe. En effet, la viabilité des populations repose en partie sur la dispersion des individus et les échanges de gènes entre les populations. Une stratégie de conservation visant à améliorer la connectivité des métapopulations européennes consiste à établir de nouvelles populations le long de corridors écologiques, afin qu'elles puissent jouer un rôle de tremplin pour les déplacements des vautours sur de longues distances. Pour ce faire, il est nécessaire de déduire l'emplacement des zones de plus grande connectivité parmi les populations existantes.

VI.2. Méthode

En utilisant les données de suivi télémétrique de 49 Vautours moines nés ou réintroduits en Espagne, au Portugal, en France, en Grèce et en Bulgarie, nous avons appliqué les fonctions intégrées de sélection d'étapes (iSSF) pour évaluer les effets des variables environnementales sur les déplacements des vautours à grande échelle et pour créer une carte de résistance du paysage en tenant compte de la variabilité inter-individuelle dans la sélection des habitats pendant les déplacements. Sur la base de cette carte de résistance du paysage, nous avons prédit les couloirs de déplacement reliant toutes les populations européennes existantes de Vautours moines (indigènes ou réintroduits, Fig. 45) en utilisant l'analyse des chemins de moindres coûts (Adriaensen et al. 2003) et la théorie des circuits (McRae et al. 2008). Les résultats des deux approches ont ensuite été comparés.

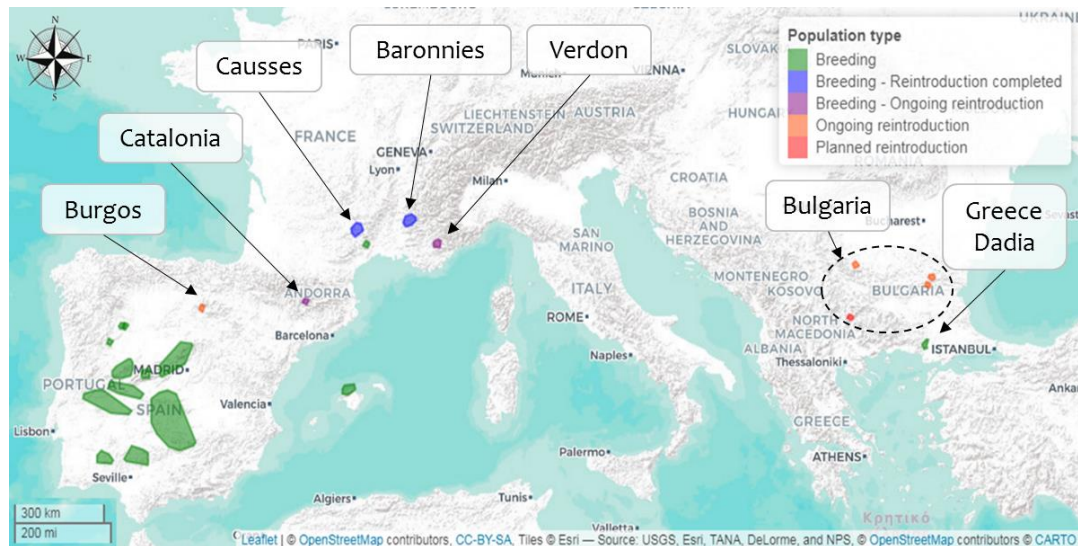


Figure 45 : Carte de répartition des différents noyaux de populations considérés dans les analyses de connectivité.

VI.3. Résultats

Nos analyses ont permis d'identifier des corridors potentiels entre les populations de vautours situées le long des Pyrénées et des Alpes (Fig. 46 et Fig. 47). De plus, les résultats ont montré une connectivité relativement faible entre les populations françaises et grecque (Fig. 47).

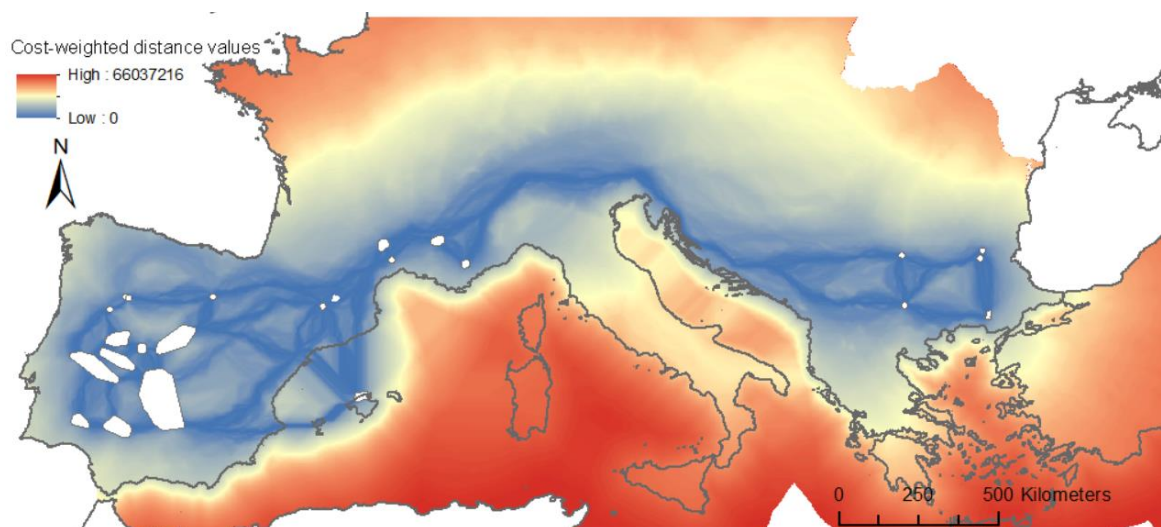


Figure 46 : Chemins des moindres coûts reliant les populations de Vautours moines. Analyse basée sur des calculs effectués dans Linkage Mapper, sur une carte de résistance obtenue à partir d'une relation linéaire négative entre la sélection de l'habitat lors de mouvements à grande échelle et la résistance. Le gradient de couleur indique les distances de coût cumulé avec des valeurs de coût plus faibles en bleu. Les valeurs sont relatives, représentant combien il est plus coûteux de passer par un pixel donné que de suivre le chemin de moindre coût reliant deux populations. Les couloirs correspondent aux zones bleu foncé. À la périphérie des corridors, comme les coûts cumulés sont plus élevés, il est moins probable qu'un individu se rende à la périphérie plutôt qu'au centre du corridor.

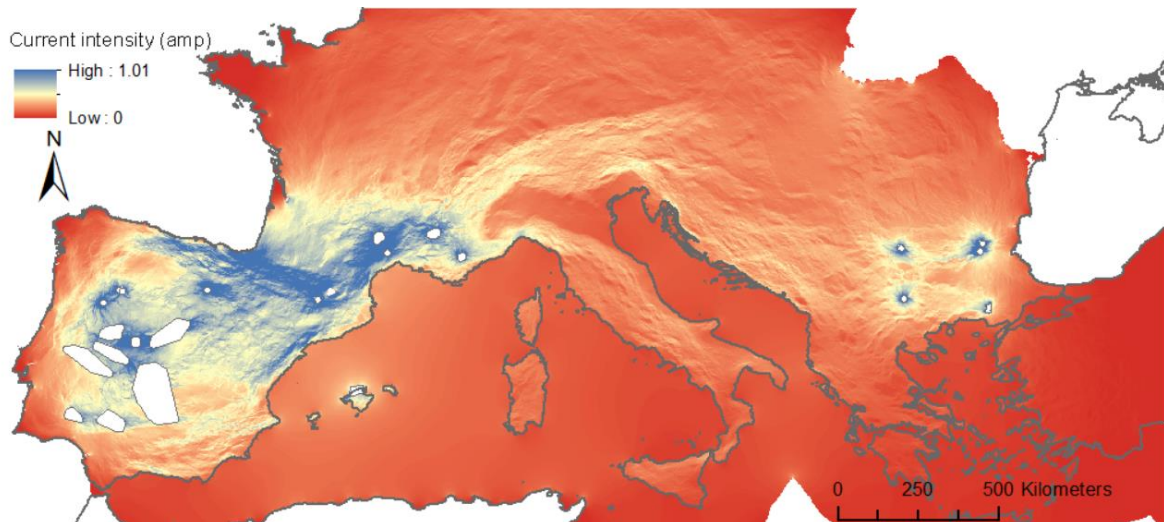


Figure 47 : Carte de connectivité parmi les populations de Vautours moines, basée sur la modélisation de la théorie des circuits. Analyse effectuée dans CircuitScape, sur des cartes de résistance obtenues à partir d'une relation linéaire négative entre la sélection de l'habitat lors de mouvements à grande échelle et la résistance. Les gradients de couleur à chaque point de la carte représentent l'intensité du courant électrique simulé, les intensités les plus élevées étant indiquées en bleu.

VI.4. Discussion

Ces premiers résultats, bien que nécessitant des analyses plus approfondies, suggèrent la nécessité d'augmenter la connectivité entre les populations occidentales et orientales. Les réintroductions de vautours près des Alpes italiennes, de la Slovénie et de la Croatie pourraient faciliter les mouvements de vautours à travers l'Europe et ainsi relier les populations françaises, grecques et futures bulgares.

VII. Discussion et Perspectives

Malgré leur importance pour la conservation, les réintroductions sont des entreprises complexes et aboutissent souvent à un échec (Griffith et al. 1989b, Fischer and Lindenmayer 2000, Seddon et al. 2014). Si la définition du succès de ces programmes peut être multidimensionnelle et reste débattue, le succès démographique des programmes de réintroduction peut dépendre de facteurs affectant à la fois l'établissement à court terme et la persistance à long terme des populations réintroduites (Sarrazin 2007, Armstrong and Seddon 2008, IUCN/SSC 2013). Cette dichotomie est utile car les populations réintroduites peuvent ne pas survivre à la phase d'établissement dans des conditions qui permettraient une persistance à long terme une fois établies (Armstrong and Seddon 2008). L'analyse des facteurs influençant le succès ou les échecs des programmes aux différents stades des phases de réintroduction (Sarrazin 2007) est donc cruciale pour comprendre les processus d'établissement d'une nouvelle population (Armstrong and Seddon 2008) et redéfinir les stratégies de réintroduction de manière adaptative afin d'optimiser les chances de réussite (Sarrazin and Barbault 1996); identifier les potentiels facteurs qui pourraient limiter la croissance de cette population; et mesurer si l'objectif majeur de restaurer une population viable sur le long terme est atteint.

Dans cette thèse, j'ai utilisé des approches démographiques et spatiales pour améliorer la compréhension de la dynamique spatio-temporelle des populations d'oiseaux longévifs, en prenant pour modèle d'étude les populations de Vautours moines réintroduites en France et discuter du succès de ces programmes de réintroduction à différentes échelles populationnelles et temporelles. Les résultats de cette thèse ont apporté des éléments essentiels pour orienter les futures stratégies de conservation dont les objectifs visent d'une part à assurer la pérennité de cette espèce en France et à plus large échelle la restauration de la métapopulation du Vautour moine en Europe. De manière plus générale, ces résultats ont fourni des éléments intéressants pour améliorer les stratégies de futurs programmes de réintroduction d'espèces longévives à forte capacité de déplacement.

VII.1. De l'établissement à la viabilité des populations réintroduites

VII.1.1. Phase d'établissement des populations réintroduites : situation des réintroductions de Vautour moine dans les Baronnies et le Verdon ?

Le succès d'établissement d'un programme de réintroduction nécessite, avant toute chose, que les individus issus des lâchers survivent et se reproduisent sur le site de réintroduction (Bertolero and Oro 2009, Ewen et al. 2012). Les observations de terrain laisseraient penser à l'établissement réussi des Vautours moines réintroduits dans les Baronnies et probablement dans le Verdon (cf. III). En effet, nous n'avons pas constaté un accroissement de déplacements de dispersion post-lâchers de la part des oiseaux relâchés dans les Préalpes (constat réalisé à partir de l'estimation des probabilités de déplacement entre les sites à partir des lectures de bague, cf. Annexe 1), alors que des phénomènes de surdispersion auraient pu survenir, notamment vers la population établie la plus proche, située dans les Causses, sous l'effet d'attraction conspécifique ou d'autres mécanismes reflétant les déséquilibres démographiques et comportementaux dans les populations réintroduites (Mihoub et al. 2011b), comme dans le cas des réintroductions de Vautours fauves par Le Gouar et al. (2008), voire même de Gypaètes barbus (Hirzel et al. 2004). Dans les Préalpes, les déplacements post-lâchers des Vautours moines réintroduits n'ont pas différé de ceux des individus nés libres, probablement en raison d'un éloignement suffisant des Causses. Dans les Causses, nous avons même mis en évidence une fidélité au site plus importante des individus réintroduits ($0,98 \pm 0,02$) par rapport aux individus nés libres juvéniles ($0,59 \pm 0,05$) et immatures ($0,86 \pm 0,03$) nés libres (cf. III et Annexe 1). Encore une fois, ce phénomène peut s'expliquer par (1) l'isolement géographique de la population des Causses avec les autres populations de Vautours moines en Espagne et en Grèce à cette époque (1992-2004) ; (2) par la présence d'une population locale de Vautours fauves déjà établie, où un phénomène d'attraction hétérosécifique aurait pu favoriser la fidélité des individus réintroduits au site de lâcher (Hromada et al. 2008) ; ou (3) par le soutien alimentaire, mesure de conservation souvent employée pour fixer les populations de charognards et améliorer leurs chances de survie et de reproduction (Oro et al. 2008, Cortés-Avizanda et al. 2016).

Cependant, malgré l'absence de dispersion vers les Causses, le coût élevé sur la survie pendant l'année suivant le lâcher d'un an, tel qu'identifié dans les Préalpes ($0,56 \pm 0,06$, Annexe 1), aurait pu empêcher l'installation des deux noyaux de populations reproductrices dans les Baronnies et le

Verdon. Étant donné que les coûts à la réintroduction sont des caractéristiques typiques de la phase d'établissement d'une population, peut-on considérer cette phase d'établissement acquise ? La réponse est probablement positive car la population préalpine est soutenue par l'arrivée d'immigrants d'autres populations, comme nous l'avons mis en évidence avec les lectures de bagues (cf. III.3) et l'étude de la dynamique de ces populations (cf. VI). Par ailleurs une part de la reproduction est soutenue par des individus nés libres (même s'ils ne sont pas tous originaires du site, Bertolero and Oro 2009). En 2020, les effectifs de ces deux noyaux continuent leur progression avec 13 couples pour les Baronnies (Vautours en Baronnies, com. pers.) et 5 couples pour le Verdon (LPO PACA, com. pers.).

VII.1.2. Phase de croissance des populations réintroduites

Suite à la phase d'établissement, avec un nombre d'individus initialement faible et dans un environnement disposant de ressources suffisantes pour soutenir le retour de l'espèce, la biologie des populations prédit un potentiel de croissance exponentielle des populations réintroduites. Le paramètre qui va avoir le plus d'influence sur la dynamique et donc le taux de croissance d'une population d'espèce longévive est le taux de survie adulte (ex. chez les mammifères, Oli and Dobson 2003 ; chez les rapaces, Newton 1979). Une attention particulière devait donc être portée aux probabilités de survie des adultes, sachant la sensibilité majeure du taux de croissance des populations de Vautours moines à ce paramètre (cf. VI) et qu'un faible changement dans les taux de survie adulte aura des conséquences importantes sur la dynamique de la population. La probabilité de survie adulte de la population de Vautours moines est estimée à $0,95 \pm 0,02$ à l'échelle des Causses et à $0,92 \pm 0,01$ à l'échelle nationale (cf. III et Annexe 1). Bien que légèrement inférieures, ces valeurs élevées sont comparables à celles attendues chez les espèces longévives comme les vautours ($0,96$ chez le Gypaète barbu.; Schaub et al. 2009 ; $0,94$ chez le Vautour fauve, Chantepie et al. 2016 ; $0,93$ chez le Vautour percnoptère, Badia-Boher et al. 2019). En revanche, si l'on considérait les Préalpes de manière isolée, le taux de survie adulte serait considéré comme faible ($0,88 \pm 0,04$) et inquiétant pour la viabilité des populations et la pérennité de l'espèce.

Toutefois, malgré l'importance des paramètres de survie adulte pour gouverner la dynamique des populations, les paramètres de survie juvénile/immature et de reproduction ne sont pas à négliger. En effet selon la théorie de la « canalisation environnementale » (Gaillard and Yoccoz 2003), ce sont les paramètres qui ont le moins d'influence sur la dynamique d'une population qui varient le plus rapidement en réponse à des modifications de l'environnement. Ainsi, en cas de pénurie alimentaire ou de difficulté temporaire pour les adultes à s'alimenter, les adultes d'espèces

longévives ont tendance à diminuer leur investissement dans la reproduction (réduisant de fait la probabilité de survie de leur progéniture et leur fécondité), afin de maintenir leur probabilité de survie propre élevée (Duriez et al. 2000). De manière générale, les survies locales des juvéniles et des immatures dans les populations réintroduites françaises restent élevées ($> 0,80$; cf. III.1 et Annexe 1), comme dans d'autres populations de vautours (ex. survie locale de juvéniles et immatures Vautours fauves dans les Causses estimée à $0,86 \pm 0,04$, Sarrazin et al. 1994). Les valeurs moyennes du succès de reproduction en France ($0,55 \pm 0,22$ sur la période 1996-2019) et dans les Causses ($0,58 \pm 0,22$ sur la période 1996-2019) étaient comparables à celles de populations sauvages (ex. $0,58 \pm 0,07$ en Espagne, De la Puente et al. 2007). En revanche, le succès de reproduction moyen demeure faible dans les Baronnies ($0,39 \pm 0,20$ sur la période 2009-2019) et plus généralement dans les Préalpes ($0,41 \pm 0,21$). Pour le Verdon le succès est encore soumis à une forte stochasticité démographique liée aux faibles effectifs (cf. III).

Comme évoqué précédemment, la dispersion et notamment l'immigration est également un paramètre très important pour modéliser la dynamique d'une population. Comme nous l'avons montré (cf. V), considérer la population préalpine ou celle des Baronnies de manière isolée des autres populations induit une dynamique de population en déclin ($\lambda < 1$), en décalage avec l'augmentation des effectifs observée sur le terrain (cf. V). Ce déclin est très certainement lié à la valeur de survie adulte locale estimée $< 0,90$. Sans nécessairement impliquer de la dispersion de reproduction, nous avons mis en évidence des déplacements d'individus asymétriques entre les populations réintroduites françaises, avec des mouvements d'individus des Causses vers les Préalpes, et des taux de survie plus proches de ceux attendus pour les espèces longévives lorsque les déplacements entre les Causses et les Préalpes étaient pris en compte (Annexe 1). Intégrer la dispersion, et notamment l'immigration, semble indispensable pour étudier la dynamique des populations dans un contexte de métapopulation restaurée et ne pas conduire à un diagnostic erroné du taux de croissance de la population (Mihoub et al. 2011b, Le Gouar et al. 2012).

De manière générale, la phase de croissance est caractérisée par un fort taux de croissance des populations réintroduites, et dans la majorité des cas (échelles Causses, Verdon et France), λ était légèrement supérieur à 1 montrant une légère croissance de ces populations. Cette valeur de taux de croissance moyen sur la période de suivi masque une possible variation de certains paramètres et un taux de croissance fort initialement puis plus faible ensuite. Ce peut être le cas pour le succès de reproduction pour lequel un effet de la densité peut être détecté (cf. III). Néanmoins, ces valeurs de λ sont critiquables puisque notre compréhension des paramètres de la reproduction s'est limitée au succès de reproduction et que nous n'avons pas intégré l'immigration dans les modèles actuels,

faute de temps. Ces valeurs pourraient donc être sous-estimées. En revanche, l'identification d'un taux de croissance positif dans le cas de populations de petite taille comme le Verdon, n'impliquerait pas forcément une phase de croissance puisque les forts effets stochastiques liés aux faibles effectifs peuvent potentiellement affecter cette tendance. Néanmoins, nous avons plusieurs raisons de croire que la population des Causses commence à atteindre la capacité limite du milieu.

VII.1.3. Phase de régulation des populations réintroduites : situation de la population de Vautours moines réintroduite dans les Causses ?

Pour étudier la viabilité à long terme d'une population réintroduite, il est nécessaire que la population ait atteint une phase de régulation afin de ne pas surestimer cette viabilité en l'absence de considération pour les facteurs qui pourraient la limiter localement (Robert et al. 2015b). Pour notre étude la question de la phase de régulation ne concernait que la population des Causses où, avant le début de cette thèse, la population reproductrice semblait être stabilisée autour d'une vingtaine de couples de 2011 à 2016 (cf. II. Fig. 12). Dans ce cadre, estimer les variations des paramètres démographiques en réponse à la densité est nécessaire pour évaluer la viabilité des populations (Armstrong et al. 2005) pour identifier si la capacité limite du milieu est atteinte. Si la population des Causses atteignait bien la capacité limite du milieu, on pouvait s'attendre à ce que des effets de la densité conduisent à une baisse de la survie juvénile ou immature, voire du succès de reproduction et/ou une augmentation de la dispersion des individus non-reproducteurs. Nous n'avons pas détecté de variations du taux de survie locale des juvéniles ou immatures au cours du temps (cf. III et Annexe 1), ni de variations significatives de ces taux de survie en relation avec le nombre de couples reproducteurs de Vautours moines et/ou de Vautours fauves présents dans cette population (cf. III). En revanche, nous avons détecté qu'à partir de 20 couples reproducteurs dans la population, le succès d'élevage était plafonné autour de $\sim 0,90$ et le succès de reproduction autour de $\sim 0,63$ (cf. III), ce qui limiterait donc la production de jeunes à l'envol. On a tout de même constaté que la population continue lentement sa croissance, atteignant 28 couples reproducteurs en 2020. Cependant à l'aide des cartographies d'habitats favorables à la reproduction (Annexe 2) couplés à la densité de population, nous avons pu estimer un proxy de la capacité limite de milieu attendue et selon le scénario le plus pessimiste, il se pourrait que la population dans les Causses soit limitée à 31 couples reproducteurs (cf. V), confortant la possibilité que cette population soit entrée dans sa phase de régulation. Toutefois, ce résultat est à considérer avec une extrême précaution, d'autres scénarios d'estimation de la capacité limite de Vautours moines dans les Causses pouvant être supérieur d'un ordre de grandeur d'environ 350 couples. Concernant les

populations aux autres échelles (Baronnies, Verdon, Préalpes et France), les proxys de capacité limite du milieu suggéraient que les populations pourraient encore croître jusqu'à atteindre 734 couples au niveau national.

VII.1.4. Viabilité des populations de Vautours moines réintroduites en France ?

La performance démographique précoce d'une population nouvellement réintroduite ne serait pas un indicateur fiable de la viabilité future (Sarrazin 2007, Seddon 2015). Durant la phase d'installation, le scénario serait pessimiste du fait des coûts démographiques du lâcher, des éventuels effets Allee et des effets stochastiques liés aux faibles effectifs initiaux. Pendant la phase de croissance, il serait au contraire optimiste en ne considérant pas de facteur de régulation de la dynamique considérée. Dans notre contexte, modéliser la viabilité future pour ces populations n'avait donc de sens que pour la population des Causses, sous réserve que la population soit bien dans la phase de régulation. Nos scénarios de viabilité des populations suggèrent que la population des Causses pourrait se maintenir sur le long terme (horizon temporel de 100 ans) même si la capacité limite du milieu n'excédait pas 31 couples (cf. VI). Nous avons montré en revanche qu'en cas de mortalité additionnelle sur les adultes, la population pourrait s'éteindre en seulement 30 ans. Nous avons trouvé les mêmes effets lorsque nous avons testé ce scénario à l'échelle nationale, ce qui atteste de l'importance de la population des Causses dans la viabilité des populations de Vautours moines à l'échelle nationale et donc de l'importance de prendre en considération la dispersion des individus dans un fonctionnement en métapopulation pour étudier la viabilité sur le long terme.

Des analyses complémentaires intégrant de l'immigration seraient intéressantes pour mesurer dans quelles mesures les populations des Causses et à l'échelle nationale pourraient être soutenues par des mécanismes compensatoires en cas de mortalité additionnelle, notamment par l'immigration d'individus en provenance des populations espagnoles. Deux individus nicheurs provenant d'Espagne (un de Boumort en Catalogne et un de Madrid, LPOGC, com. pers.) sont actuellement reproducteurs dans les Causses, témoignant de ce processus, sans que nous disposions à ce jour d'éléments pour quantifier précisément l'importance de cette immigration. En parallèle, nos analyses de connectivité confortent un fort potentiel de connectivité entre les populations espagnoles et françaises, avec un corridor entre la Catalogne et les Causses passant par les Pyrénées Orientales et l'Aude (Annexe 3). Cette connectivité, témoignant d'une probabilité importante de flux démographique et génétique, est encourageante pour l'avenir de la

restauration de la métapopulation de Vautours moines à l'échelle de l'Europe. Par ailleurs, le nouveau programme de réintroduction en Espagne du Nord, à la Sierra de la Demanda, vers Burgos, pourrait favoriser d'autres déplacements vers les Pyrénées Atlantiques. On assiste déjà depuis quelques années à une augmentation des observations de Vautours moines dans la Vallée d'Ossau, où niche une colonie historique de Vautours fauves (D. Peyrusqué, com. pers.).

VII.2. Limites et pistes de réflexion

Le suivi dont le Vautour moine a fait l'objet en France avait pour but premier la protection des individus et la conservation de l'espèce. De ce fait certaines données n'ont pas été récoltées selon un protocole standardisé et d'autres éléments intéressants *a posteriori* sont parfois manquants, réduisant ainsi l'échantillon exploitable et la puissance des analyses pouvant être effectuées. De plus la pression d'observation a diminué au cours des années en raison de l'augmentation du nombre d'oiseaux et de couples nicheurs. En outre, la grande fragilité de ces populations et la susceptibilité des individus au dérangement ne permettent pas d'effectuer certains contrôles ou manipulations présentant un quelconque risque d'abandon du nid ou d'échec.

VII.2.1. Estimation des paramètres d'accès à la reproduction et de dispersion

L'une des principales limites à laquelle j'ai été confrontée pour étudier la dynamique et la viabilité des populations de Vautours moines réintroduites repose dans les données d'identification des individus nicheurs (cf. II.3.3). Ces données auraient dû permettre d'estimer les coûts au lâcher sur la reproduction des individus réintroduits, les paramètres d'accès à la reproduction (par ex. taux de recrutement, âge de recrutement, proportion d'individus reproducteurs de chaque classe d'âge) et de dispersion (dispersion natale / de reproduction), pièces manquantes mais indispensables pour réaliser des diagnostics de viabilité plus robustes. Par exemple, la variation de l'âge de la première reproduction en présence de densité-dépendance est un facteur important qui doit être pris en compte et inclus dans tout modèle de viabilité impliquant des organismes à longue durée de vie et à maturité sexuelle tardive. Une étude sur des populations sauvages et réintroduites d'Aigles impériaux (*Aquila adalberti*) et de Balbuzards pêcheurs en Espagne a montré que si l'on ne tient pas compte de la variation de l'âge de la première reproduction et de l'augmentation de la productivité globale qui en découle, les populations réintroduites semblent non viables (Morandini et al. 2019). Cependant, l'étude des mécanismes du recrutement et de la dispersion des espèces longévives nécessite des études à long terme sur un grand nombre d'individus marqués et l'utilisation

d'approches de modélisation statistique parfois complexes (ex. Cam et al. 2004, Oosthuizen et al. 2019). L'une des possibilités aurait été d'exploiter des valeurs connues de la littérature mais ces données ne sont pas disponibles. En l'absence d'estimations adéquates, mon approche d'exploration et de calibration des modèles a pu participer à combler partiellement quelques-unes de ces lacunes de connaissance. Des analyses complémentaires à mes analyses préliminaires de viabilité des populations de Vautours moines réintroduites en France sont nécessaires. Des scénarios supplémentaires, incluant par exemple une variation du nombre d'individus immigrants, pourront aussi améliorer le réalisme des projections et notre compréhension de la viabilité de ces populations. Si la modélisation de la dynamique des populations à l'échelle des Baronnies ou des Préalpes est dépendante des processus d'immigration, nous ignorons dans quelle mesure la population à l'échelle des Causses ou de la France est dépendante de l'immigration d'individus espagnols.

L'estimation de ces paramètres nécessiterait l'identification des nicheurs sur le long terme. De plus, des méthodes CMR croisant les lectures de bagues avec les identifications par la génétique pourraient être utilisées pour estimer ces paramètres manquants (Abadi et al. 2010), à l'instar des modèles IPM (Integrated Population Model, Schaub and Abadi 2010), modèles combinant également différentes sources de données comme les données de comptage, le suivi de reproduction, les observations d'individus marqués etc. (ex. Lieury et al. 2015, 2016).

La représentation de la niche favorable à la reproduction du Vautour moine en Europe (Annexe 2), sur laquelle je me suis appuyée pour estimer le proxy de la capacité limite des milieux pour chaque entité populationnelle, peut ne pas refléter toute la niche réalisée de l'espèce. Plusieurs points peuvent être évoqués. Tout d'abord, ma modélisation repose principalement sur les localisations des sites de reproductions connus en France et à Majorque. Je possédais seulement un échantillon de quelques nids pour l'Espagne continentale (Article 2) alors que ce pays abrite la plus grosse population européenne (~2500 couples) et que les habitats naturels autour des nids sont très variés et différents (Fig. 49). En Octobre 2020, je devais participer à un workshop concernant l'amélioration des stratégies de réintroduction du Vautour moine en Europe et regroupant les acteurs impliqués dans la conservation de cette espèce, malheureusement annulé pour cause de crise sanitaire liée au COVID-19. Néanmoins, il est prévu que l'on me confie des localisations de nids supplémentaires pour l'Espagne, ce qui devrait améliorer la précision de ma carte de distribution des habitats favorables à la reproduction du Vautour moine. Deuxièmement, je n'ai pas pris en compte les interactions biotiques. Une compétition avec d'autres espèces de rapaces territoriaux, par exemple les aigles, pourraient réduire la zone d'habitat favorable.



Figure 49 : Différents types d'habitat de reproduction du Vautour moine en Europe : en Espagne sur des chênes verts isolés en garrigue basse (a), en France sur des pins sylvestres en forêt dense (b) et à Majorque sur des pins isolés en falaise au-dessus de la mer (c). Photos : O. Duriez (a), T. Rousteau (b) et J.Muntaner (c).

VII.2.2. Identification de la phase de régulation des populations réintroduites

Avec des données suffisantes, les séries chronologiques d'estimations de l'abondance d'une population réintroduite peuvent aider à identifier les différentes phases de la dynamique de restauration à l'aide d'une approche de modélisation par morceaux qui permet d'identifier les points d'inflexion et ruptures de pentes de cette dynamique sur des échelles logarithmiques (Thevenin 2018). En utilisant le nombre de couples reproducteurs estimés par le suivi des nids, Thevenin (2018) montre que la phase d'établissement des populations de Vautours fauves dans les Causses a duré 19 ans et que la population était en 2018 toujours dans la phase de croissance exponentielle. Il serait intéressant d'appliquer cette méthode pour identifier les phases de la dynamique de réintroduction dans laquelle se trouve chaque population de Vautours moines.

VII.2.3. Analyse de viabilité

La projection de la dynamique des populations de Vautours moines indique sa persistance à l'échelle des Causses et sa croissance à l'échelle nationale. Cependant, cette étude est encore au stade exploratoire. D'une part, j'ai déjà évoqué les limites liées aux paramètres manquants comme l'accès à la reproduction et les flux migratoires. D'autre part, l'estimation de la capacité limite du milieu pour chaque entité populationnelle est discutable car elle ne tient pas compte de la disponibilité en ressources alimentaires. Cependant, l'hypothèse de ressources alimentaires insuffisantes pour le Vautour moine dans les Causses pourrait être le facteur limitant la croissance de cette population en raison de la forte densité de Vautours fauves présente sur ce site. D'autre part, il semblerait, d'après ma carte d'habitat favorable à la reproduction, que les habitats de reproduction disponibles en France soient de moins bonne qualité qu'en Espagne, en Grèce

occidentale ou dans le sud de l'Italie (Annexe 2). Si des habitats de bonne qualité peuvent autoriser des densités plus élevées de couples reproducteurs, des habitats sub-optimaux peuvent néanmoins être suffisants pour l'établissement d'une population même à de faibles densités. L'importance de ces populations refuges pouvant aussi faciliter la connectivité et les recolonisations naturelles d'habitats favorables, ou encore la préservation d'habitats favorables même inoccupés n'est pas à négliger dans les fonctionnements en métapopulation (Pulliam 1988). Mon analyse des habitats favorables à la reproduction du Vautour moine, malgré ses limites, indiquerait une disponibilité d'habitats de bonne qualité dans la région du Verdon et du Var, ce qui est encourageant pour la poursuite de l'installation de l'espèce dans les Alpes.

Par ailleurs, il serait intéressant d'exploiter la carte des habitats favorables à la reproduction projetée dans le futur (Annexe 2) pour explorer le potentiel de rétablissement de cette espèce.

VII.3. Implications pour la conservation

VII.3.1. Faut-il poursuivre la réintroduction du Vautour moine en France ?

Il n'y a malheureusement pas de réponse tranchée à cette question. D'un côté, mes scénarios prédisent que la population pourrait se maintenir, sous réserve de disponibilité alimentaire suffisante et en l'absence de mortalité additionnelle, et que la population serait autosuffisante. D'un autre côté, mes travaux mériteraient des analyses complémentaires pour renforcer ces résultats.

Quoi qu'il en soit, prévenir les menaces sur le territoire est indispensable pour pérenniser la viabilité de cette espèce en France. Pour se faire, les modélisations de l'habitat de reproduction ou des domaines vitaux des individus reproducteurs (Partie IV) seront utiles pour localiser les endroits où les actions de conservation seraient prioritaires, comme par exemple la mise en zone de protection des sites favorables à la reproduction, ou l'interdiction d'implémentation de parcs éoliens au sein des domaines vitaux (Vasilakis et al. 2017).

VII.3.2. Augmenter les chances du succès d'établissement et de viabilité d'une population réintroduite de Vautour moine.

Comme l'avait déjà montré Mihoub et al. (2014b), les deux méthodes de lâchers utilisées pour les réintroductions de Vautours moines en France (méthode du taquet et méthode de la volière) n'ont

pas d'implications sur le coût sur la survie (Annexe 1). Concernant strictement l'âge au lâcher plutôt que la méthode en elle-même, Sarrazin and Legendre (2000) suggéraient qu'il est plus efficace de relâcher des adultes que des juvéniles, malgré une réduction observée des paramètres démographiques suite à la libération des adultes afin de favoriser l'établissement rapide de couples reproducteurs. En revanche, si l'on tient compte des considérations génétiques, relâcher des jeunes plutôt que des adultes diminuerait le risque d'extinction à long terme (Robert et al. 2004). La constitution des stocks fondateurs est donc un élément important à prendre en compte pour favoriser l'établissement et la viabilité de la population réintroduite.

J'ai mis en évidence qu'à la différence des oiseaux réintroduits dans les Causses, les oiseaux réintroduits dans les Préalpes souffraient localement d'une réduction de la survie la première année qui suivait le lâcher, quelle que soit la méthode de lâcher considérée (taquet ou volière). Cette baisse de survie avait également été mise en évidence dans les Causses, pour les Vautours fauves réintroduits (Sarrazin et al. 1994). Pour expliquer cette survie locale des oiseaux réintroduits plus faible que celles des oiseaux nés libres, mes hypothèses sont que l'origine des individus réintroduits (élevé en captivité ou élevé en nature), leur état de santé ou la diversité génétique des groupes libérés dans les Préalpes pourraient être responsables de la surmortalité des oiseaux. Le succès initial des réintroductions peut être maximisé en choisissant des fondateurs ayant de faibles coefficients de consanguinité et une grande diversité génétique, bien adaptés à l'environnement de réintroduction (Robert et al. 2007a, Frankham 2009). Cependant, les réintroductions de Vautours moines, en particulier depuis 2010, ont été contraintes par la disponibilité des oiseaux, à la fois du fait d'un manque d'oiseaux issus de centres de reproduction, et de la multiplication des programmes de réintroduction, diluant le nombre d'oiseaux disponibles par site. Dans le cas des Préalpes, la majorité des individus réintroduits sont de jeunes oiseaux nés à l'état sauvage réhabilités (65 % des individus lâchés jusqu'en 2015 – période considérée dans cette étude), reflétant que ce type de considération n'a pas pu être pris en compte dans la stratégie de lâcher. Dans les Causses, les individus réintroduits provenaient de manière assez équitable entre centre de soins (54 %) et reproduction en captivité (46%); et nous n'avons pas détecté de coût post-lâcher pour la survie des individus réintroduits dans les Causses, tout comme l'avait déjà mesuré Mihoub et al. (2014b). Des études complémentaires permettraient d'identifier la source de ces différences constatées en termes de survie locale des individus réintroduits entre ces programmes qui présentent pourtant des stratégies de lâcher similaires.

VII.3.3. De la nécessité du suivi des populations réintroduites

J'ai montré que les coûts à la réintroduction sur la survie ne sont pas espèce-dépendants mais programme-dépendants (Annexe 1). Confirmant les recommandations de l'IUCN (IUCN/SSC 2013), je recommande ainsi que le suivi individuel des individus réintroduits et nés libres soit systématiquement conduit dans un programme de réintroduction pour identifier les potentiels coûts démographiques à la réintroduction pouvant limiter le succès d'établissement d'une population réintroduite.

De la même manière, je recommande également que les populations soient suivies sur le long terme même après qu'une population ait pu atteindre sa phase de régulation et affiche une viabilité satisfaisante. J'ai montré que dans le cas de mortalité additionnelle sur les adultes, la viabilité de la population des Causses et à plus large échelle la population nationale pourrait être menacée d'extinction d'ici quelques décennies (cf. VI). Identifier des variations dans la survie adulte ou d'autres paramètres démographiques (reproduction, dispersion) passe nécessairement par la possibilité d'estimer ces paramètres de manière robuste (à partir de méthode CMR ou modèle IPM), et donc par le maintien du marquage d'individus et de la continuité des lectures de bagues.

Enfin, le suivi des populations réintroduites constitue un cadre unique pour améliorer les connaissances biologiques d'une espèce (Sarrazin and Barbault 1996).

VII.2.3. Apport de la modélisation spatiale dans la restauration de la métapopulation européenne.

Mes travaux sur la modélisation de l'habitat favorable à la reproduction (Annexe 2) et la connectivité (Annexe 3) entre les différentes populations de Vautours moines existantes en Europe fournissent des renseignements sur les sites stratégiques à privilégier pour un nouveau programme de réintroduction qui permettraient de restaurer la métapopulation européenne. J'ai montré que des probabilités de connectivité fortes existent déjà entre l'Espagne et la France. En revanche, mes résultats suggèrent que la connectivité entre la Grèce, la Bulgarie et la France est encore faible. Idéalement, concentrer les efforts de restauration de populations de Vautours moines dans des zones intermédiaires entre la Grèce et la France permettrait de restaurer le réseau fonctionnel de la métapopulation européenne. Une première étape pourrait être de relâcher des individus dans les Alpes Italiennes, autour de la colonie de Vautours fauves du Frioul, qui pourrait agir comme « hub » permettant de reconnecter les populations françaises et grecques. La population Grecque

semble actuellement survivre dans un habitat sup-optimal pour l'espèce, et les programmes de réintroduction actuellement menés en Bulgarie semblent aussi effectués dans des habitats sub-optimaux. Il me semblerait judicieux de promouvoir l'extension de la population grecque vers la rive adriatique de ce pays, et vers l'Albanie, où les habitats semblent très favorables. Enfin, la Sardaigne, qui abritait encore le Vautour moine jusque dans les années 1950, semble encore disposer d'habitats de première qualité pour l'espèce. Le retour du Vautour moine en Sardaigne via une réintroduction serait certainement facilité par des programmes de renforcement des Vautours fauves en cours sur cette île. L'habitat semblant également très favorable en Corse, on peut imaginer à terme une (re)colonisation naturelle de la Corse via la Sardaigne, une fois l'espèce bien réimplantée. Néanmoins, je ne pourrais pas apporter de réponse définitive avant d'avoir mis à jour les modèles de niche actuels avec les données de nidifications d'Espagne.

Des méthodes permettant de coupler la modélisation de niche et la connectivité offriraient la possibilité de hiérarchiser les priorités des futurs sites de lâcher selon le degré de connectivité (ex. Ziolkowska et al. 2016, D'Elia et al. 2019). Développer ce type de méthode pour la restauration du Vautour moine apporterait un plus dans le choix des sites potentiels à la réintroduction. De plus, il est possible de relier la qualité de l'habitat et les paramètres démographiques. Par exemple, établir un lien entre la survie individuelle, une composante cruciale de la dynamique des populations et l'adéquation de l'habitat telle que prédite par la modélisation des niches peut fournir des éléments cruciaux sur la relation entre l'adéquation de habitat et la survie des oiseaux (Monnet 2014) et permettrait d'optimiser les opérations futures de réintroductions de Vautours moines.

VII.4. Conclusion

Le suivi des populations est l'élément clé de tout effort de conservation car il fournit des éléments indispensables pour étudier la dynamique des populations qui joue un rôle important dans l'évaluation des programmes de conservation (Akçakaya and Sjögren-Gulve 2000) et particulièrement dans un contexte de réintroduction. Le suivi démographique des populations de Vautours moines réintroduites et les travaux réalisés dans cette thèse m'ont permis d'apporter une petite pierre à l'édifice dans la compréhension de la dynamique des populations réintroduites de cette espèce et des conditions de leur viabilité sur le long terme, et d'ouvrir de nombreuses perspectives pour ce cas d'étude et, au-delà, pour un grand nombre de programmes de réintroduction en Europe (Thévenin et al. 2018) et de par le monde, notamment sur des espèces souvent mobiles et longévives.

IX. Références bibliographiques

- Abadi, F., O. Gimenez, B. Ullrich, R. Arlettaz, and M. Schaub. 2010. Estimation of immigration rate using integrated population models. *Journal of Applied Ecology* 47:393–400.
- Adriaensen, F., J. P. Chardon, G. De Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulinck, and E. Matthysen. 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64:233–247.
- Aebischer, N. J., P. A. Robertson, and R. E. Kenward. 1993. Compositional Analysis of Habitat Use From Animal Radio-Tracking Data. *Ecology* 74:1313–1325.
- Akcakaya, H. R., E. Bennett, T. Brooks, M. Grace, A. Heath, S. Hedges, C. Hilton-Taylor, M. Hoffmann, D. Keith, B. Long, D. Mallon, E. Meijaard, E. Milner-Gulland, A. Rodrigues, J. Rodríguez, P. Stephenson, S. Stuart, and R. Young. 2018. Quantifying species recovery and conservation success to develop an IUCN Green List of Species. *Conservation Biology* 32.
- Akçakaya, H. R., and P. Sjögren-Gulve. 2000. Population Viability Analyses in Conservation Planning: An Overview. *Ecological Bulletins*:9–21.
- Alarcón, P. A. E., and S. A. Lambertucci. 2018. A three-decade review of telemetry studies on vultures and condors. *Movement Ecology* 6:13.
- Anantharaman, R., K. Hall, V. Shah, and A. Edelman. 2019. Circuitscape in Julia: High Performance Connectivity Modelling to Support Conservation Decisions. arXiv:1906.03542 [q-bio].
- Andevski, J., Tavares, J., Williams, N. P., Moreno-Opo, R., Botha, A. and Renell, J. 2017. Flyway Action Plan for the Conservation of the Cinereous Vulture (2017). CMS Raptors MOU Technical Publication No. 6. Coordinating Unit of the CMS Raptors MOU, Abu Dhabi, United Arab Emirates.
- Armstrong, D., and H. Ford. 2019. Using reintroduction to compensate for isolation in fragmented landscapes. Pages 155–165.
- Armstrong, D. P., R. S. Davidson, J. K. Perrott, J. Roygard, and L. Buchanan. 2005. Density-dependent population growth in a reintroduced population of North Island saddlebacks: Population growth in North Island saddlebacks. *Journal of Animal Ecology* 74:160–170.
- Armstrong, D. P., C. Le Coeur, J. M. Thorne, J. Panfylova, T. G. Lovegrove, P. G. H. Frost, and J. G. Ewen. 2017. Using Bayesian mark-recapture modelling to quantify the strength and duration of post-release effects in reintroduced populations. *Biological Conservation* 215:39–45.
- Armstrong, D. P., and P. J. Seddon. 2008. Directions in reintroduction biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23:20–25.
- Armstrong, D., and M. Reynolds. 2012. Modelling Reintroduced Populations: The State of the Art and Future Directions. Pages 165–222 *Reintroduction Biology: Integrating Science and Management*.

- Arroyo, B., J. Lafitte, E. Sourp, D. Rousseau, L. Albert, V. Heuacker, J. F. Terrasse, and M. Razin. 2020. Population expansion and breeding success of Bearded Vultures *Gypaetus barbatus* in the French Pyrenees: results from long-term population monitoring. *Ibis* n/a.
- Arroyo, B., and M. Razin. 2006. Effect of human activities on bearded vulture behaviour and breeding success in the French Pyrenees. *Biological Conservation* 128:276–284.
- Ashmole, N. P. 1963. The Regulation of Numbers of Tropical Oceanic Birds. *Ibis* 103b:458–473.
- Avgar, T., J. R. Potts, M. A. Lewis, and M. S. Boyce. 2016. Integrated step selection analysis: bridging the gap between resource selection and animal movement. *Methods in Ecology and Evolution* 7:619–630.
- Badia-Boher, J. A., A. Sanz-Aguilar, M. de la Riva, L. Gangoso, T. van Overveld, M. García-Alfonso, O. P. Luzardo, A. Suarez-Pérez, and J. A. Donázar. 2019. Evaluating European LIFE conservation projects: Improvements in survival of an endangered vulture. *Journal of Applied Ecology* 56:1210–1219.
- Bahat, O., I. Choshniak, and D. C. Houston. 1998. Nocturnal Variation in Body Temperature of Griffon Vultures. *The Condor* 100:168–171.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. U. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, B. Mersey, and E. A. Ferrer. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471:51–57.
- Barton, K. (2017). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1.
- Bastille-Rousseau, G., J. R. Potts, C. B. Yackulic, J. L. Frair, E. H. Ellington, and S. Blake. 2016. Flexible characterization of animal movement pattern using net squared displacement and a latent state model. *Movement Ecology* 4:15.
- Beissinger, S. R., and D. R. McCullough. 2002. *Population Viability Analysis*. University of Chicago Press.
- Benhamou, S. 2014. Of scales and stationarity in animal movements. *Ecology Letters* 17:261–272.
- Bennett, V. A., V. A. J. Doerr, E. D. Doerr, A. D. Manning, D. B. Lindenmayer, and H.-J. Yoon. 2012. Habitat Selection and Post-Release Movement of Reintroduced Brown Treecreeper Individuals in Restored Temperate Woodland. *PLoS ONE* 7:e50612.
- Berger-Tal, O., and T. Avgar. 2012. The Glass is Half-Full: Overestimating the Quality of a Novel Environment is Advantageous. *PLOS ONE* 7:e34578.
- Berger-Tal, O., J. Nathan, E. Meron, and D. Saltz. 2014. The Exploration-Exploitation Dilemma: A Multidisciplinary Framework. *PLOS ONE* 9:e95693.
- Berger-Tal, O., and D. Saltz. 2014. Using the movement patterns of reintroduced animals to improve reintroduction success. *Current Zoology* 60:515–526.

- Bertolero, A., and D. Oro. 2009. Conservation diagnosis of reintroducing Mediterranean pond turtles: what is wrong? *Animal Conservation* 12:581–591.
- Bessa-Gomes, C., S. Legendre, and J. Clobert. 2004. Allee effects, mating systems and the extinction risk in populations with two sexes. *Ecology Letters* 7:802–812.
- Birdlife International. 2020. Cinereous Vulture (*Aegypius monachus*) - BirdLife species factsheet. <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/cinereous-vulture-aegypius-monachus/refs>.
- Bretagnolle, V., F. Mougeot, and J.-C. Thibault. 2008. Density dependence in a recovering osprey population: demographic and behavioural processes. *Journal of Animal Ecology* 77:998–1007.
- Brooks, M. E., K. Kristensen, K. J. van Benthem, A. Magnusson, C. W. Berg, A. Nielsen, H. J. Skaug, M. Mächler, and B. M. Bolker. 2017. glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal* 9:378–400.
- Buechley, E., and C. Sekercioglu. 2016. The avian scavenger crisis: Looming extinctions, trophic cascades, and loss of critical ecosystem functions. *Biological Conservation* 198:220–228.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy* 24:346–352.
- Cade, T. J., and S. A. Temple. 1995. Management of threatened bird species: evaluation of the hands-on approach. *Ibis* 137:S161–S172.
- Çakmak, E., Ç. Akin Pekşen, C. Kirazlı, E. yamaç, S. Bensch, and C. Bilgin. 2018. Genetic diversity is retained in a bottlenecked Cinereous Vulture population in Turkey. *Ibis*.
- Calenge, C. 2006. The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197:516–519.
- Cam, E., D. Oro, R. Pradel, and J. Jimenez. 2004. Assessment of hypotheses about dispersal in a long-lived seabird using multistate capture–recapture models. *Journal of Animal Ecology* 73:723–736.
- Camiña, A., J. Aguilera, F. Sarrazin, and O. Duriez. 2018. Potential exposure to diclofenac in Spain of European vultures. *Vulture News* 75:1–20.
- Campbell, M. 2015. *Vultures: Their Evolution, Ecology and Conservation*.
- Caro, T., J. Darwin, T. Forrester, C. LeDoux-Bloom, and C. Wells. 2012. Conservation in the Anthropocene. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* 26:185–8.
- Carrete, M., and J. A. Donazar. 2005. Application of central-place foraging theory shows the importance of Mediterranean dehesas for the conservation of the cinereous vulture, *Aegypius monachus*. *Biological Conservation* 126:582–590.

- Carrete, M., J. A. Sánchez-Zapata, J. R. Benítez, M. Lobón, and J. A. Donázar. 2009. Large scale risk-assessment of wind-farms on population viability of a globally endangered long-lived raptor. *Biological Conservation* 142:2954–2961.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates.
- Cayuela, H., L. Gillet, A. Laudelout, A. Besnard, E. Bonnaire, P. Levionnois, E. Muths, M. Dufrêne, and T. Kinet. 2018. Survival cost to relocation does not reduce population self-sustainability in an amphibian. *bioRxiv*:446278.
- Ceballos, G., P. R. Ehrlich, and R. Dirzo. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:E6089–E6096.
- Cecere, J. G., S. Bondi, S. Podofillini, S. Imperio, M. Griggio, E. Fulco, A. Curcio, D. Ménard, U. Mellone, N. Saino, L. Serra, M. Sarà, and D. Rubolini. 2018. Spatial segregation of home ranges between neighbouring colonies in a diurnal raptor. *Scientific Reports* 8:11762.
- Cecere, J. G., F. De Pascalis, S. Imperio, D. Ménard, C. Catoni, M. Griggio, and D. Rubolini. 2020. Inter-individual differences in foraging tactics of a colonial raptor: consistency, weather effects, and fitness correlates. *Movement Ecology* 8:28.
- Chantepie, S., C. Teplitsky, S. Pavard, F. Sarrazin, B. Descaves, P. Lecuyer, and A. Robert. 2016. Age-related variation and temporal patterns in the survival of a long-lived scavenger. *Oikos* 125:167–178.
- Chen, I.-C., J. K. Hill, R. Ohlemüller, D. B. Roy, and C. D. Thomas. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science (New York, N.Y.)* 333:1024–1026.
- Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. Pages 845–865 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, editors. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US, Boston, MA.
- Christie, M. R., M. L. Marine, R. A. French, and M. S. Blouin. 2012. Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:238–242.
- Clobert, J., E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols. 2001. *Dispersal*. J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt and J. D. Nichols (eds). Oxford University Press, New York. 2001. pp. 452. *Heredity* 87:508–508.
- Clobert, J., and J.-D. Lebreton. 1991. Estimation of demographic parameters in bird populations. Pages 75–104.
- Corlett, R. T. 2016. Restoration, Reintroduction, and Rewilding in a Changing World. *Trends in Ecology & Evolution* 31:453–462.

- Cortés-Avizanda, A., G. Blanco, T. L. DeVault, A. Markandya, M. Z. Virani, J. Brandt, and J. A. Donazar. 2016. Supplementary feeding and endangered avian scavengers: benefits, caveats, and controversies. *Frontiers in Ecology and the Environment* 14:191–199.
- Cortés-Avizanda, A., R. Jovani, M. Carrete, and J. Donazar. 2012. Resource unpredictability promotes species diversity and coexistence in an avian scavenger guild: A field experiment. *Ecology* 93:2570–9.
- Cortés-Avizanda, A., R. Jovani, J. A. Donazar, and V. Grimm. 2014. Bird sky networks: how do avian scavengers use social information to find carrion? *Ecology* 95:1799–1808.
- Courchamp, F., L. Berec, and J. Gascoigne. 2008. *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford University Press.
- Cramp, S., and K. E. L. Simmons. 1980. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa* : Stanley Cramp : 9780198548904.
- Danchin, E., L.-A. Giraldeau, T. J. Valone, and R. H. Wagner. 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science (New York, N.Y.)* 305:487–491.
- Davidson, A. D., M. J. Hamilton, A. G. Boyer, J. H. Brown, and G. Ceballos. 2009. Multiple ecological pathways to extinction in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:10702–10705.
- De la Puente, J., R. Moreno-Opo, and J. C. Del Moral. 2007. El buitre negro en España. Censo Nacional (2006). SEO/BirdLife. Madrid. https://www.researchgate.net/publication/271642421_De_la_Puente_J_Moreno-Opo_R_y_Del_Moral_J_C_2007_El_buitre_negro_en_Espana_Censo_Nacional_2006_SEOBirdLife_Madrid.
- D’Elia, J., J. Brandt, L. J. Burnett, S. M. Haig, J. Hollenbeck, S. Kirkland, B. G. Marcot, A. Punzalan, C. J. West, T. Williams-Claussen, R. Wolstenholme, and R. Young. 2019. Applying circuit theory and landscape linkage maps to reintroduction planning for California Condors. *PLOS ONE* 14:e0226491.
- D’Elia, J., S. M. Haig, M. Johnson, B. G. Marcot, and R. Young. 2015. Activity-specific ecological niche models for planning reintroductions of California condors (*Gymnogyps californianus*). *Biological Conservation* 184:90–99.
- Del Moral, J. C. (Eds.) 2017. *El buitre negro en España, población reproductora en 2017 y método de censo*. SEO/BirdLife. Madrid.
- Demerdzhiev, D., Hristov, H., Dobrev, D., Angelov, I., & Kurtev, M. (2014). Long-term population status, breeding parameters and limiting factors of the Griffon Vulture (*Gyps fulvus* Hablizl, 1783) population in the Eastern Rhodopes, Bulgaria. *Acta zoologica bulgarica*, 66(3), 373-384.

- Devictor, V., R. Julliard, J. Clavel, F. Jiguet, A. Lee, and D. Couvet. 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 17:252–261.
- Díaz, S., U. Pascual, M. Stenseke, B. Martín-López, R. T. Watson, Z. Molnár, R. Hill, K. M. A. Chan, I. A. Baste, K. A. Brauman, S. Polasky, A. Church, M. Lonsdale, A. Larigauderie, P. W. Leadley, A. P. E. van Oudenhoven, F. van der Plaats, M. Schröter, S. Lavorel, Y. Aumeeruddy-Thomas, E. Bukvareva, K. Davies, S. Demissew, G. Erpul, P. Failler, C. A. Guerra, C. L. Hewitt, H. Keune, S. Lindley, and Y. Shirayama. 2018. Assessing nature's contributions to people. *Science* 359:270–272.
- Dobado P.M., Arenas R.M. (Eds.), *The black vulture: status, conservation and studies*. Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, Sevilla, Spain (2012), pp. 13-37
- Dobson, A. P. 2014. Yellowstone Wolves and the Forces That Structure Natural Systems. *PLOS Biology* 12:e1002025.
- Donázar, J. A. (1993). *Los buitres ibéricos: biología y conservación*. JM Rezero Editor.
- Donázar, J. A., G. Blanco, F. Hiraldo, E. Soto-Largo, and J. Oria. 2002. Effects of Forestry and Other Land-Use Practices on the Conservation of Cinereous Vultures. *Ecological Applications* 12:1445–1456.
- Donázar, J. A., A. Cortés-Avizanda, J. A. Fargallo, A. Margalida, M. Moleón, Z. Morales-Reyes, R. Moreno-Opo, J. M. Pérez-García, J. A. Sánchez-Zapata, I. Zuberogoitia, and D. Serrano. 2016. Roles of Raptors in a Changing World: From Flagships to Providers of Key Ecosystem Services. *Ardeola* 63:181–234.
- Duriez, O., R. Harel, and O. Hatzofe. 2019. Studying Movement of Avian Scavengers to Understand Carrion Ecology. Pages 255–274.
- Duriez, O., A. Kato, C. Tromp, G. Dell’Omo, A. L. Vyssotski, F. Sarrazin, and Y. Ropert-Coudert. 2014. How Cheap Is Soaring Flight in Raptors? A Preliminary Investigation in Freely-Flying Vultures. *PLOS ONE* 9:e84887.
- Duriez, O., H. Weimerskirch, and H. Fritz. 2000. Regulation of chick provisioning in the thin-billed prion: an interannual comparison and manipulation of parents. *Canadian Journal of Zoology* 78:1275–1283.
- Dzialak, M. R., M. J. Lacki, K. M. Carter, K. Huie, and J. J. Cox. 2006. An Assessment of Raptor Hacking during a Reintroduction. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 34:542–547.
- Eliotout, B., P. Lecuyer, and O. Duriez. 2007. Premiers résultats sur la biologie de reproduction du Vautour moine *Aegypius monachus* en France. *Alauda* 75:253–264.

- Elliott, K., J. Elliott, L. Wilson, I. Jones, and K. Stenerson. 2011. Density-Dependence in the Survival and Reproduction of Bald Eagles: Linkages to Chum Salmon. *Journal of Wildlife Management* 75:1688–1699.
- Ens, B. J., M. Kersten, A. Brenninkmeijer, and J. B. Hulscher. 1992. Territory Quality, Parental Effort and Reproductive Success of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology* 61:703–715.
- Ewen, J., D. Armstrong, K. Parker, and P. Seddon. 2012. Reintroduction Biology: Integrating Science and Management.
- Ewen, J. G., and D. P. Armstrong. 2007. Strategic monitoring of reintroductions in ecological restoration programmes. *Ecoscience* 14:401–409.
- Fernández-Bellón, D., A. Cortés-Avizanda, R. Arenas, and J. A. Donazar. 2016. Density-dependent productivity in a colonial vulture at two spatial scales. *Ecology* 97:406–416.
- Ferriere, R., F. Sarrazin, S. Legendre, and J. P. Baron. 1996. Matrix population models applied to viability analysis and conservation: Theory and practice using the ULM software. *Acta Oecologica* 17:629–656.
- Fischer, J., and D. Lindenmayer. 2000. Fischer J, Lindenmayer DB.. An assessment of the published results of animal relocations. *Biol Conserv* 96: 1-11. *Biological Conservation* 96:1–11.
- Fluhr, J., S. Benhamou, L. Riotte-Lambert, and O. Duriez. 2017. Assessing the risk for an obligate scavenger to be dependent on predictable feeding sources. *Biological Conservation* 215:92–98.
- Fortin, D., H. L. Beyer, M. S. Boyce, D. W. Smith, T. Duchesne, and J. S. Mao. 2005. WOLVES INFLUENCE ELK MOVEMENTS: BEHAVIOR SHAPES A TROPHIC CASCADE IN YELLOWSTONE NATIONAL PARK. *Ecology* 86:1320–1330.
- Frankham, R. 2009. Genetic Considerations in Reintroduction Programmes for Top-Order, Terrestrial Predators. Pages 371–387 *Reintroduction of Top-Order Predators*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Frey, H., & Walter, W. (1989). The reintroduction of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* into the Alps. *Raptors in the modern world*, 341-344.
- Gaillard, J., M. Festa-Bianchet, and N. Yoccoz. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in ecology & evolution*.
- Gaillard, J.-M., and N. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: A case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294–3306.
- García-Barón, I., A. Cortés-Avizanda, P. H. Verburg, T. A. Marques, R. Moreno-Opo, H. M. Pereira, and J. A. Donazar. 2018. How to fit the distribution of apex scavengers into land-

- abandonment scenarios? The Cinereous vulture in the Mediterranean biome. *Diversity and Distributions* 24:1018–1031.
- García-Herrera, J. J., and L. M. G. García. 2012. Patrones de movimiento y uso del espacio en la dispersión juvenil del buitre negro (. /paper/Patrones-de-movimiento-y-uso-del-espacio-en-la-del-Garc%C3%ADa-Herrera-Garc%C3%ADa/d86da07f1b5bbd421521423243978667653a03d4.
- Gautschi, B., J. P. Müller, B. Schmid, and J. A. Shykoff. 2003. Effective number of breeders and maintenance of genetic diversity in the captive bearded vulture population. *Heredity* 91:9–16.
- Gavashelishvili, A., M. McGrady, M. Ghasabian, and K. L. Bildstein. 2012. Movements and habitat use by immature Cinereous Vultures (*Aegypius monachus*) from the Caucasus. *Bird Study* 59:449–462.
- Genovart, M., D. Oro, and S. Tenan. 2018. Immature survival, fertility, and density dependence drive global population dynamics in a long-lived species. *Ecology* 99:2823–2832.
- González, L. M. (1994) Cinereous Vulture. Pp.24–25 in G. M. Tucker and M. F. Heath *Birds in Europe: their conservation status*. Cambridge, U.K.: BirdLife International (BirdLife Conservation Series no. 3).
- Green, R. E., I. Newton, S. Shultz, A. A. Cunningham, M. Gilbert, D. J. Pain, and V. Prakash. 2004. Diclofenac poisoning as a cause of vulture population declines across the Indian subcontinent. *Journal of Applied Ecology* 41:793–800.
- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140–1162.
- Greenwood, P. J., and P. H. Harvey. 1982. The Natal and Breeding Dispersal of Birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1–21.
- Griffith, B., J. Scott, J. CARPENTER, and C. Reed. 1989. Translocation as a Species Conservation Tool: Status and Strategy. *Science (New York, N.Y.)* 245:477–80.
- Griffiths, C. J., N. Zuël, C. G. Jones, Z. Ahamud, and S. Harris. 2013. Assessing the Potential to Restore Historic Grazing Ecosystems with Tortoise Ecological Replacements. *Conservation Biology* 27:690–700.
- Grünkorn, T., A. Potiek, V. Looft, R. Jonker, N. Chakarov, and O. Krüger. 2013. Territory quality affects the relative importance of habitat heterogeneity and interference competition in a long-lived territorial songbird. *Journal of Avian Biology* 45.
- Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993–1009.
- Guisan, A., R. Tingley, J. B. Baumgartner, I. Naujokaitis-Lewis, P. R. Sutcliffe, A. I. T. Tulloch, T. J. Regan, L. Brotons, E. McDonald-Madden, C. Mantyka-Pringle, T. G. Martin, J. R. Rhodes, R.

- Maggini, S. A. Setterfield, J. Elith, M. W. Schwartz, B. A. Wintle, O. Broennimann, M. Austin, S. Ferrier, M. R. Kearney, H. P. Possingham, and Y. M. Buckley. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* 16:1424–1435.
- Hale, S. L., and J. L. Koprowski. 2018. Ecosystem-level effects of keystone species reintroduction: a literature review: Effects of keystone species reintroduction. *Restoration Ecology* 26:439–445.
- Hanski, I. 1990. Density Dependence, Regulation and Variability in Animal Populations. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 330:141–150.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Harrington, L. A., A. Moehrensclager, M. Gelling, R. P. D. Atkinson, J. Hughes, and D. W. Macdonald. 2013. Conflicting and Complementary Ethics of Animal Welfare Considerations in Reintroductions. *Conservation Biology* 27:486–500.
- Haskins, K. E. 2015. Alternative perspectives on reintroduction success: Alternative perspectives on reintroduction success. *Animal Conservation* 18:409–410.
- Hattab, T., C. Albouy, F. Lasram, S. Somot, F. Le Loc'h, and F. Leprieur. 2014. Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: A multiscale modelling approach. *Global Ecology and Biogeography*.
- van Heezik, Y., R. F. Maloney, and P. J. Seddon. 2009. Movements of translocated captive-bred and released Critically Endangered kaki (black stilts) *Himantopus novaezelandiae* and the value of long-term post-release monitoring. *Oryx* 43:639.
- Hernández, M., and A. Margalida. 2008. Pesticide abuse in Europe: effects on the Cinereous vulture (*Aegypius monachus*) population in Spain. *Ecotoxicology* 17:264–272.
- Hertel, F. 1994. Diversity in Body Size and Feeding Morphology within Past and Present Vulture Assemblages. *Ecology* 75:1074–1084.
- Hill, J. E., T. L. DeVault, J. C. Beasley, O. E. Rhodes, and J. L. Belant. 2018. Effects of vulture exclusion on carrion consumption by facultative scavengers. *Ecology and Evolution* 8:2518–2526.
- Hiraldo, F., and J. A. Donazar. 1990. Foraging time in the Cinereous Vulture *Aegypius monachus*: seasonal and local variations and influence of weather. *Bird Study* 37:128–132.
- Hiraldo, F. (1974). Colonias de cría y censo de los buitres negros (*Aegypius monachus*) en España. *Naturalia Hispanica*, 2. ICONA. Madrid.
- Hirzel, A. H., B. Posse, P.-A. Oggier, Y. Crettenand, C. Glenz, and R. Arlettaz. 2004. Ecological requirements of reintroduced species and the implications for release policy: the case of the bearded vulture. *Journal of Applied Ecology* 41:1103–1116.

- Hoegh-Guldberg, O., L. Hughes, S. McIntyre, D. Lindenmayer, C. Parmesan, H. Possingham, and C. Thomas. 2008. Ecology. Assisted colonization and rapid climate change. *Science* (New York, N.Y.) 321:345–346.
- Hoffmann, M., J. W. Duckworth, K. Holmes, D. P. Mallon, A. S. L. Rodrigues, and S. N. Stuart. 2015. The difference conservation makes to extinction risk of the world's ungulates. *Conservation Biology* 29:1303–1313.
- Houston, D. C., and J. E. Cooper. 1975. The digestive tract of the whiteback griffon vulture and its role in disease transmission among wild ungulates. *Journal of Wildlife Diseases* 11:306–313.
- Hromada, M., M. Antczak, T. J. Valone, and P. Tryjanowski. 2008. Settling Decisions and Heterospecific Social Information Use in Shrikes. *PLOS ONE* 3:e3930.
- Hunter-Ayad, J., R. Ohlemüller, M. R. Recio, and P. J. Seddon. 2020. Reintroduction modelling: A guide to choosing and combining models for species reintroductions. *Journal of Applied Ecology* 57:1233–1243.
- IUCN/SSC. 2013. Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0. Gland, Switzerland: IUCN Species Survival Commission, viiii + 57 pp.
- Jarvis, E. D., S. Mirarab, A. J. Aberer, B. Li, P. Houde, C. Li, S. Y. W. Ho, B. C. Faircloth, B. Nabholz, J. T. Howard, A. Suh, C. C. Weber, R. R. da Fonseca, J. Li, F. Zhang, H. Li, L. Zhou, N. Narula, L. Liu, G. Ganapathy, B. Boussau, M. S. Bayzid, V. Zavidovych, S. Subramanian, T. Gabaldón, S. Capella-Gutiérrez, J. Huerta-Cepas, B. Rekepalli, K. Munch, M. Schierup, B. Lindow, W. C. Warren, D. Ray, R. E. Green, M. W. Bruford, X. Zhan, A. Dixon, S. Li, N. Li, Y. Huang, E. P. Derryberry, M. F. Bertelsen, F. H. Sheldon, R. T. Brumfield, C. V. Mello, P. V. Lovell, M. Wirthlin, M. P. C. Schneider, F. Prosdocimi, J. A. Samaniego, A. M. Vargas Velazquez, A. Alfaro-Núñez, P. F. Campos, B. Petersen, T. Sicheritz-Ponten, A. Pas, T. Bailey, P. Scofield, M. Bunce, D. M. Lambert, Q. Zhou, P. Perelman, A. C. Driskell, B. Shapiro, Z. Xiong, Y. Zeng, S. Liu, Z. Li, B. Liu, K. Wu, J. Xiao, X. Yinqi, Q. Zheng, Y. Zhang, H. Yang, J. Wang, L. Smeds, F. E. Rheindt, M. Braun, J. Fjeldsa, L. Orlando, F. K. Barker, K. A. Jønsson, W. Johnson, K.-P. Koepfli, S. O'Brien, D. Haussler, O. A. Ryder, C. Rahbek, E. Willerslev, G. R. Graves, T. C. Glenn, J. McCormack, D. Burt, H. Ellegren, P. Alström, S. V. Edwards, A. Stamatakis, D. P. Mindell, J. Cracraft, E. L. Braun, T. Warnow, W. Jun, M. T. P. Gilbert, and G. Zhang. 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* (New York, N.Y.) 346:1320–1331.
- Jørgensen, D. 2013. Reintroduction and De-extinction. *BioScience* 63:719–720.
- Jule, K. R., L. A. Leaver, and S. E. G. Lea. 2008. The effects of captive experience on reintroduction survival in carnivores: A review and analysis. *Biological Conservation* 141:355–363.

- Karam-Gemael, M., P. Decker, P. Stoev, M. I. Marques, and A. C. Jr. 2020. Conservation of terrestrial invertebrates: a review of IUCN and regional Red Lists for Myriapoda. *ZooKeys* 930:221–229.
- Kirazli, C. 2016. The impact of some spatial factors on disturbance and reaction distances on nest occupation by the near threatened Cinereous Vulture (*Aegypius monachus*). *North-Western Journal of Zoology* 12:304–313.
- La Morgia, V., E. Malenotti, G. Badino, and F. Bona. 2011. Where do we go from here? Dispersal simulations shed light on the role of landscape structure in determining animal redistribution after reintroduction. *Landscape Ecology* 26:969–981.
- Lavielle, M. 1999. Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. *Stochastic Processes and their Applications* 83:79–102.
- Lavielle, M. 2005. Using penalized contrasts for the change-point problem. *Signal Processing* 85:1501–1510.
- Le Gouar, P. 2007, January 1. Conséquences démographiques et génétiques des comportements de dispersion sur la variabilité des populations restaurées : le cas du Vautour fauve (*Gyps fulvus*). These de doctorat, Paris 6.
- Le Gouar, P., J.-B. Mihoub, and F. Sarrazin. 2012. Dispersal and habitat selection: behavioural and spatial constraints for animal translocations. *Reintroduction biology: integrating science and management*:138–164.
- Le Gouar, P., A. Robert, J.-P. Choisy, S. Henriquet, P. Lecuyer, C. Tessier, and F. Sarrazin. 2008. Roles of Survival and Dispersal in Reintroduction Success of Griffon Vulture (*Gyps fulvus*). *Ecological Applications* 18:859–872.
- Lebreton, J. D., J. E. Hines, R. Pradel, J. D. Nichols, and J. A. Spendelov. 2003. Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. *Oikos* 101:12.
- Lebreton, J.-D., and J. Clobert. 1991. Bird population dynamics, management and conservation: the role of mathematical modelling. Pages 105–125 *Bird population studies*.
- Legendre, S., and J. Clobert. 1995. ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics* 22:817–834.
- Leroy, B., C. Bellard, N. Dubos, A. Colliot, M. Vasseur, C. Courtial, M. Bakkenes, A. Canard, and F. Ysnel. 2014. Forecasted climate and land use changes, and protected areas: the contrasting case of spiders. *Diversity and Distributions* 20:686–697.
- Letty, J., S. MARCHANDEAU, and J. AUBINEAU. 2007. Problems encountered by individuals in animal translocations: Lessons from field studies. *Ecoscience* 14:420–431.
- Levins, R. 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15:237–240.

- Lieury, N., A. Besnard, C. Ponchon, A. Ravayrol, and A. Millon. 2016. Geographically isolated but demographically connected: Immigration supports efficient conservation actions in the recovery of a range-margin population of the Bonelli's eagle in France. *Biological Conservation* 195:272–278.
- Lieury, N., M. Gallardo, C. Ponchon, A. Besnard, and A. Millon. 2015. Relative contribution of local demography and immigration in the recovery of a geographically-isolated population of the endangered Egyptian vulture. *Biological Conservation* 191:349–356.
- de Lucas, M., M. Ferrer, M. J. Bechard, and A. R. Muñoz. 2012. Griffon vulture mortality at wind farms in southern Spain: Distribution of fatalities and active mitigation measures. *Biological Conservation* 147:184–189.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 2001. *The theory of island biogeography*. Princeton university press.
- Mace, G. M., N. J. Collar, K. J. Gaston, C. Hilton-Taylor, H. R. Akçakaya, N. Leader-Williams, E. J. Milner-Gulland, and S. N. Stuart. 2008. Quantification of Extinction Risk: IUCN's System for Classifying Threatened Species. *Conservation Biology* 22:1424–1442.
- Mace, G. M., and R. Lande. 1991. Assessing Extinction Threats: Toward a Reevaluation of IUCN Threatened Species Categories. *Conservation Biology* 5:148–157.
- Malhi, Y., C. E. Doughty, M. Galetti, F. A. Smith, J.-C. Svenning, and J. W. Terborgh. 2016. Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:838–846.
- MaMing, R., L. Lee, X. Yang, and P. Buzzard. 2016. Vultures and sky burials on the Qinghai-Tibet Plateau. *Vulture News* 71:22–35.
- Margalida, A., R. Moreno-Opo, B. E. Arroyo, and A. Arredondo. 2011. Reconciling the conservation of endangered species with economically important anthropogenic activities: interactions between cork exploitation and the cinereous vulture in Spain: Anthropogenic activities and cinereous vulture conservation. *Animal Conservation* 14:167–174.
- Markandya, A., T. Taylor, A. Longo, M. N. Murty, S. Murty, and K. Dhavala. 2008. Counting the cost of vulture decline—An appraisal of the human health and other benefits of vultures in India. *Ecological Economics* 67:194–204.
- Maxwell, S., R. Fuller, T. Brooks, and J. Watson. 2016. Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 536:143–145.
- McCarthy, M. A., D. P. Armstrong, and M. C. Runge. 2012. Adaptive Management of Reintroduction. Pages 256–289 *Reintroduction Biology*. John Wiley & Sons, Ltd.
- McClure, C. J. W., J. R. S. Westrip, J. A. Johnson, S. E. Schulwitz, M. Z. Virani, R. Davies, A. Symes, H. Wheatley, R. Thorstrom, A. Amar, R. Buij, V. R. Jones, N. P. Williams, E. R. Buechley, and S. H.

- M. Butchart. 2018. State of the world's raptors: Distributions, threats, and conservation recommendations. *Biological Conservation* 227:390–402.
- McClure, M. L., A. J. Hansen, and R. M. Inman. 2016. Connecting models to movements: testing connectivity model predictions against empirical migration and dispersal data. *Landscape Ecology* 31:1419–1432.
- McCullagh, P., and J. A. Nelder. 1989. *Generalized Linear Models*, Second Edition. CRC Press.
- McRae, B. H., B. G. Dickson, T. H. Keitt, and V. B. Shah. 2008. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology* 89:2712–2724.
- McRae, B., V. Shah, and A. Edelman. 2016. Circuitscape: modeling landscape connectivity to promote conservation and human health.
- Mihoub, J.-B. 2009, January 1. Réintroductions et comportements de sélection d'habitat : de la modélisation à l'application : cas du Vautour moine *Aegypius monachus* et du Faucon crécerellette *Falco naumanni*. These de doctorat, Paris 6.
- Mihoub, J.-B., P. L. Gouar, and F. Sarrazin. 2009. Breeding habitat selection behaviors in heterogeneous environments: implications for modeling reintroduction. *Oikos* 118:663–674.
- Mihoub, J.-B., F. Jiguet, P. Lécuyer, B. Eliotout, and F. Sarrazin. 2014a. Modelling nesting site suitability in a population of reintroduced Eurasian black vultures = *Aegypius monachus* in the Grands Causses, France. *Oryx* 48:116–124.
- Mihoub, J.-B., K. Princé, O. Duriez, P. Lécuyer, B. Eliotout, and F. Sarrazin. 2014b. Comparing the effects of release methods on survival of the Eurasian black vulture *Aegypius monachus* reintroduced in France. *Oryx* 48:106–115.
- Mihoub, J.-B., A. Robert, P. Le Gouar, and F. Sarrazin. 2011b. Post-Release Dispersal in Animal Translocations: Social Attraction and the “Vacuum Effect.” *PLoS ONE* 6:e27453.
- Mishra, A., P. P. Chakraborty, and S. Dey. 2020. Dispersal evolution diminishes the negative density dependence in dispersal. *bioRxiv*:2020.06.07.138818.
- Mitkus, M., S. Potier, G. R. Martin, O. Duriez, and A. Kelber. 2018, April 26. Raptor Vision. <https://oxfordre.com/neuroscience/view/10.1093/acrefore/g780190264086.001.0001/acrefore-g780190264086-e-232>.
- Monks, L., D. Coates, T. Bell, and M. L. Bowles. 2012. Determining Success Criteria for Reintroductions of Threatened Long-Lived Plants. Pages 189–208 in J. Maschinski, K. E. Haskins, and P. H. Raven, editors. *Plant Reintroduction in a Changing Climate*. Island Press/Center for Resource Economics, Washington, DC.
- Monnet, A.-C. 2014, December 16. Apport des modèles de niche aux translocations d'espèces : cas du renforcement de populations d'Outarde houbara. phdthesis, Université Pierre et Marie Curie - Paris VI.

- Monsarrat, S., S. Benhamou, F. Sarrazin, C. Bessa-Gomes, W. Bouten, and O. Duriez. 2013. How Predictability of Feeding Patches Affects Home Range and Foraging Habitat Selection in Avian Social Scavengers? *PLoS ONE* 8:e53077.
- Morales-Reyes, Z., B. Martín-López, M. Moleón, P. Mateo-Tomás, F. Botella, A. Margalida, J. A. Donazar, G. Blanco, I. Pérez, and J. A. Sánchez-Zapata. 2018. Farmer Perceptions of the Ecosystem Services Provided by Scavengers: What, Who, and to Whom. *Conservation Letters* 11:e12392.
- Morandini, V., S. Dietz, I. Newton, and M. Ferrer. 2019. The role of age of first breeding in modeling raptor reintroductions. *Ecology and Evolution* 9:2978–2985.
- Morán-lópez, R., J. M. Sánchez, E. Costillo, C. Corbacho, and A. Villegas. 2006. Spatial variation in anthropic and natural factors regulating the breeding success of the cinereous vulture (*Aegypius monachus*) in the SW Iberian Peninsula. *Biological Conservation* 130:169–182.
- Moreno-Opo, R., A. Arredondo, and F. Guil. 2010. Foraging range and diet of cinereous vulture “*Aegypius monachus*” using livestock resources in central Spain. *Ardeola* 57:111–119.
- Moreno-Opo, R., M. Fernández-Olalla, A. Margalida, Á. Arredondo, and F. Guil. 2014. Influence of Environmental Factors on the Breeding Success of Cinereous Vultures *Aegypius monachus*. *Acta Ornithologica* 48:187–193.
- Moreno-Opo, R., and A. Margalida. 2013. Conservation of the Cinereous Vulture *Aegypius monachus* in Spain (1966-2011): A bibliometric review of threats, research and adaptive management. Bird Conservation International.
- Moreno-Opo, R., A. Trujillano, Á. Arredondo, L. M. González, and A. Margalida. 2015. Manipulating size, amount and appearance of food inputs to optimize supplementary feeding programs for European vultures. *Biological Conservation* 181:27–35.
- Moreno-Opo, R., A. Trujillano, and A. Margalida. 2020. Larger size and older age confer competitive advantage: dominance hierarchy within European vulture guild. *Scientific Reports* 10:2430.
- Morris, W. F., and D. F. Doak. 2002. Quantitative conservation biology. Sinauer Associates.
- Naimi, B. 2015. usdm: uncertainty analysis for species distribution models. R package version 1.1–15. R Documentation <http://www.rdocumentation.org/packages/usdm>.
- Nathan, R., W. M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz, and P. E. Smouse. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19052–19059.
- Nevoux, M. 2008, January 23. Réponse démographique des populations longévives aux changements climatiques: importance de la variabilité spatio-temporelle et de l’hétérogénéité individuelle. phdthesis, Université de La Rochelle.
- Newton, I. 1979. Population Ecology of Raptors. Buteo Books, Vermillion, SD.

- Nichols, J. D., and W. L. Kendall. 1995. The use of multi-state capture-recapture models to address questions in evolutionary ecology. *Journal of Applied Statistics* 22:835–846.
- O'Donnel, M. S., and D. A. Ignizio. 2012. Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States. Page 17. USGS Numbered Series, U.S. Geological Survey, Reston, VA.
- Ogada, D., P. Shaw, R. L. Beyers, R. Buij, C. Murn, J. M. Thiollay, C. M. Beale, R. M. Holdo, D. Pomeroy, N. Baker, S. C. Krüger, A. Botha, M. Z. Virani, A. Monadjem, and A. R. E. Sinclair. 2016. Another Continental Vulture Crisis: Africa's Vultures Collapsing toward Extinction. *Conservation Letters* 9:89–97.
- Ogada, D., M. Torchin, M. Kinnaird, and V. Ezenwa. 2012. Effects of Vulture Declines on Facultative Scavengers and Potential Implications for Mammalian Disease Transmission. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* 26:453–60.
- Oli, M. K., and F. S. Dobson. 2003. The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Cole's prediction revisited. *The American Naturalist* 161:422–440.
- Oosthuizen, W. C., R. Pradel, M. N. Bester, and P. J. N. de Bruyn. 2019. Making use of multiple surveys: Estimating breeding probability using a multievent-robust design capture–recapture model. *Ecology and Evolution* 9:836–848.
- Orians, G. H., & Pearson, N. E. (1979). On the theory of central place foraging. *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, Columbus, 2, 155-177.
- Oro, D., A. Margalida, M. Carrete, R. Heredia, and J. Donazar. 2008. Testing the Goodness of Supplementary Feeding to Enhance Population Viability in an Endangered Vulture. *PloS one* 3:e4084.
- Ortiz-Urbina, E., L. Diaz-Balteiro, and C. Iglesias-Merchan. 2020. Influence of Anthropogenic Noise for Predicting Cinereous Vulture Nest Distribution. *Sustainability* 12:1–17.
- Osipova, L., M. M. Okello, S. J. Njumbi, S. Ngene, D. Western, M. W. Hayward, and N. Balkenhol. 2019. Using step-selection functions to model landscape connectivity for African elephants: accounting for variability across individuals and seasons. *Animal Conservation* 22:35–48.
- Parker, K., J. Ewen, and P. Seddon. 2013. Post-release monitoring of bird translocations. *Notornis* 60:85–92.
- Parvanov, D., E. Stoyanov, N. Vangelova, H. Peshev, A. Grozdanov, V. Delov, and Y. Iliev. 2018. Vulture mortality resulting from illegal poisoning in the southern Balkan Peninsula. *Environmental Science and Pollution Research International* 25:1706–1712.
- Patrick, S. C., Bearhop, S., Grémillet, D., Lescroël, A., Grecian, W. J., Bodey, T. W., ... & Votier, S. C. (2014). Individual differences in searching behaviour and spatial foraging consistency in a central place marine predator. *Oikos*, 123(1), 33-40.

- Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12:361–371.
- Perrig, P., S. Lambertucci, J. Cruz, P. Alarcón, P. Plaza, A. Middleton, G. Blanco, J. Sánchez-Zapata, J. Donázar, and J. Pauli. 2020. Identifying conservation priority areas for the Andean condor in southern South America. *Biological Conservation* 243:108494.
- Peters, W., M. Hebblewhite, M. Cavedon, L. Pedrotti, A. Mustoni, F. Zibordi, C. Groff, M. Zanin, and F. Cagnacci. 2015. Resource selection and connectivity reveal conservation challenges for reintroduced brown bears in the Italian Alps. *Biological Conservation* 186:123–133.
- Pettex, E., S.-H. Lorentsen, D. Grémillet, O. Gimenez, R. T. Barrett, J.-B. Pons, C. Bohec, and F. Bonadonna. 2012. Multi-scale foraging variability in Northern gannet (*Morus bassanus*) fuels potential foraging plasticity. *Marine Biology*.
- Pettorelli, N. 2013. *The Normalized Difference Vegetation Index*. OUP Oxford.
- Pettorelli, N., J.-M. Gaillard, A. Mysterud, P. Duncan, N. Chr. Stenseth, D. Delorme, G. Van Laere, C. Toïgo, and F. Klein. 2006. Using a proxy of plant productivity (NDVI) to find key periods for animal performance: the case of roe deer. *Oikos* 112:565–572.
- Piedallu, B., P.-Y. Quenette, C. Mounet, N. Lescureux, M. Borelli-Massines, E. Dubarry, J.-J. Camarra, and O. Gimenez. 2016. Spatial variation in public attitudes towards brown bears in the French Pyrenees. *Biological Conservation* 197:90–97.
- Pimm, S. L., C. N. Jenkins, R. Abell, T. M. Brooks, J. L. Gittleman, L. N. Joppa, P. H. Raven, C. M. Roberts, and J. O. Sexton. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344.
- Poirazidis, K., V. Goutner, T. Skartsi, and G. Stamou. 2004. Modelling nesting habitat as a conservation tool for the Eurasian black vulture (*Aegypius monachus*) in Dadia Nature Reserve, northeastern Greece. *Biological Conservation* 118:235–248.
- Potier, S., O. Duriez, A. Célérier, J.-L. Liegeois, and F. Bonadonna. 2019. Sight or smell: which senses do scavenging raptors use to find food? *Animal Cognition* 22:49–59.
- Poulakakis, N., A. Antoniou, G. Mantziou, A. Parmakelis, T. Skartsi, D. Vasilakis, J. Elorriaga, J. De La Puente, A. Gavashelishvili, and M. Ghasabyan. 2008. Population structure, diversity, and phylogeography in the near-threatened Eurasian black vultures *Aegypius monachus* (Falconiformes; Accipitridae) in Europe: insights from microsatellite and mitochondrial DNA variation. *Biological Journal of the Linnean Society* 95:859–872.
- Pradel, R. 2005. Multievent: An Extension of Multistate Capture-Recapture Models to Uncertain States. *Biometrics* 61:442–7.

- Pradel, R., R. Choquet, and A. Béchet. 2012. Breeding Experience Might Be a Major Determinant of Breeding Probability in Long-Lived Species: The Case of the Greater Flamingo. *PLoS ONE* 7:e51016.
- Pradel, R., A. R. Johnson, A. Viallefont, R. G. Nager, and F. Cézilly. 1997. Local Recruitment in the Greater Flamingo: A New Approach Using Capture–Mark–Recapture Data. *Ecology* 78:1431–1445.
- Price, M. R. S. 1989. *Animal Reintroductions: The Arabian Oryx in Oman*. Cambridge University Press.
- Primack, R. B., F. Sarrazin, and J. Lecomte. 2012. *Biologie de la conservation*. Dunod, Paris.
- Prinzinger, R., B. Nagel, O. Bahat, R. Bögel, E. Karl, D. Weihs, and C. Walzer. 2002. Energy metabolism and body temperature in the Griffon Vulture (*Gyps fulvus*) with comparative data on the Hooded Vulture (*Necrosyrtes monachus*) and the White-backed Vulture (*Gyps africanus*). *Journal für Ornithologie* 143:456–467.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist* 132:652–661.
- Quenette, P. Y., M. Alonso, L. Chayron, P. Cluzel, E. Dubarry, D. Dubreuil, S. Palazon, and M. Pomarol. 2001. Preliminary Results of the First Transplantation of Brown Bears in the French Pyrenees. *Ursus* 12:115–120.
- Reading, R., D. Kenny, J. Azua, T. Garrett, M. Willis, and T. Purevsuren. 2010. Ecology of Eurasian Black Vultures (*Aegypius monachus*) in Ikh Nart Nature Reserve, Mongolia. *Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei / Exploration into the Biological Resources of Mongolia*, ISSN 0440-1298.
- Reading, R. P., B. Miller, and D. Shepherdson. 2013. The value of enrichment to reintroduction success. *Zoo Biology* 32:332–341.
- Ricciardi, A., and D. Simberloff. 2009. Assisted colonization is not a viable conservation strategy. *Trends in Ecology & Evolution* 24:248–253.
- Ripple, W. J., C. Wolf, T. M. Newsome, M. Galetti, M. Alamgir, E. Crist, M. I. Mahmoud, W. F. Laurance, and 364 Scientist Signatories from 184 Countries. 2017. World Scientists' Warning to Humanity: A Second Notice. *BioScience* 67:1026–1028.
- Robert, A., B. Colas, I. Guigon, C. Kerbiriou, J.-B. Mihoub, M. Saint-Jalme, and F. Sarrazin. 2015a. Reintroducing reintroductions into the conservation arena. *Animal Conservation* 18:413–414.
- Robert, A., B. Colas, I. Guigon, C. Kerbiriou, J.-B. Mihoub, M. Saint-Jalme, and F. Sarrazin. 2015b. Defining reintroduction success using IUCN criteria for threatened species: a demographic assessment. *Animal Conservation* 18:397–406.

- Robert, A., D. Couvet, and F. Sarrazin. 2007a. Integration of demography and genetics in population restorations. *Ecoscience* 14:463–471.
- Robert, A., F. Sarrazin, D. Couvet, and S. Legendre. 2004. Releasing Adults versus Young in Reintroductions: Interactions between Demography and Genetics. *Conservation Biology* 18:1078–1087.
- Robert, A., C. Thévenin, K. Princé, F. Sarrazin, and J. Clavel. 2017. De-extinction and evolution. *Functional Ecology* 31:1021–1031.
- Rodrigues, A., J. Pilgrim, J. Lamoreux, M. Hoffmann, and T. Brooks. 2006. The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in ecology & evolution* 21:71–6.
- Roggenbuck, M., I. B. Schnell, N. Blom, J. Bælum, M. F. Bertelsen, T. Sicheritz-Pontén, S. J. Sørensen, M. T. P. Gilbert, G. R. Graves, and L. H. Hansen. 2014. The microbiome of New World vultures. *Nature Communications* 5:1–8.
- Ruxton, G. D., and D. C. Houston. 2004. Obligate vertebrate scavengers must be large soaring fliers. *Journal of Theoretical Biology* 228:431–436.
- RYAN, C. J., and I. G. JAMIESON. 1998. Estimating the home range and carrying capacity for takahe (*Porphyrio mantelli*) on predator-free offshore islands: implications for future management. *New Zealand Journal of Ecology*:17–24.
- Safford, R., J. Andevski, A. Botha, C. G. R. Bowden, N. Crockford, R. Garbett, A. Margalida, I. Ramírez, M. Shobrak, J. Tavares, and N. P. Williams. 2019. Vulture conservation: the case for urgent action. *Bird Conservation International* 29:1–9.
- Santangeli, A., M. Girardello, E. Buechley, A. Botha, E. D. Minin, and A. Moilanen. 2019. Priority areas for conservation of Old World vultures. *Conservation Biology* 33:1056–1065.
- Sanz-Aguilar, A., A. Cortés-Avizanda, D. Serrano, G. Blanco, O. Ceballos, J. M. Grande, J. L. Tella, and J. A. Donazar. 2017. Sex- and age-dependent patterns of survival and breeding success in a long-lived endangered avian scavenger. *Scientific Reports* 7.
- Sarrazin, F. 2007. Introductory remarks: A demographic frame for reintroductions. *Ecoscience* 14.
- Sarrazin, F., C. Bagnolini, J. Pinna, E. Danchin, and J. Clobert. 1994. High survival estimates of griffon-vultures (*gyps-Fulvus-Fulvus*) in a reintroduced population. *Auk* 111:853–862.
- Sarrazin, F., C. Bagnolinp, J. L. Pinna, and E. Danchin. 1996. Breeding biology during establishment of a reintroduced Griffon Vulture *Gyps fulvus* population. *Ibis* 138:315–325.
- Sarrazin, F., and R. Barbault. 1996. Reintroduction : Challenges and Lessons for Basic Ecology. *Trends in ecology & evolution* 11:474–8.
- Sarrazin, F., and J. Lecomte. 2016. Evolution in the Anthropocene. *Science* 351:922–923.
- Sarrazin, F., and S. Legendre. 2000a. Demographic approach to releasing adults versus young in reintroductions. *Conservation Biology* 14:488–500.

- Sarrazin, F., and S. Legendre. 2000b. Demographic Approach to Releasing Adults versus Young in Reintroductions. *Conservation Biology* 14:488–500.
- Schaaf, A. A., and M. R. de la Peña. 2020. Bird nest orientation and local temperature: an analysis over three decades. *Ecology* 101:e03042.
- Schaub, M., and F. Abadi. 2010. Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *Journal of Ornithology*.
- Schaub, M., R. Zink, H. Beissmann, F. Sarrazin, and R. Arlettaz. 2009. When to end releases in reintroduction programmes: demographic rates and population viability analysis of bearded vultures in the Alps. *Journal of Applied Ecology* 46:92–100.
- Seddon, P. J. 2015. Using the IUCN Red List criteria to assess reintroduction success. *Animal Conservation* 18:407–408.
- Seddon, P. J., D. P. Armstrong, and R. F. Maloney. 2007. Developing the Science of Reintroduction Biology. *Conservation Biology* 21:303–312.
- Seddon, P. J., C. J. Griffiths, P. S. Soorae, and D. P. Armstrong. 2014. Reversing defaunation: Restoring species in a changing world. *Science* 345:406–412.
- Seddon, P. J., P. S. Soorae, and F. Launay. 2005. Taxonomic bias in reintroduction projects. *Animal Conservation* 8:51–58.
- Seddon, P. J., W. M. Strauss, and J. Innes. 2012. Animal Translocations: What are they and why do we do them? *Integrating Science and Management*:1–32.
- Sergio F, Blas J, Hiraldo F. 2009. Predictors of floater status in a long-lived bird: a cross-sectional and longitudinal test of hypotheses. *Journal of Animal Ecology* 78:109–118.
- Sherrod, S. K. 1982. *Hacking: A Method for Releasing Peregrine Falcons and Other Birds of Prey*. Peregrine Fund.
- Shryock, D., T. Esque, and L. Hughes. 2014. Population viability of *Pediocactus bradyi* (Cactaceae) in a changing climate. *American journal of botany* 101:1944–53.
- Signer, J., J. Fieberg, and T. Avgar. 2019. Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecology and Evolution* 9:880–890.
- Skartsi, T., J. Elorriaga, D. Vasilakis, and K. Poirazidis. 2008. Population size, breeding rates and conservation status of Eurasian black vulture in the Dadia National Park, Thrace, NE Greece. *Journal of Natural History - J NATUR HIST* 42:345–353.
- Soulé, M. E. 1985. What Is Conservation Biology? *BioScience* 35:727–734.
- Soulé, M., Noss, R., 1998. Rewilding and biodiversity: complementary goals for continental conservation. *Wild Earth* 8, 18–28.
- Stadtmann, S., and P. Seddon. 2018. Release site selection: Reintroductions and the habitat concept. *Oryx*:1–9.

- Steenhof, K. 2017. Coming to Terms About Describing Golden Eagle Reproduction. *Journal of Raptor Research* 51:378–390.
- Steenhof, K., and I. Newton. 2007. Assessing nesting success and productivity. Pages 181–191 in D. M. Bird and K. L. Bildstein, editors. *Raptor Research and Management Techniques*. Hancock House.
- Stringer, A. P., and M. J. Gaywood. 2016. The impacts of beavers *Castor* spp. on biodiversity and the ecological basis for their reintroduction to Scotland, UK. *Mammal Review* 46:270–283.
- Sutherland, Mitchell R, and Prior S. V. 2012. The role of “Conservation Evidence” in improving conservation management. *Conservation Evidence* 9:1–2.
- Svenning, J.-C., P. B. M. Pedersen, C. J. Donlan, R. Ejrnæs, S. Faurby, M. Galetti, D. M. Hansen, B. Sandel, C. J. Sandom, J. W. Terborgh, and F. W. M. Vera. 2016. Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:898–906.
- Tapia, L., and I. Zuberogoitia. 2018. Breeding and Nesting Biology in Raptors. Pages 63–94 in J. H. Sarasola, J. M. Grande, and J. J. Negro, editors. *Birds of Prey*. Springer International Publishing, Cham.
- Tavecchia, G., R. Pradel, M. Genovart, and D. Oro. 2007. Density-dependent parameters and demographic equilibrium in open populations. *Oikos* 116:1481–1492.
- Terrasse, M., F. Sarrazin, J. Choisy, S. Henriquet, P. Lecuyer, J. Pinna, and C. Tessier. 2004. A Success Story : The Reintroduction of Griffon Gyps fulvus and Black Aegypius monachus Vultures in France. Pages 127–145.
- Tewes, E. 1996. The Eurasian black vulture *Aegypius monachus* L. Management techniques and habitat requirements. PhD. Dissertation, University of Vienna.
- Tewes, E., Sanchez Artés, J. J. & Ramirez, P. 2004. Status and conservation of the European Black vulture *Aegypius monachus* in Europe. In *Raptors Worldwide* (eds. R. D. Chancellor & B. –U. Meyburg), pp. 177–184. WWGBP & MME Penti Kft. Budapest.
- Thaxter, C. B., G. M. Buchanan, J. Carr, S. H. M. Butchart, T. Newbold, R. E. Green, J. A. Tobias, W. B. Foden, S. O’Brien, and J. W. Pearce-Higgins. 2017. Bird and bat species’ global vulnerability to collision mortality at wind farms revealed through a trait-based assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284:20170829.
- Thevenin, C. 2018, November 30. Contribution des stratégies de réintroduction à la conservation de la biodiversité à large échelle. Analyse des restaurations de populations d’oiseaux et de mammifères en Europe. <http://www.theses.fr/s235671>.

- Thévenin, C., A. Morin, C. Kerbiriou, F. Sarrazin, and A. Robert. 2020. Heterogeneity in the allocation of reintroduction efforts among terrestrial mammals in Europe. *Biological Conservation* 241:108346.
- Thévenin, C., M. Mouchet, A. Robert, C. Kerbiriou, and F. Sarrazin. 2018. Reintroductions of birds and mammals involve evolutionarily distinct species at the regional scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115:3404.
- Thiollay, J. M. (1994). Family Accipitridae (Hawks and Eagles). — In: *Handbook of the Birds of the World* (J. del Hoyo, A. Elliott & J. Sargatal, eds). Lynx Edicion, Barcelona, p. 52-205.
- Thurfjell, H., S. Ciuti, and M. S. Boyce. 2014. Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology* 2:4.
- UICN. 2012. *Catégories et Critères de la Liste rouge de l'UICN : version 3.1, deuxième édition*.
- Vasilakis, D. P., K. S. Poirazidis, and J. N. Elorriaga. 2008. Range use of a Eurasian black vulture (*Aegypius monachus*) population in the Dadia-Lefkimi-Soufli National Park and the adjacent areas, Thrace, NE Greece. *Journal of Natural History* 42:355–373.
- Vasilakis, D. P., D. P. Whitfield, and V. Kati. 2017. A balanced solution to the cumulative threat of industrialized wind farm development on cinereous vultures (*Aegypius monachus*) in south-eastern Europe. *PLOS ONE* 12:e0172685.
- Vasilakis, D. P., D. P. Whitfield, S. Schindler, K. S. Poirazidis, and V. Kati. 2016. Reconciling endangered species conservation with wind farm development: Cinereous vultures (*Aegypius monachus*) in south-eastern Europe. *Biological Conservation* 196:10–17.
- Wakefield, E. D., Bodey, T. W., Bearhop, S., Blackburn, J., Colhoun, K., Davies, R., ... & Jessopp, M. J. (2013). Space partitioning without territoriality in gannets. *Science*, 341(6141), 68-70.
- Walters, J., S. Derrickson, M. Fry, S. Haig, J. Marzluff, and J. Wunderle Joseph. 2010. Status of the California Condor and Efforts to Achieve Its Recovery. *The Auk* 127:969–1001.
- Willis, S. G., J. K. Hill, C. D. Thomas, D. B. Roy, R. Fox, D. S. Blakeley, and B. Huntley. 2009. Assisted colonization in a changing climate: a test-study using two U.K. butterflies. *Conservation Letters* 2:46–52.
- Wolf, C., and W. J. Ripple. 2018. Rewilding the world's large carnivores. *Royal Society Open Science* 5:172235.
- Wolfinger, R., and M. O'Connell. 1993. Generalized linear mixed models a pseudo-likelihood approach. *Journal of Statistical Computation and Simulation* 48:233–243.
- World Health Organization, Convention on Biological Diversity (Organization), and United Nations Environment Programme. 2015. *Connecting global priorities: biodiversity and human health: a state of knowledge review*.

- WWF (2020) Living Planet Report 2020 -Bending the curve of biodiversity loss. Almond, R.E.A., Grooten M. and Petersen, T. (Eds). WWF, Gland, Switzerland.
- Xirouchakis, S. M., & Andreou, G. (2009). Foraging behaviour and flight characteristics of Eurasian griffons *Gyps fulvus* in the island of Crete, Greece. *Wildlife Biology*, 15(1), 37-52.
- Yamaç, E., & Günyel, E. (2010). Diet of the Eurasian Black Vulture, *Aegypius monachus* Linnaeus, 1766, in Turkey and implications for its conservation: (Aves: Falconiformes). *Zoology in the Middle East*, 51(1), 15-22.
- Yang, L. H., J. L. Bastow, K. O. Spence, and A. N. Wright. 2008. What can we learn from resource pulses? *Ecology* 89:621–634.
- Zeller, K., K. McGarigal, and A. Whiteley. 2012. Estimating landscape resistance to movement: A review. *Landscape Ecology* 27.
- Ziolkowska, E., K. Ostapowicz, T. Kuemmerle, K. Perzanowski, V. Radeloff, and J. Kozak. 2012. Potential habitat connectivity of European bison (*Bison bonasus*) in the Carpathians. *Biological Conservation* 146:188–196.
- Ziolkowska, E., K. Perzanowski, B. Bleyhl, K. Ostapowicz, and T. Kuemmerle. 2016. Understanding unexpected reintroduction outcomes: Why aren't European bison colonizing suitable habitat in the Carpathians? *Biological Conservation* 195:106–117.

Annexes

Annexe 1

Article 1. High long-term survival and asymmetric movements in a reintroduced metapopulation of cinereous vultures

par

Typhaine Rousteau, Olivier Duriez, Roger Pradel, François Sarrazin, Thierry David, Sylvain Henriquet, Christian Tessier & Jean-Baptiste Mihoub

Article en révision chez Écosphère

Running Head

Survival and movement in reintroductions

High long-term survival and asymmetric movements in a reintroduced metapopulation of cinereous vultures

Typhaine Rousteau¹, Olivier Duriez², Roger Pradel², François Sarrazin¹, Thierry David³, Sylvain Henriquet⁴, Christian Tessier⁵ & Jean-Baptiste Mihoub¹

¹ Sorbonne Université, Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS, CESCO, UMR 7204, CP135, 43 rue Buffon, 75005 Paris, France.

² Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS Université de Montpellier EPHE Université Paul Valéry, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

³ Ligue pour la Protection des Oiseaux Grands Causses, Le Bourg 12720 Peyreleau, France.

⁴ Ligue pour la Protection des Oiseaux Provence-Alpes-Côte d'Azur, 6 avenue Jean Jaurès 83 400 Hyères, France.

⁵ Association Vautours en Baronnies, Mairie 26510 Rémuzat, France.

Typhaine Rousteau : typhaine.rousteau@gmail.com (**Corresponding author**)

Olivier Duriez : olivier.duriez@univ-montp2.fr

Roger Pradel : roger.pradel@cefe.cnrs.fr

François Sarrazin : sarrazin@mnhn.fr

Thierry David : thierry.david@lpo.fr

Sylvain Henriquet : sylvain.henriquet@lpo.fr

Christian Tessier : vautourbaronnies26@gmail.com

Jean-Baptiste Mihoub : jean-baptiste.mihoub@mnhn.fr

Highlights

- We studied survival and movements in cinereous vulture translocated in two regions
- Movement and survival were respectively higher and lower in young than in adults
- Post-release reduction of survival and movement varied among regions
- We advise releasing adults at first to increase local settlement success
- Metapopulation restoration requires accurate assessment of survival and movements

Abstract

Post-release mortality and movements are critical factors of translocation failure. Yet, survival and movement reflect different demographic and behavioral processes and may therefore have contrasted responses to management, although they are often very difficult to disentangle in animal populations. To provide guidance in animal translocations, we discriminated the respective roles of survival and movement in the long-term dynamic of a translocated metapopulation of Cinereous vultures (*Aegypius monachus*) in France using multievent capture-recapture analyses of reintroduced (n=119) and wild-born individuals (n=163) observations. Annual apparent survival rates were high and structured in age (>0.8 for young and >0.9 for adults) and did not differ between individuals origin (wild-born or released), release methods (aviary or hacking) nor between regions (Alps and Causses), except for those released in the Alps experiencing a reduced survival for one year after release. In contrast, age structure movements differed between populations and origin status. Wild-born young from the Causses were more erratic than those from the Alps and older individuals, whereas vultures reintroduced in the Causses demonstrated restricted movements during their first year after release. Despite such asymmetric movements, we overall highlight a strong tropism of individuals whatever the region and their origin. Since movement and survival were respectively higher and lower in young compared to adults, we recommend to first release adults in the primary stage of metapopulation translocations for increasing the establishment success at the release site. Further releasing young and securing successful breeding into the wild would increase demographic growth and between population connections.

Keywords: *Aegypius monachus*; multievent capture-recapture modeling; demography; raptors; vultures; scavengers; reintroduction.

1. Introduction

Reintroductions are critical recovery measures to counter biodiversity loss by aiming at re-establishing viable populations over the long term (Sarrazin and Barbault 1996, IUCN/SSC 2013, Seddon et al. 2014). Reintroduction outcomes depend on various factors affecting the different phases of reintroduced population dynamic across time-scales: establishment, growth and regulation phase (Sarrazin 2007). Although reintroduction contributes successfully to species recovery only once reintroduced population has reached the regulation phase (Robert et al. 2015), intermediate progress assessments are crucial for adaptive management (Sarrazin 2007, Armstrong and Seddon 2008, Parker et al. 2013). In addition to survival and breeding settlement, post-release movements have been documented as major drivers of translocated population dynamics (Hanski 1991), especially at the early stages of population establishment when individuals move away from the release site (Le Gouar et al. 2012). Intense dispersal of released individuals within a metapopulation network can indeed lead to local reintroduction failure while reinforcing newly established or remnant population at regional scale (Le Gouar et al. 2008, Mihoub et al. 2011). Therefore, metapopulation restoration is particularly challenging in highly mobile species.

Distinguishing between temporary or permanent dispersal and survival is thus of paramount importance for assessing short-term and long-term viability (Ergon and Gardner 2014, Newton et al. 2016) of translocated populations. Post-release cost on demographic parameters (Armstrong and Reynolds 2012), such as decreased local survival, has been reported particularly in birds (e.g. Sarrazin et al. 1994, Evans et al. 2009) as possible results of a lack of personal experience in the wild (Tavecchia et al. 2009) or sub-optimal habitat selection (Mihoub et al. 2009). However, it still remains often unclear whether post-release costs reflect mortality or emigration. In long-lived raptors, survival generally increases with age (Newton et al. 2016). During the first year of life, fledglings need to learn essential skills to become independent from the adults. In the following years, they progressively prospect new areas as immatures and sub-adults before settling in a site for breeding as adults (Reed et al. 1999). Such age-structured processes may affect both movement and survival patterns depending on the respective abilities and requirements of each life-stage. Consequently, the age of individuals to be released need to be considered with care as it has contrasted consequences to the different phases of reintroduced population dynamics and therefore, strongly influence the outcomes of translocations. Specifically, releasing adults can maximize the establishment phase on the short to mid-term in both isolated population (Sarrazin and Legendre 2000) and metapopulation network (Mihoub et al. 2011) despite higher demographic

costs than juveniles, whereas the release of juveniles may benefit to the long-term population viability when genetic inbreeding depression and mutational meltdown occur (Robert et al. 2004).

Taking advantage of the intense individual monitoring in three reintroduction programs of Cinereous vultures (*Aegypius monachus*) in France over 25 years, we aimed at quantifying post-release survival and between-population movement rates. After about two centuries of dramatic decline resulting from poisoning, hunting, habitat destruction and decreasing food availability (Donazar et al. 2002, Poirazidis et al. 2004, Morán-lópez et al. 2006), the Cinereous vulture has been almost completely extirpated from the western part of its historic range in the late 20th century's (Cramp and Simmons 1980). Today, the species is slowly recovering in Europe, thanks to intense conservation efforts, including legal protection of the species and its habitat in natural reserves (Moreno-Opo and Margalida 2014) or translocation programs (Mihoub et al. 2014b). In France, the first reintroduction of Cinereous vulture was initiated in the 1992 and 2004 in the Causses region and this program was then followed by two others in Western border of the Alps (Fig. 1), in the Baronnies (2004 to 2018) and Verdon (2005 to 2020). The two Alpine translocations are still in their establishment phase, hence it is too early to assess their complete demographic success. At this stage, the individuals released in both Alpine translocations and their descent regularly merged and interacted. They all constituted an Alpine population. In the Causses, the observed population growth decelerated since 2011 with 20 to 25 breeding pairs on average, despite good breeding success. However, it is not clear if this population suffered unexpected constraints on growth or already reached the regulation phase. Indeed, previous assessment of nesting habitat suitability suggested a five fold higher carrying capacity (Mihoub et al. 2014a) and food availability seemed high over the period.

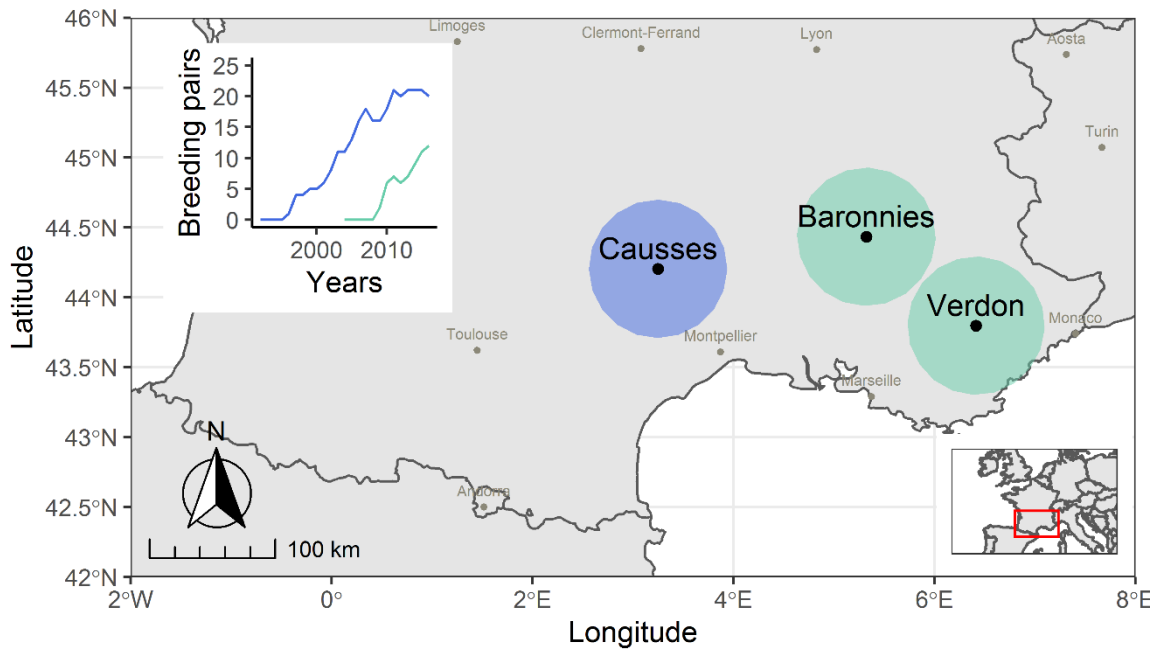


Figure 1: Locations of the three reintroduction programs of Cinereous vultures in France. Release sites (aviaries) are indicated by dots, surrounded by circles of 55 km radius. Inset: Annual numbers of breeding pairs in the Causses (blue) and in the Alps (green).

Here we used capture-recapture data from the long-term monitoring following of these translocations to discriminate the respective roles of survival and movement in the restoration dynamics of the French metapopulation of Cinereous vultures. We particularly considered the response of survival and movement to: (1) individual factors such as age and origin (wild-born or released), (2) environmental and social factors related to the local characteristics of each region (Causses and Alps), and (3) release methods (age at release, time spent in captivity). First, we aimed at quantifying possible post-release effects on both survival and movement parameters. Since age at release and/or release method could play a role on the cost on survival and movement patterns, we predicted a higher release cost on survival in adults than in juvenile and immatures as previously shown in vulture species (Sarrazin et al. 1994, Mihoub et al. 2014b). Second, we compared survival and movement rates within both Causses and Alpine populations in order to understand if the apparent stagnation of the Causses breeding population was related to mortality or to emigration toward the Alps. Indeed, since the first release in the Alps in 2004, conspecific attraction could have led individuals to exhibit two-way movements between the different reintroduction sites (Mihoub et al. 2011). We focused only on movements within the French metapopulation to avoid multiplying hypotheses and over-parametrization of our models with regard to the small number of individuals monitored outside this metapopulation. We predicted an increase in movements between regions from 2004 onwards, especially among released juvenile and immatures because adults are mostly sedentary (Donazar et al. 1993) and possibly higher from the Alps towards Causses, as the latter

population was already established at that time. We discussed the consequences of our results for the viability of reintroduced population locally and within the restored metapopulation.

2. Methods

2.1. Species and reintroduction programs

Cinereous vultures are long-lived scavengers. They reach sexual maturity at 4 - 5 years. In this paper, we considered three age classes: juveniles are 1st year, immature and sub-adults are 2nd to 5th year, adults are ≥ 6 th year old. Only one egg is laid in February/March and the chick fledges in August/September. Adults are sedentary and territorial, while juveniles and immatures tend to be erratic (Donazar et al. 1993).

Since 1996, the Cinereous vulture is Near Threatened globally (IUCN 1996, Birdlife International 2020). At the beginning of the 20th century, the species was extinct in France up to its reintroduction in the Causses and is listed as “Endangered” since 2016 in France (UICN France et al. 2016). In 2016, 32 pairs bred in France (Causses: $n=25$; Alps: $n=7$).

Following the successful reintroduction of Griffon vulture (*Gyps fulvus*) in the Causses and Alps (Terrasse et al. 2004), Cinereous vultures were released in three sites in France using two soft-release methods (Mihoub et al. 2011). The hacking method was used for juveniles (1st year old), born in captivity and brought to an artificial nest one month prior to fledging. The aviary method consisted in keeping immatures and adults (≥ 2 nd year old), mostly originating from rehabilitation of wild birds, at least 1 year in aviaries at the release site. In 11 cases, juveniles were released from aviaries, but we pooled them with juvenile released by hacking method as they had the same age at release and likely faced similar post-releases challenges (e.g. learning skills to fly and forage). Releases of juveniles by the hacking method occurred from July to November in order to match with the phenology of wild fledglings. A majority of releases through aviaries occurred between November and May, which corresponds to pair-formation (November-January) and incubation periods (February-April).

The first reintroduction program was launched in the Causses with 53 individuals released between 1992 and 2004. Since the first successful breeding in the wild in 1996, 163 juveniles had fledged by 2016 and the population reached 20 breeding pairs in 2016. The reintroduction in the Alps began in the Baronnies, c. 150 km east of the Causses, with 43 individuals released between 2004 and 2016; followed by the Verdon, located c. 100 km south-east from the Baronnies, with 28 individuals

released between 2005 and 2016. Since the first successful breeding in the wild in 2010 in the Baronnies, 21 wild-born juveniles had fledged by 2016 and a maximum of 10 pairs bred. In the Verdon, three wild-born juveniles had fledged between 2013 and 2016 and a maximum of two pairs bred.

Regular movements of ringed individuals were observed, between these three populations, thanks to daily flight distance commonly exceeding 100 kilometers in vultures (Duriez et al. 2019). Based on frequent movements detected in our dataset between Baronnies and Verdon, and given very similar habitat conditions at both alpine sites, we further considered the outcome of the two Alpine reintroductions as a single functional demographic population in our analysis from both biological and methodological reasons (hereafter, Alps).

2.2. Populations monitoring

Both Causses and Alps populations were similarly monitored. We considered 20 580 data distributed on 4 656 different days and collected between 1992 and 2016 for birds released and birds born in the wild between 1992 and 2015. All reintroduced individuals (n=119, Causses n=53, Alps n=66) were marked prior to release and all (known) wild-born individuals were marked in the nest before fledging (n=164, Causses n=145, Alps n=19). All birds were individually marked with an engraved metal ring (hereafter “Metal”) for identification at hand or short distances (<20 m), and with a plastic ring (“Plastic”) allowing long-distance identification (< 400 m). Regarding long-distance marks used, the early cohort of birds released in the Causses were marked between 1992 and 2004 with a combination of four different colored rings or/and with a large white ring engraved black letters, while all other subsequent birds were marked only with a large white ring engraved with black letters. Released birds were additionally marked with an individual pattern of bleached remiges or rectrices, allowing flight identification until complete feather moult two years after release. Finally, 71% of released birds were also equipped with radio-transmitters with an average life-span of one year. Therefore, feather bleaching might increase resighting rates in the first two years after release and radiotags might also increase the recovery rate the first year after release. In the following we have distinguished long-distance marks (hereafter “LongDist”: plastic ring, pattern of bleached remiges or rectrices and radio-transmitters) and short-distance marks (“ShortDist”: metal ring).

Monitoring was conducted year-round between 1992 and 2016 and consisted in resightings at supplementary feeding stations and at nests. Visual observations were mostly made using

telescopes, but photo-identifications with camera-trap was also used in Baronnies after 2009. During the monitoring period, any plastic ring lost and some metal ring lost was reported (i.e. bird observed with one ring missing, or ring found on ground). Finally, five marked individuals were definitively recaptured and 44 marked individuals were recovered dead thanks to transmitters or opportunistically.

2.3. Building capture-recapture histories

We defined resighting occasion over a nine-months period (from January 1st to September 30th), similarly to previous studies on vulture populations (Le Gouar et al. 2008, Mihoub et al. 2014b, Chantepie et al. 2016). Each annual occasion was coded according to the live or dead status of individuals, the region where the individuals had been seen (Causses and Alps) and their ringing status (Plastic + Metal, Plastic only, Metal only, No rings).

We assigned each observation to a region (Causses or Alps), when they were located within a radius of 55 km around each release site are located (Fig. 1), allowing a homogeneous selection of observation data for all reintroduction programs and that include all known nests until 2016. Because there can only be one information per occasion, we set specific rules for site attributions: an individual was 1) attributed to the state “Causses” if only resighted there ; 2) attributed to the state “Alps” if only resighted there; and 3) attributed to the state “Mover” if seen in both regions, i.e. moving within the metapopulation. Due to the low probability of reading a metal ring, we assumed that an individual wearing only a metal ring could not be detected as “Mover”. Additional details for building capture-recapture histories can be found in Appendix S1.

Individuals were grouped by age (from the 1st year until ≥ 6 th years), by release status (wild-born / hacking: released juveniles before fledging / aviary: released immatures, sub-adults or adults), by origin (Causses / Alps) and if a missing ring was replaced (see Appendix S1). This allowed tracking the age and status of the individuals and the age of the rings (time elapsed since ringing). The precise age of 14 individuals released by the aviary method was unknown: we then used plumage abrasion on head and body to attribute them to a likely age.

2.4. Multievent capture-recapture modeling

In order to carry out our analyses at local (population) and regional (metapopulation) scales, we developed two variants of multievent Capture-Mark-Recapture (CMR) models (Pradel 2005). A first

set of “population” models was used to simultaneously estimate survival probabilities in each local population (Causses and Alps) considered as isolated (e.g. movements were disregarded). A second set of “metapopulation” models was used to estimate movement and survival probabilities within the metapopulation (e.g. between population movements were considered). Importantly, multievent models allow for controlling for heterogeneous detection probabilities, ring loss and a mixture of live recaptures and dead recoveries (Duriez et al. 2009). Overall, we defined 6 states combining the different statuses for population models without movements (Appendix S2) and 16 states for metapopulation models with between-population movement (Appendix S3).

For both population models, we used observations of living individuals only in the region considered, but we did take into account recoveries of dead individuals wherever they occurred (e.g. also outside of these areas). For the metapopulation model, we did not use resightings and dead recoveries outside both studied regions because including these data would necessitate adding another state "Elsewhere" to account for movements outside the French metapopulation (see Duriez et al., 2009).

As individuals could lose their rings, previously marked individuals may no longer be observed and may appear as dead. However, those birds should move and survive, and hence ignoring this possibility may bias the movement and the survival estimates (Tavecchia et al. 2012, Badia-Boher et al. 2019). Consequently, ring loss probabilities had to be estimated prior to movement and survival probabilities. Moreover, if an individual was observed at site 1 and recovered dead later at site 2, it had obviously died after moving. To account for this possibility, movements were estimated prior to survival in the models. Dead recoveries were thus site-dependent and the survival probability depended on the site of arrival.

Consequently, for both population models, transition probabilities between states were decomposed into three steps in order to separately model the following parameters in this order: the probability of plastic ring loss (α , step 1), the probability of metal ring loss (β , step 2) and the survival probabilities (φ , step 3). Similarly, for the metapopulation model, the transition probabilities between states were decomposed into four successive steps: the probability of plastic ring loss (α , step 1), the probability of metal ring loss (β , step 2), the probability of moving (Ψ , step 3) and the survival probability (φ , step 4). There was a lapse of one year between transitions and each matrix (i.e. transition probabilities) was conditional on the previous step. This parameterization allowed separate investigation of the effects of different covariates or factors on ring loss, movements and survival by fitting different covariates or factors at each step.

We used E-SURGE 2.1.2 software (Choquet et al. 2009b) and we followed Lebreton et al. (1992) for model notation (see details in Appendix S4). The resighting and the dead recovery probabilities were denoted respectively P and r . For both population models, the model structure allowed for simultaneous estimates of α , β , φ , P and r . For the metapopulation model, the model structure allowed for simultaneous estimates of α , β , φ , Ψ , P and r . Due to the large number of potential models, we examined only models that tested explicit hypothesis regarding biology and the monitoring of Cinereous vulture. A summary of the hypotheses tested in the population models are given in Table 1 and additional hypotheses for the metapopulation model in Table 2.

Table 1: Summary of hypotheses tested in the population models.

Parameters	Hypotheses	Abbreviations
Recovery rates (r)	• One year post-release effect	Reintro _{year}
	• Constant	c
	• Long-distance (LongDist) versus short-distance marks (ShortDist)	2c
	• Time effect on resighting both LongDist & ShortDist	2c*t
Resighting rate (P)	• Time effect on resighting LongDist only	LongDist*t
	• Time effect on resighting ShortDist only	ShortDist*t
	• Effect of absence (1992-2008) and presence (2009-2016) of camera trap	Pcamera
	• Camera trap period effect on resighting LongDist only	LongDist*Pcamera
	• Camera trap period effect on resighting LongDist and time effect on resighting ShortDist	LongDist*Pcamera, ShortDist*t
	• Constant	c
Plastic ring loss (α) and metal ring loss (β)	• Linear effect of time since ringing	tlin
	• Logarithmic effect of time since ringing	tlog
Survival ($\varphi_1 / \varphi_{2-5} / \varphi_{6+}$) (always with an age effect)	• Constant	c
	• Time effect	t
One year post-release effect on survival (φ_{pre})	• Age effect only, no post-release effect	-
	• Post-release effect on survival of aviary-released immatures/adults only	aviary
	• Post-release effect on survival of all reintroduced birds	reintro _s
	• Post-release effect on survival of aviary-released immatures/adults differ from post-release effect on survival of aviary/hacking-released juveniles	reintro _d
	• Time effect on post-release effect on survival of aviary-released immatures/adults only	aviary*t
	• Time effect on post-release effect on survival of all reintroduced birds	reintro _s *t
	• Time effect on both post-release effect on survival of aviary-released immatures/adults and post-release effect on survival of aviary/hacking-released juveniles	reintro _d *t

Table 2: Summary of additional hypotheses tested in the metapopulation model. Some of the hypotheses tested are identical to those of the population-scale models; please also refer to the Table 1 for the metapopulation model.

Parameters	Hypotheses	Abbreviations
Recovery rates (r)	<ul style="list-style-type: none"> Effect of region (Causses versus Alps) and one year post-release effect 	Reintro _{1year} *Reg
Resighting rate for long distance marks ($P_{LongDist}$)	<ul style="list-style-type: none"> Differ between Causses resident, Alps resident without camera trap, mover without camera trap, Alps resident with camera trap and mover with camera trap Causses equivalent to Alps resident without camera trap versus mover without camera trap versus Alps resident with camera trap versus mover with camera trap 	RegStat1*Bcam RegStat2*Bcam
Resighting rate for short distance marks ($P_{ShortDist}$)	<ul style="list-style-type: none"> Time effect in Causses and constant in Alps 	CAU*t,ALPS
Initial states	<ul style="list-style-type: none"> Effect of reintroduction period: 1992-2003 (reintroduction in Causses only) versus 2004-2016 (reintroduction started in the Alps and breeding population settled in Causses) Effect of reintroduction period and release statuses of individuals (wild-born versus reintroduced) 	Preintro Preintro*reintro
Movement rate (Ψ)	<ul style="list-style-type: none"> Age effect (1st year; 2nd-5th years; $\geq 6^{\text{th}}$ years) Age effect (1st year; 2nd-5th years; $\geq 6^{\text{th}}$ years) in interaction with the region of origin (birth or release place in Causses or Alps) Age effect (1st year; 2nd-5th years; $\geq 6^{\text{th}}$ years) in interaction with the region of origin and dependent of the reintroduction period Age effect (1st-5th years; $\geq 6^{\text{th}}$ years) in interaction with the region of origin and dependent of the reintroduction period Differ between the region of origin and dependent of the reintroduction period 	A156 A156*Origin A156*Origin*Preintro A56*Origin*Preintro Origin*Preintro
One year post-release effect on movement (Ψ_{pre}) or on survival (φ_{pre}) - (See also post-release effect hypotheses in Table 1)	<ul style="list-style-type: none"> Post-release effect on survival/movement of aviary-released immatures/adults in Causses (aviary,CAU) or in Alps (aviary,ALPS) Post-release effect on survival/movement of all reintroduced birds in Causses (reintro_s,CAU) or in Alps (reintro_s,ALPS) Post-release effect on survival/movement of aviary-released immatures/adults differ from post-release effect on survival/movement of aviary/hacking-released juveniles in Causses (reintro_d,CAU) or in Alps (reintro_d,ALPS) Post-release effect on survival/movement of aviary-released immatures/adults different between Causses and Alps Post-release effect on survival/movement of all reintroduced birds different between Causses and Alps Post-release effect on survival/movement of aviary-released immatures/adults differ from post-release effect on survival/movement of aviary/hacking-released juveniles and differ between Causses and Alps 	aviary,CAU or aviary,ALPS reintro _s ,CAU or reintro _s ,ALPS reintro _d ,CAU or reintro _d ,ALPS aviary*origin reintro _s *origin reintro _d *origin
Survival ($\varphi_1 / \varphi_{2-5} / \varphi_{6+}$) (always with an age effect)	<ul style="list-style-type: none"> Causses resident versus Alps resident versus Mover Causses resident equivalent to Alps resident versus Mover 	RegStat1 Regstat2

Model selection was based on Akaike Information Criterion adjusted for small sample sizes (AICc, Burnham and Anderson 2002). The best model had the smallest AICc. Delta AICc ($\Delta AICc$) was calculated as the difference in AICc between the model with the smallest AICc and the other models. Models with $\Delta AICc \leq 2$ were deemed to be equivalent. The AICc weights ($wAICc$) represent the probability that a particular model is the best among a set of competing models. We performed a step-wise model selection procedure. At each step, between all model structures showing $\Delta AICc \leq 2$, we selected the model with the lowest number of parameters. If several models had the same

lowest number of parameters, we choose the one with the strongest wAICc and used it in further steps.

Assessing the goodness of fit of a model to the data is crucial to avoid inflate model deviances, bias estimates or incorrect model selections (Pradel et al. 2005). All GOF tests were implemented with the program U-CARE V2.3.4 (Choquet et al. 2009a). All methods and results are explained in details in Appendix S5.

3. Results

3.1. Analyses at population scale

All the hypotheses tested on each parameter are listed in the Table 1 and the model selections are detailed in the Appendix S2.

Causes population

Whatever the survival hypothesis, the resighting probability for short-distance marks varied over time, whereas the resighting probability for the long-distance marks was constant (lowest AICc always supported “ShortDist*t”; Appendix S2: Table S4). Similarly, whatever the survival hypothesis, the plastic ring loss probabilities followed logarithmic trend with year since ringing (“tlog”; Appendix S2: Table S5). For survival, three models were equally supported (in terms of AICc and wAICc) with constant survival probabilities for each age class (Appendix S2: Table S6). Yet these best models differed by either no post-release effect, post-release effect on survival for all reintroduced birds (similar for both release methods, “reintros” effect) and post-release effect on survival for aviary-released immatures/adults (“aviary” effect), but we could not conclude about a post-release cost on survival in the Causes.

According to the most parsimonious model (model 12, Table 3), the ring loss probability was higher for plastic ring than for metal ring. Cumulative probabilities of ring loss showed that from 10 years after ringing nearly 50% of individuals had likely lost their plastic ring, versus 4% for the metal ring (Fig. 2). Annual apparent survival rates were higher for adults than immatures and juveniles ($\varphi_1 = 0.804 \pm 0.034$; $\varphi_{2-5} = 0.878 \pm 0.019$; $\varphi_{6+} = 0.945 \pm 0.017$; Fig. 3). Long-distance marks yielded high resighting probability (0.884 ± 0.014), whereas short-distance marks varied between years (0 to 0.665 ± 0.181 ; arithmetic mean: 0.172 ± 0.205). The recovery of dead individuals once reintroduced

was high during the 1st year after release (0.585 ± 0.161). Wild born individuals and later reintroduced individuals showed reduced probability of being recovered as dead (0.267 ± 0.048).

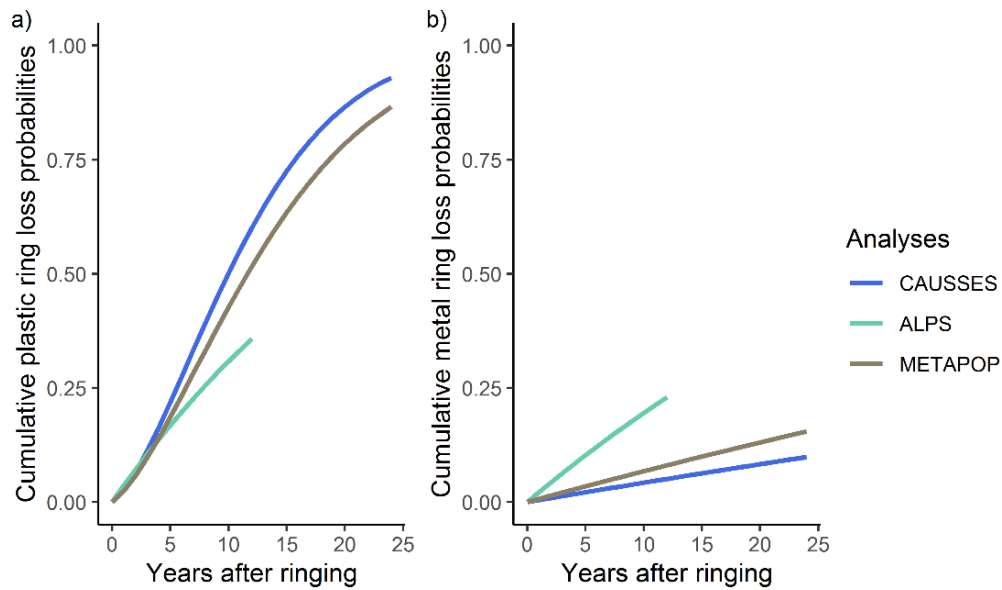


Figure 2: Cumulative ring loss probabilities (a: Plastic ring loss and b: Metal ring loss) for the analyses at population scale (CAUSSES and ALPS) and at metapopulation scale (METAPOP).

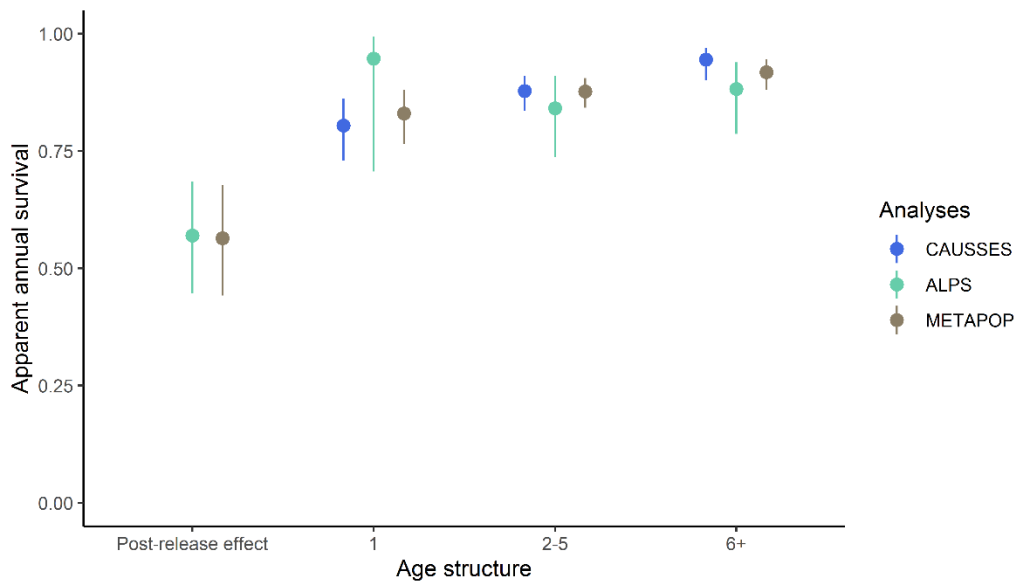


Figure 3: Apparent annual survival rates and 95% confidence intervals for both analyses at population scale (CAUSSES and ALPS) and the one at metapopulation scale (METAPOP), as a function of the three age classes (1, 2-5, 6+ years old) and post-release effect in the Alps.

Alps population

Resighting probability of the long-distance marks varied with respect to the use of a camera-trap, whereas the resighting probability of short-distance marks was constant (lowest AICc always supported “LongDist*Pcamera”; Appendix S2: Table S7). Similarly, whatever the survival hypothesis, the plastic ring loss probability was constant (Fig 2; Appendix S2: Table S8). For survival, three models were equally supported in terms of AICc (Appendix S2: Table S9). The first best model included constant survival probabilities on each age classes and it considered a short-term post-release cost in survival for all reintroduced birds (similar for both release methods, “reintros” effect). The second best model included time-dependence in survival probabilities only for immatures and sub-adults and considered a short-term post-release cost in survival for all reintroduced birds (“reintros” effect). The third model supported constant survival probabilities for each age classes and considered a short-term post-release cost in survival associated with reintroduction, different for hacking/aviary-released juveniles and aviary-released immatures/adults (“reintrod” effect).

According to the most parsimonious model (model 25, Table 3), the ring loss probability was higher for plastic ring than metal ring. Cumulative probabilities of ring loss showed that from 10 years after ringing nearly 30% of individuals were likely to have lost their plastic ring, versus 20% for the metal ring. Annual apparent survival rates were higher for juveniles and released individuals suffered from a severe post-release cost in survival the first year after release ($\varphi_{pre} = 0.570 \pm 0.062$; $\varphi_1 = 0.947 \pm 0.051$; $\varphi_{2-5} = 0.841 \pm 0.044$; $\varphi_{6+} = 0.882 \pm 0.038$, Fig. 3). Resighting rate of long-distance marks were very high with the use of a camera trap (before camera trap: 0.732 ± 0.099 ; after: 0.984 ± 0.011). Resighting rate by short-distance marks was also high (0.651 ± 0.143). The dead recovery rate of reintroduced individuals was high during the first year after release (0.317 ± 0.088). Wild-born individuals and later reintroduced individuals showed reduced probability of dead birds recovery (0.211 ± 0.085).

3.2. Analysis at metapopulation scale

Model selection

The model selection is detailed in the Appendix S3. Ultimately, we selected as the best fitting model 60 (Table 3 and Appendix S3: Table S4). Movements depended on three age classes in interaction with the region of origin (birth or release site) and a short-term post-release effect on movement

only for individual released in the Causses, regardless of the release method employed. Survival depended on three age classes and there was only a post-release cost in survival similar for all reintroduced individuals in the Alps. Plastic ring loss probability followed logarithmic trend with year since ringing, whereas we assume constant metal ring loss probability (Fig. 2). The ring loss probability was higher for plastic ring than metal ring. Cumulative probabilities of ring loss showed that from 10 years after ringing nearly 33% of individuals were expected to have lost their plastic ring, against 7% for the metal ring.

Movements between regions

Movements of Cinereous vultures within the French metapopulation varied according to age as well as to their region of origin (Fig. 4). Young birds were more erratic than adults. Overall, vultures moving between regions first demonstrated erratic behaviors within the metapopulation (“mover state”) before becoming resident in one of the two populations. Interestingly, vultures released in the Causses showed a strong fidelity to the release site (0.98 ± 0.02) the first year after release compared to wild-born birds and to individuals released in the Alps (Fig. 3). In contrast, birds originating from the Causses were more erratic than those born or reintroduced in the Alps and were also more likely to become resident in the Alps than those originating from the Alps to become resident in the Causses.

Survival probabilities

Survival estimates at the metapopulation scale were better assessed since confidence interval smaller than at local population scale (Fig. 3). When accounting for movements, survival rates did not differ between regions independent on their movement status (mover or resident; Appendix S3: Table S4). Annual apparent survival rates were higher in adults than in yearlings ($\varphi_1 = 0.830 \pm 0.029$; $\varphi_{2-5} = 0.877 \pm 0.016$; $\varphi_{6+} = 0.918 \pm 0.01$). Released individuals from Alps suffered from a 27% reduction in survival the first year after release ($\varphi_{pre} = 0.564 \pm 0.061$). The post-release cost on survival in the Alps was not due to departures of individuals in the Causses since its value was similar at the metapopulation scale and at the scale of the Alpine population.

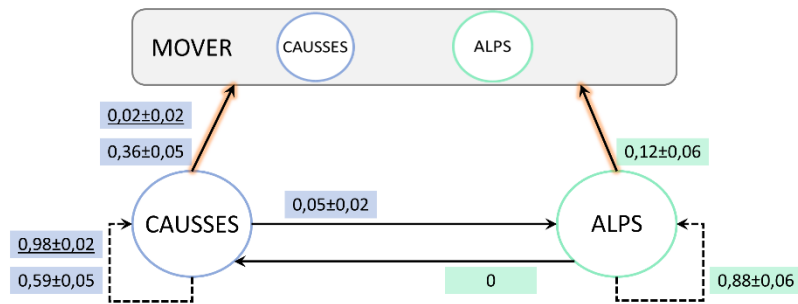
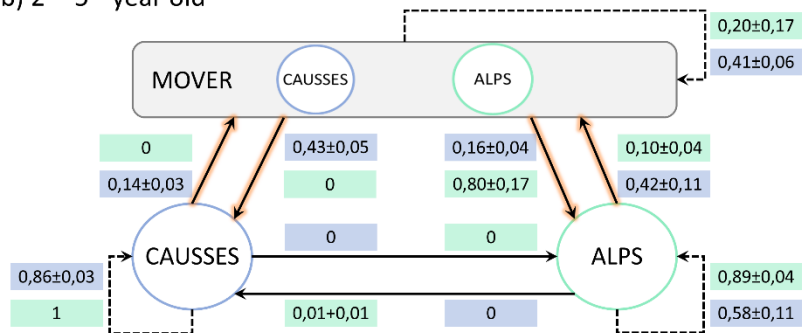
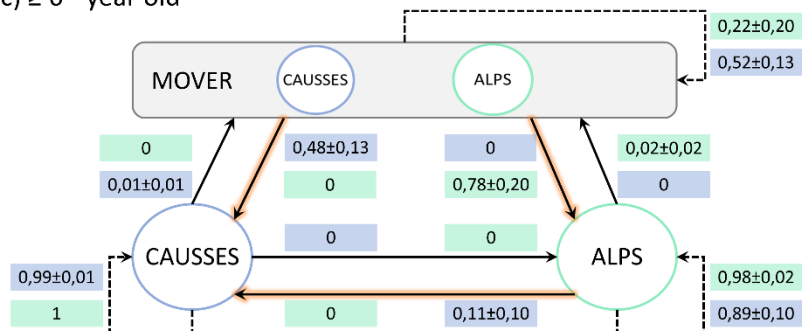
a) 1st year old + post-release effectb) 2nd-5th year oldc) $\geq 6^{\text{th}}$ year old

Figure 4: Movement/Transition rates (and standard error) between region statuses (Causses, Alps, Mover) for the analysis at metapopulation scale, considering three age classes (1, 2-5, 6+ years old) and post-release effect in the Causses region. The full arrows represent the annual probabilities of changing region status (Causses, Alps, Mover). When they are orange, it indicates it is the most likely movements. The dashed arrows represent fidelity to the region status. Estimates and standard error are: (1) in blue = born or released in the Causses, (2) in lightgreen: born or released in the Alps, and (3) in blue and underlined = post-release effect for individuals released in the Causses. MOVER represent when an individual sailing between both region during an occasion (year).

4. Discussion

We used long-term CMR data from three reintroductions of Cinereous vultures in France to understand the respective role of survival and movements in the restoration of two populations in the Causses and the Alps. It is important to notice that the reduction from three reintroduction to two populations resulted from the fusion of two translocated groups of individuals more than to a clear extinction of one of them. The differences in survival and asymmetric movement rates within and among Causses and Alps allowed us to identify the demographic processes driving the successful settlement of reintroduced populations of highly mobile birds. Survival did not differ significantly between regions nor between wild-born and released individuals except for individuals reintroduced in the Alps, which showed a reduced survival during the first year after release. In contrast, movements differed between populations and between reintroduced or wild-born birds, with individuals from the Causses generally exhibiting more erratic behaviors than those from the Alps.

4.1. Survival rates and post-release effect

When conducting the analysis at population scale, survival rates varied across regions, with lower apparent annual survival in the Alps, excepted for yearlings. When considering observations within both populations at metapopulation scale however, survival rates did not differ anymore between regions and estimates were more accurate (narrower confidence intervals). These results suggest that apparent annual survival at local population scales differed between populations because of asymmetric emigration patterns rather than mortality. Overall, Cinereous vultures reintroduced in France had survival rates consistent with previous findings in natural and reintroduced populations of other vulture species with similar life history traits (Schaub et al. 2009, Newton et al. 2016, Badi-Boher et al. 2019). Survival were constant over time and increased with age, likely reflecting gain of experience and behavioral changes with maturity before recruitment into a breeding population (Newton et al. 2016). However, the high juvenile survival rates in the Alps should be taken with caution as there were only few wild-born individuals there and almost all of them survived.

In the Causses, adult survival was lower than shown in a previous study (Mihoub et al. 2014b). Reduction in adult survival could eventually be related to senescence of individuals, intraspecific density-dependent regulation or interspecific competition. Senescence is probably not yet detectable since this process was detected only for griffon vultures older than 28 years (Chantepie et al. 2016). We would expect that intraspecific competition would have first impacted survival in

juveniles and immatures rather than adults (Le Gouar et al. 2008). Interspecific competition with other scavenger species such as griffon vultures may also decrease survival of Cinereous vultures and / or make them foraging in places where competition is lower following interferences in accessing food resources. With respect to previous survival estimated in the Causses up to 2008 by Mihoub et al. (2014), both intraspecific and interspecific competition may play a role. Indeed, these processes may explain higher movements of wild individuals born in the Causses towards the Alps than released individuals as the population is growing, whereas no effect on survival could be detected between populations. Interestingly however, the absence of post-release cost on survival in the Causses is evidenced by both Mihoub et al. (2014) and in the present analysis.

In contrast, we found a strong post-release cost on survival for birds reintroduced in the Alps, whatever the method of release considered. Such post-release cost was not related to departures of individuals towards the Causses (local apparent survival due to movement outside the study area) as both population scale and metapopulation scale analyses support this effect. Since the release protocol was very similar in both regions, the post-release cost on survival in the Alps could be explained by lower quality of released individuals, a stronger negative effect of demographic stochasticity or higher dispersal from the Alps to unmonitored areas than in the Causses. Yet, these three hypotheses are difficult to assess. Since very few Cinereous vultures have been recorded as emigrant towards established Cinereous vulture populations across Europe (Spain, Portugal or Greece), such low apparent survival is more likely reflecting mortality than permanent emigration. The origin of the reintroduced individuals, their body conditions or genetic diversity of released groups could be involved in individual quality related to mortality causes but could not be tested here due to lack of statistical power associated with these many and confounding effects on a relatively low number of individuals.

Mortality during the establishment phase of reintroduction is commonly reported to be higher due to the stress and inexperience in the wild of the released birds (Armstrong and Reynolds 2012, Armstrong et al. 2017) and other taxa (Sarrazin and Legendre 2000). In griffon vulture reintroduced in the Causses and the Alps, released adults typically suffered a post-release cost in survival in the first year following release (Sarrazin et al. 1994, Le Gouar et al. 2008). Here, age class at release or release methods did not affect post-release cost on survival, as the composition of released groups were very similar between sites while survival cost only occurred in the Alps whatever the release method. Similarly, differences in potential threats affecting survival between the two populations or in intrinsic habitat quality is unlikely, or may have been temporary, as no difference on long-term survival was found. Therefore, difference between the two populations in terms of post-release

cost on survival most likely from a combination of factors including stochastic effects of environmental and demographic process as well as heterogeneity or experience of founders.

4.2. Pattern of Cinereous vultures movements between restored populations and post-release effects

As expected, Cinereous vultures demonstrated age-structured patterns of movement according to their life stage, likely reflecting different requirements for foraging or for breeding. Adults were mostly sedentary while juvenile and immature birds were more erratic (36% from Causses and 12% from Alps become mover at juvenile stage; 14% from Causses and 10% from Alps at immature stage against only 0.01% and 0.02% from respectively Causses and Alps at adult stage). Our results are consistent with previous studies on erratic behavior of immature birds and site fidelity of adults more specifically for vultures (Mundy et al. 1992) and other raptors (Serrano 2018). Moreover, our results also indicated that movements between populations were relatively intense during the erratic phase, as all moving individuals regularly travelled back and forth before settling permanently into a population.

Another key finding is that movement patterns between both regions were asymmetrical, with the Alps attracting overall more birds from the Causses than the opposite, which is further corroborated by recent estimates of gene flows between these two reintroduced populations (Helsen et al., unpublished results). Interestingly however, individuals released in the Causses were more faithful to their release site than their wild-born offspring's. Although such pattern was not apparent in the Alps, recalling that the closest populations of Cinereous vultures were located 600 km West (Spain) and 2000 km East (Greece) when the releases started in the Causses may help interpreting these movement patterns. Asymmetric movements are not rare among populations of colonial species (Danchin et al. 2004, Serrano et al. 2005) and reflect complex processes involved in habitat selection. The use of public information such as conspecific attraction has been evidenced to be a strong driver of habitat selection (Danchin et al. 2004). Relative isolation from other population of conspecific may therefore promote establishment to the release site (Mihoub et al. 2011), which may be reflected by the high fidelity of Cinereous vultures released in the Causses before the reintroduction started in the Alps. Birds released in the Alps might have been attracted by the population already established in the Causses and movements of wild-born birds would be mostly directed towards the Causses, whereas our results indicate the opposite. Actually, reduced connectivity with existing populations may allow the establishment of a newly reintroduced population even when conspecific attraction is at play, and may even attract individuals from

remnant or previously established reintroduced population and potentially lead them to extinction (Mihoub et al. 2011). Heterospecific attraction may have both facilitated establishment and prevented extinctions as population of griffon vultures are established in the Causses and Alps since the 1980's and early 2000's respectively (Hromada et al. 2008, Sebastián-González et al. 2010). Nevertheless, the relative decrease of the population growth of the breeding population of Cinereous vultures observed since the late 2000's, when breeding started in the Alps, may at least partly result from intense movements driven by conspecific attraction. We cannot assess natal and breeding dispersal as strictly defined by (Greenwood 1980) because of the difficulty to identify breeding vultures at nest, but this interpretation is further supported by our results on survival, showing no significant difference between regions.

It may also be noted that individuals retain a marked tropism towards their site of origin. Among movers, those originating from the Causses settle mainly in the Causses until age 5 and then exclusively in the Causses when older, those originating from the Alps settle only in the Alps at all ages. It is also remarkable that among the old individuals established in the Alps, 11% of those originating from the Causses move back to settle in the Causses while those originating from the Alps mainly remain there or for a very few (2%) become movers. These results are very similar to those found on an unrelated species (Greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*); Balkiz et al. 2010) and may reflect a more general pattern in bird species.

4.3. Implications for conservation

Detailed and long-term (25 years) monitoring data, allowed us to run complex multievent models, to reveal post-release effects on survival and dispersal. Post-release monitoring of reintroduced individuals is important at short, medium and long-term to allow a rigorous assessment of the success of reintroduction projects (Griffith et al. 1989, Parker et al. 2013) and to identify possible causes of failure in order to prioritize management actions adaptively (Sarrazin 2007). In the case of long-lived scavengers and raptors, ringing data obtained from visual observation at feeding station provided useful information (Morrison and Baird 2016). The high resighting rate of vultures in the Alps promotes the use of camera traps at scavenger feeding stations, whenever possible, to identify a larger number of individuals.

Metapopulation restoration might compromise between the establishment of released individuals conditional to local viability and sufficient degree of movement among populations to allow connectivity and metapopulation functioning at larger scales. In raptor, the underlying movement

process by which individuals wander and explore the environment is still poorly known (Serrano 2018), especially in reintroduction context for which initial disequilibrium strongly interact with demographic and behavioral processes (Le Gouar et al. 2012). Estimating survival of released animals is also crucial for identifying potential threats (e.g. Ewen and Armstrong, 2007) and for assessing reintroduction success (Robert et al. 2015). Since release strategies may affect both survival and movements of reintroduced animals, monitoring and assessing the different effect of release methods on these demographic processes remain critical for improving reintroduction efficiency (Armstrong and Seddon 2008).

Our results confirmed that aviaries versus hacking methods did not significantly affect the reintroduction of Cinereous vultures (Mihoub et al. 2014b), whereas the efficiency of the reintroduction in terms of post-release survival and dispersal was site-specific. We corroborated that survival of released individuals can be lowered in the short-term even if environmental conditions allow high survival in the long-term, and that movements can differ among populations within single species, depending on environmental and social factors involved in habitat selection (Serrano et al. 2001, Danchin et al. 2004). These asymmetric erratic movements should not be interpreted as dispersal and do not necessarily imply that Cinereous vultures attracted to the Alps may jeopardize the viability of the Causses population. Nevertheless, it may explain the decreased in the population growth rate in the Causses during the last decade. These quantitative results should facilitate the development of a population model that can predict the probability of population persistence and therefore provide an indication of longer-term reintroduction success. Since the dispersal is age-dependent and survival were similar between release methods, we recommend to release adults to increase the probability of establishment success at the release site (Sarrazin and Legendre 2000, Le Gouar et al. 2008).

Beyond the case of Cinereous vultures, the accurate assessment of survival and movements within a network of translocated populations underlines the request for a priori defining spatial and temporal scales for understanding restoration processes and ultimately translocation success, from local release sites to metapopulation.

Acknowledgements

We acknowledge every people and institutions involved in the monitoring and the management of the Cinereous vulture in France over these 25 years, as this article would have been impossible to achieve without such long-term support. We also thank the staffs of Ligue pour la Protection des Oiseaux (Grands Causses and Provence-Alpes-Côte d'Azur), Cévennes National Park, Vautours en Baronnies and Bases de données Biodiversité, Ecologie, Environnements Sociétés (BBEES, UMS MNHN-CNRS).

This work was supported by Sorbonne Université with a PhD funding grant received from the French Minister of Research. The second National Action Plan for Cinereous vultures 2011-2016 supported the monitoring and CRBPO provided bands.

Appendices

Appendix S1: Additional details for building capture-recapture histories.

Appendix S2: Multievent survival modelling for each region at population scale.

Appendix S3: Multievent survival modelling for each region at metapopulation scale.

Appendix S4: Example of Model Definition Languages instructions on E-SURGE software.

Appendix S5: Goodness-of-fit tests.

Research data

If the manuscript is accepted, the data supporting the results will be archived in a public repository and the data DOI will be included at the end of the article.

References

- Armstrong, D. P., C. Le Coeur, J. M. Thorne, J. Panfylova, T. G. Lovegrove, P. G. H. Frost, and J. G. Ewen. 2017. Using Bayesian mark-recapture modelling to quantify the strength and duration of post-release effects in reintroduced populations. *Biological Conservation* 215:39–45.
- Armstrong, D. P., and P. J. Seddon. 2008. Directions in reintroduction biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23:20–25.
- Armstrong, D., and M. Reynolds. 2012. Modelling Reintroduced Populations: The State of the Art and Future Directions. Pages 165–222 *Reintroduction Biology: Integrating Science and Management*.
- Badia-Boher, J. A., A. Sanz-Aguilar, M. de la Riva, L. Gangoso, T. van Overveld, M. García-Alfonso, O. P. Luzardo, A. Suarez-Pérez, and J. A. Donázar. 2019. Evaluating European LIFE conservation projects: Improvements in survival of an endangered vulture. *Journal of Applied Ecology* 56:1210–1219.

- Balkiz, Ö., A. Béchet, L. Rouan, R. Choquet, C. Germain, J. A. Amat, M. Rendón-Martos, N. Baccetti, S. Nissardi, U. Özsesmi, and R. Pradel. 2010. Experience-dependent natal philopatry of breeding greater flamingos. *Journal of Animal Ecology* 79:1045–1056.
- Birdlife International. 2020. Cinereous Vulture (*Aegypius monachus*) - BirdLife species factsheet. <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/cinereous-vulture-aegypius-monachus/refs>.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Second edition. Springer-Verlag, New York.
- Chantepie, S., C. Teplitsky, S. Pavard, F. Sarrazin, B. Descaves, P. Lecuyer, and A. Robert. 2016. Age-related variation and temporal patterns in the survival of a long-lived scavenger. *Oikos* 125:167–178.
- Choquet, R., J.-D. Lebreton, O. Gimenez, A.-M. Reboulet, and R. Pradel. 2009a. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture–REcapture data. *Ecography* 32:1071–1074.
- Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009b. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. Pages 845–865 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, editors. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US, Boston, MA.
- Cramp, S., and K. E. L. Simmons. 1980. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa* : Stanley Cramp : 9780198548904.
- Danchin, E., L.-A. Giraldeau, T. J. Valone, and R. H. Wagner. 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science (New York, N.Y.)* 305:487–491.
- Donázar, J. A., G. Blanco, F. Hiraldo, E. Soto-Largo, and J. Oria. 2002. Effects of Forestry and Other Land-Use Practices on the Conservation of Cinereous Vultures. *Ecological Applications* 12:1445–1456.
- Donazar, J. A., F. Hiraldo, and J. Bustamante. 1993. Factors Influencing Nest Site Selection, Breeding Density and Breeding Success in the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*). *The Journal of Applied Ecology* 30:504.
- Duriez, O., R. Harel, and O. Hatzofe. 2019. Studying Movement of Avian Scavengers to Understand Carrion Ecology. Pages 255–274 in P. P. Olea, P. Mateo-Tomás, and J. A. Sánchez-Zapata, editors. *Carrion Ecology and Management*. Springer International Publishing, Cham.
- Duriez, O., S. A. Saether, B. J. Ens, R. Choquet, R. Pradel, R. H. D. Lambeck, and M. Klaassen. 2009. Estimating survival and movements using both live and dead recoveries: a case study of oystercatchers confronted with habitat change. *Journal of Applied Ecology* 46:144–153.
- Ergon, T., and B. Gardner. 2014. Separating mortality and emigration: modelling space use, dispersal and survival with robust-design spatial capture–recapture data. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1327–1336.
- Evans, R., J. Wilson, A. Amar, A. DOUSE, A. MACLENNAN, N. Ratcliffe, and D. Whitfield. 2009. Growth and demography of a re-introduced population of White-tailed Eagles *Haliaeetus albicilla*. *Ibis* 151:244–254.
- Ewen, J. G., and D. P. Armstrong. 2007. Strategic monitoring of reintroductions in ecological restoration programmes. *Ecoscience* 14:401–409.
- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140–1162.

- Griffith, B., J. Scott, J. CARPENTER, and C. Reed. 1989. Translocation as a Species Conservation Tool: Status and Strategy. *Science* (New York, N.Y.) 245:477–80.
- Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:17–38.
- Hromada, M., M. Antczak, T. J. Valone, and P. Tryjanowski. 2008. Settling Decisions and Heterospecific Social Information Use in Shrikes. *PLOS ONE* 3:e3930.
- IUCN. 1996. 1996 IUCN red list of threatened animals. 448 Pages (Switzerland and Cambridge, Ed.). Switzerland and Cambridge. IUCN, Gland.
- IUCN, and SSC. 2013. Guidelines for reintroductions and other conservation translocations.
- Le Gouar, P., J.-B. Mihoub, and F. Sarrazin. 2012. Dispersal and habitat selection: behavioural and spatial constraints for animal translocations. *Reintroduction biology: integrating science and management*:138–164.
- Le Gouar, P., A. Robert, J.-P. Choisy, S. Henriquet, P. Lecuyer, C. Tessier, and F. Sarrazin. 2008. Roles of Survival and Dispersal in Reintroduction Success of Griffon Vulture (*Gyps fulvus*). *Ecological Applications* 18:859–872.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Mihoub, J.-B., P. Gouar, and F. Sarrazin. 2009. Breeding habitat selection behaviors in heterogeneous environments: Implications for modeling reintroduction. *Oikos* 118:663–674.
- Mihoub, J.-B., F. Jiguet, P. Lécuyer, B. Eliotout, and F. Sarrazin. 2014a. Modelling nesting site suitability in a population of reintroduced Eurasian black vultures *Aegypius monachus* in the Grands Causses, France. *Oryx* 48:116–124.
- Mihoub, J.-B., K. Princé, O. Duriez, P. Lécuyer, B. Eliotout, and F. Sarrazin. 2014b. Comparing the effects of release methods on survival of the Eurasian black vulture *Aegypius monachus* reintroduced in France. *Oryx* 48:106–115.
- Mihoub, J.-B., A. Robert, P. Le Gouar, and F. Sarrazin. 2011. Post-Release Dispersal in Animal Translocations: Social Attraction and the “Vacuum Effect.” *PLoS ONE* 6:e27453.
- Morán-lópez, R., J. M. Sánchez, E. Costillo, C. Corbacho, and A. Villegas. 2006. Spatial variation in anthropic and natural factors regulating the breeding success of the cinereous vulture (*Aegypius monachus*) in the SW Iberian Peninsula. *Biological Conservation* 130:169–182.
- Moreno-Opo, R., and A. Margalida. 2014. Conservation of the Cinereous Vulture *Aegypius monachus* in Spain (1966–2011): a bibliometric review of threats, research and adaptive management. *Bird Conservation International* 24:178–191.
- Morrison, J. L., and J. M. Baird. 2016. Using Banding and Encounter Data to Investigate Movements of Red-Tailed Hawks in the Northeastern United States. *Journal of Raptor Research* 50:161–175.
- Mundy, P., D. Butchart, J. Ledger, and S. E. Piper. 1992. *The Vultures of Africa*. Academic Press, London.

- Newton, I., M. J. McGrady, and M. K. Oli. 2016. A review of survival estimates for raptors and owls. *Ibis* 158:227–248.
- Parker, K., J. Ewen, and P. Seddon. 2013. Post-release monitoring of bird translocations. *Notornis* 60:85–92.
- Poirazidis, K., V. Goutner, T. Skartsi, and G. Stamou. 2004. Modelling nesting habitat as a conservation tool for the Eurasian black vulture (*Aegypius monachus*) in Dadia Nature Reserve, northeastern Greece. *Biological Conservation* 118:235–248.
- Pradel, R. 2005. Multievent: An Extension of Multistate Capture-Recapture Models to Uncertain States. *Biometrics* 61:442–7.
- Pradel, R., O. Gimenez, and J.-D. Lebreton. 2005. Principles and interest of GOF tests for multistate capture–recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* 28:189–204.
- Reed, J. M., T. Boulinier, E. Danchin, and L. W. Oring. 1999. Informed Dispersal. Pages 189–259 in V. Nolan, E. D. Ketterson, and C. F. Thompson, editors. *Current Ornithology*. Springer US, Boston, MA.
- Robert, A., B. Colas, I. Guigon, C. Kerbiriou, J.-B. Mihoub, M. Saint-Jalme, and F. Sarrazin. 2015. Defining reintroduction success using IUCN criteria for threatened species: a demographic assessment. *Animal Conservation* 18:397–406.
- Robert, A., F. Sarrazin, D. Couvet, and S. Legendre. 2004. Releasing Adults versus Young in Reintroductions: Interactions between Demography and Genetics. *Conservation Biology* 18:1078–1087.
- Sarrazin, F. 2007. Introductory remarks: A demographic frame for reintroductions. *Ecoscience* 14.
- Sarrazin, F., C. Bagnolini, J. Pinna, E. Danchin, and J. Clobert. 1994. High survival estimates of griffon-vultures (*gyps-Fulvus-Fulvus*) in a reintroduced population. *Auk* 111:853–862.
- Sarrazin, F., and R. Barbault. 1996. Reintroduction: challenges and lessons for basic ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 11:474–478.
- Sarrazin, F., and S. Legendre. 2000. Demographic approach to releasing adults versus young in reintroductions. *Conservation Biology* 14:488–500.
- Schaub, M., R. Zink, H. Beissmann, F. Sarrazin, and R. Arlettaz. 2009. When to end releases in reintroduction programmes: demographic rates and population viability analysis of bearded vultures in the Alps. *Journal of Applied Ecology* 46:92–100.
- Sebastián-González, E., J. A. Sánchez-Zapata, F. Botella, and O. Ovaskainen. 2010. Testing the heterospecific attraction hypothesis with time-series data on species co-occurrence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:2983–2990.
- Seddon, P. J., C. J. Griffiths, P. S. Soorae, and D. P. Armstrong. 2014. Reversing defaunation: Restoring species in a changing world. *Science* 345:406–412.
- Serrano, D. 2018. Dispersal in Raptors. Pages 95–121 *Birds of Prey: Biology and conservation in the XXI century*.
- Serrano, D., D. Oro, E. Ursúa, and J. L. Tella. 2005. Colony Size Selection Determines Adult Survival and Dispersal Preferences: Allee Effects in a Colonial Bird. *The American Naturalist* 166:E22–E31.
- Serrano, D., J. Tella, M. Forero, and J. Donázar. 2001. Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: Individual experience vs. conspecific cues. *Journal of Animal Ecology* 70:568–578.

- Tavecchia, G., J. Adrover, A. M. Navarro, and R. Pradel. 2012. Modelling mortality causes in longitudinal data in the presence of tag loss: application to raptor poisoning and electrocution. *Journal of Applied Ecology* 49:297–305.
- Tavecchia, G., C. Viedma, A. Martínez-Abraín, M.-A. Bartolomé, J. Gómez, and D. Oro. 2009. Maximizing re-introduction success: Assessing the immediate cost of release in a threatened waterfowl. *Biological Conservation* 142:3005–3012.
- Terrasse, M., F. Sarrazin, J. Choisy, S. Henriquet, P. Lecuyer, J. Pinna, and C. Tessier. 2004. A Success Story : The Reintroduction of Griffon Gyps fulvus and Black Aegypius monachus Vultures in France. Pages 127–145.
- UICN France, MNHN, LPO, SEOF, and ONCFS. 2016. La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Oiseaux de France métropolitaine. Paris, France.

Appendix S1

Additional details for building capture-recapture histories

In addition to the live resightings, we also considered dead recoveries to improve survival estimates (Kendall et al. 2006). An individual was considered as “alive” if it was detected at least once in the studied regions during the resighting period, whereas dead recoveries consisted of birds found dead at any time of the year. We considered as “dead” the birds that have been permanently recaptured (i.e. birds found weakened or injured and unable to cope on their own) because they would have certainly died if not recaptured.

Because each individual can only be attributed to one “event” per occasion, another problem arises if an individual has been ringed and found dead later in the same occasion (year). Hence we defined additional attribution rules. If its carcass was found during the first half of an occasion (from February to mid-May), it was considered dead for this occasion. But if it was found dead in the second half of an occasion, it was considered alive for this occasion and the event “found dead” was postponed to the next occasion, as if its death was detected during the inter-occasion period (Duriez et al. 2009).

Regarding ring loss, another problem arises if an individual has been resighted alive with different states of rings within the same occasion. If an individual was seen at the same time “wearing plastic + metal” and after “wearing plastic only” or “wearing metal only” during the first half of an occasion then we had considered it detected by “plastic only” or “metal only”. On the other hand, if it happened during the second half of the occasion or in the inter-occasion, we considered it detected as “wearing plastic + metal” and the event “plastic only” or “metal only” was postponed to the next occasion as if the individual was seen again in the next occasion.

The reintroduced individuals mainly came from rehabilitation centers from Spain and France. Two individuals from the Causses have been recaptured weakened and then released into the Alps. Three individuals have been re-marked: two had a plastic-ring replacement and the third bleached feathers and a metal-ring replacement. To take into account individuals from the Causses who have participated in the founding stock of reintroduced individuals in the Alps ($n=2$) and for mark replacements ($n=3$), encounter histories were removed in the year of recapture for the first case and in the year of mark replacement for the second case (a « -1 » code was included in the column

Right Censoring « RC » to indicate that the individual was removed at the last capture). A second encounter history begins the year of release in the other region or with the new mark.

References

- Duriez, O., S. A. Saether, B. J. Ens, R. Choquet, R. Pradel, R. H. D. Lambeck, and M. Klaassen. 2009. Estimating survival and movements using both live and dead recoveries: a case study of oystercatchers confronted with habitat change. *Journal of Applied Ecology* 46:144–153.
- Kendall, W. L., P. B. Conn, and J. E. Hines. 2006. Combining Multistate Capture–Recapture Data with Tag Recoveries to Estimate Demographic Parameters. *Ecology* 87:169–177.

APPENDIX S2

Multievent survival modelling for each region at population scale

Everything described in this appendix is valid for each of the population scale analyses (Causses and Alps), unless otherwise stated.

1. Data: the encounter histories, events and groups

Encounter history data extended over 25 occasions (1 for each year between 1992 and 2016) and over 13 occasions (1 for each year between 2004 and 2016), respectively for Causses and Alps. They were coded with five different events (Table S1) depending on the state of the individuals as well as how and where it has been observed within a given occasion. All encounter histories begin with the code "1" because all individuals were marked with both kind of ring.

Table S1: Description of the events used in the encounter histories.

Event	Description
0	Individual not observed
1	Individual detected with both plastic ring and metal ring
2	Individual detected only retaining its plastic ring
3	Individual detected only retaining its metal ring
4	Individual recovered newly dead or permanently captured whatever the place

To track for different sources of heterogeneity, individuals were assigned a group (Table S2) with respect to their age at the beginning of their life history and their status (reintroduced or wild born) as well as the age of their rings (time elapsed since ringing). Note that group g(7) related to individuals for which feathers were bleached and the metal-ring has been replaced by a new one and group g(8) those for which plastic ring has been replaced by a new one. Although all of these individuals were reintroduced, we created these two additional groups to avoid bias in hypothesis testing in survival and detection probabilities.

Table S2: Groups used in these analyses at population scale according to the status and the age of birds or re-marking (i.e. ring replacement).

Status	Age	Causses groups	Alps groups
Wild born	1 st year old	g(1)	g(1)
Reintroduced	1 st year old	g(2)	g(2)
	2 nd year old	g(3)	
	3 rd year old	g(4)	g(3)
	4 th year old	g(5)	g(4)
	5 th year old		g(5)
	≥6 th year old	g(6)	g(6)
Re-marked	4 th year old	g(7)	
	≥6 th year old	g(8)	

2. The biological states

In a multievent framework, fundamental difference is made between event (what the observer could actually see, Table S1) and the true state of the individuals or its marking when it has been observed. Some states may indeed be impossible to detect in reality, and therefore cannot be considered as event, such when all marking type is lost. However, ignoring such heterogeneity in resighting possibility may bias survival estimates (Tavecchia et al. 2012), since individuals carrying their rings may survive just as those that lose them. Here, we distinguished six possible states (Table S3), differentiating the live/dead states of individuals, the types of marks that live individuals can carry (Plastic + Metal, Plastic only, Metal only, No rings). The states NR and the states D are not observable since individuals have not marking anymore or since D is an absorbing state technically required to model recovery probabilities.

Table S3: Description of the states used in the analyses at population level. P for Plastic ring, M for Metal ring, NR for No ring, ND for Newly dead and D for Dead.

State	Description
P+M	Live individual carrying plastic and metal ring
P	Live individual carrying only a plastic ring
M	Live individuals carrying only a metal ring
NR	Live individual (previously marked) without any rings
ND	Newly dead or permanently captured individual
D	Dead individual

3. Model structure

Multievent models use three types of parameters: the initial states probabilities, the state transition probabilities and the event probabilities of observing states.

3.1. Initial states

Initial states account for the initial proportions of individuals marked with different rings (Fig. S1). Because all individuals started with both rings, we do not test any effect.

3.2. Transition probabilities

The transition probabilities between the states were decomposed into three steps in order to model separately the following parameters: the plastic ring loss probability (α), the metal ring loss probability (β) and the survival probabilities (φ). Transition from one state to another reflects change in the marking status and/or the transition from a living state to the dead state within a 1-year interval and each matrix (i.e. transition probabilities) is conditional on the previous step.

Step 1: The plastic ring loss

Probability of plastic ring loss (α , Fig. S1) was only considered for individuals carrying plastic rings (states P+M and P). We assumed that the probability of losing a plastic ring is independent from the probability of losing a metal ring. Nevertheless, plastic ring loss can vary with the time since ringing because plastic ring can deteriorate over time, so we tested the effect of the age of the ring on plastic ring loss probabilities using logarithmic and constant fitting function (respectively “tlog” and “c”) following Badia-Boher et al. (2019).

Step 2: The metal-ring loss

We estimated the probability of metal ring loss (β , Fig. S1) only for individuals carrying metal rings (states P+M and M). We assumed that the probability of losing a metal ring is independent from the probability of losing a plastic ring. When the plastic ring could be used to identify an individual, the presence or the absence of the metal ring was not systematically recorded throughout the monitoring period. Actually, only six individuals were recorded as carrying a plastic ring while not carrying the metal ring anymore. However, we implemented this process in the analysis in order to limit bias in the estimation of survival (Badia-Boher et al. 2019), considering the loss of metal-ring was not negligible although not formally recorded. Because of such reduced number of individuals, we did not test any effects on this parameter and kept it constant.

Step 3: Survival

We estimate the survival probabilities (φ , Fig. S1). It seems unlikely that ringing status will affect the survival of individuals, so we assume equivalent survival probabilities regardless of ringing status. We defined three age classes: juveniles (1st year old), immatures and sub-adults (2nd –5th year old) and adults (≥ 6 th year old). The life cycle of Cinereous vultures can be decomposed into

three phases (Moreno-Opo et al. 2010): (1) juveniles which correspond to the first year of life when young become independent from the adults; (2) immatures and sub-adults (2nd –5th year old) which corresponds to the phase of prospecting and establishment in a breeding site; and (3) adults (≥ 6 th year old) when all individuals are considered territorial and therefore breeder. We expected lower survival in the juvenile and immatures birds than adults (Newton et al. 2016). We also considered models in which survival probabilities of each age classes varied across years. We also investigate short-term release effect of one year duration, based on previous findings for griffon vultures, in which one year post-release cost affected survival (Sarrazin et al. 1994) and because of Cinereous vultures are long-lived scavengers such as Griffon vultures and they share the same requirements.

3.3. Resighting and recovery probabilities

Resighting rates and the recovery probabilities (respectively P and r) combined the events to the states of the individuals (Fig. S1). To take into account the heterogeneity in resighting probabilities, we have distinguished long-distance marks (hereafter “LongDist”: plastic ring, pattern of bleached remiges or rectrices and radio-transmitters = states $P+M$ and P for reintroduced birds the first two years after release and for wild born individuals) and short-distance marks (“ShortDist”: metal ring = state M for reintroduced birds from the 3rd year after release and for wild born individuals). We tested time-dependence on resighting probabilities for both LongDist and ShortDist. As the number of individuals identified in the Baronnies has increased considerably since the installation of a camera-trap in 2009, we systematically distinguished two resighting periods for the Alps region (“Preintro”, 2004-2008: without camera-trap versus 2009-2016: with camera-trap) only for “LongDist” identification system when no time effect had been tested. Metal ring could not be read on the pictures of the camera-trap. Metal ring readings only started in the Causses in 1997 and in the Alps from 2007, we fixed the metal ring detection probability ($P_{ShortDist}$) for each region at zero before the corresponding occasion. At the first occasion, which corresponds to ringing, resighting probabilities are fixed to 1.

Regarding recovery probabilities, we assumed not variation in time but we considered the period between the first year after release and subsequent years for reintroduced individuals equipped with a radio-transmitter, which facilitate locating dead body, by using an age effect ($r_{Reintro1yar}$).

		Initial states							
		P+M	P	M	NR	ND	D		
		1	0	0	0	0	0		
								Resighting rate (P) and recoveries (r)	
		0	1	2	3	4			
P+M	P+M	$1-P_{LongDist}$	$P_{LongDist}$	0	0	0			
P	P	$1-P_{LongDist}$	0	$P_{LongDist}$	0	0			
M	M	$1-P_{ShortDist}$	0	0	$P_{ShortDist}$	0			
NR	NR	1	0	0	0	0			
ND	ND	$1-r$	0	0	0	r			
D	D	1	0	0	0	0			

		Step 1 : Plastic ring loss (α)						Step 2 : Metal ring loss (β)							
		P+M	P	M	NR	ND	D			P+M	P	M	NR	ND	D
P+M	P+M	$1-\alpha$	0	α	0	0	0	P+M	P+M	$1-\beta$	β	0	0	0	0
P	P	0	$1-\alpha$	0	α	0	0	P	P	0	1	0	0	0	0
M	M	0	0	1	0	0	0	M	M	0	0	$1-\beta$	β	0	0
NR	NR	0	0	0	1	0	0	NR	NR	0	0	0	1	0	0
ND	ND	0	0	0	0	1	0	ND	ND	0	0	0	0	1	0
D	D	0	0	0	0	0	1	D	D	0	0	0	0	0	1

		Step 3 : Survival (φ)					
		P+M	P	M	NR	ND	D
P+M	P+M	φ	0	0	0	$1-\varphi$	0
P	P	0	φ	0	0	$1-\varphi$	0
M	M	0	0	φ	0	$1-\varphi$	0
NR	NR	0	0	0	φ	0	$1-\varphi$
ND	ND	0	0	0	0	0	1
D	D	0	0	0	0	0	1

Figure S1: Matrices patterns describing the modeling steps of ring loss and survival parameters for the two population scale analyses. The states are described in Table S3 and the events are described in the Table S1. The rows correspond to the departure state at time $t-1$ and the columns correspond to the state of arrival at time t .

4. Detailed model selection results

Model selection was based on Akaike Information Criterion adjusted for small sample sizes (AICc, Burnham and Anderson 2002). For inference testing, we selected the model with the fewer number of parameters when alternative models with the lowest AICc scores were within $\Delta AICc \leq 2$. In case no single models could not be selected using this procedure, we choose the one with the strongest wAICc.

For each region, the most complete model included (a) a logarithmic effect of time since ringing on plastic ring loss probability (α_{log}), (b) constant metal ring loss probability (β_c), (c) the most parameterized hypothesis on survival and its interaction with time ($\varphi_{1/2-5/6+} * t$ and $\varphi_{pre reintrod} * t$), (d) time-dependence on each categories of resighting probabilities ($P_{2c} * t$) and (e) an age effect on recoveries ($r_{Reintro1yar}$).

Performing all possible combination of models would have been almost impossible to do and of low relevance. Instead, to operationalize the model selection and inference testing with so many numbers of effects to be tested on large number of type of parameters, we started by running this most complete model for testing three alternative hypotheses for survival (1) $\varphi_{1/2-5/6+ *t}$ and $\varphi_{pre reintrod *t}$, (2) $\varphi_{1/2-5/6+ c}$ and $\varphi_{pre reintrod}$ and (3) $\varphi_{1/2-5/6+ c}$ and no post-release effect. We then sequentially reduced the number of hypothesis tested for each type of parameters: first on events (resighting and recovery probabilities), then on state transition parameters (plastic ring loss probabilities and finally survival probability).

4.1. Causes population

Step 1: Modelling resighting and recovery probabilities

Whatever the survival hypothesis, the resighting probability for short-distance marks varied over time, whereas the resighting probability for the long-distance marks was constant (lowest AICc always supported “ShortDist*t”; models 12, 7 and 2; Table S4). At last, we retained the hypotheses PShortDist*t and rReintro1yar for event parameters in subsequent steps of the model selection process.

Table S4: Detailed results of the selection process of resighting probabilities (P) for the Causes models. Notation: φ_1 = juvenile survival (1st year old); φ_{2-5} = immatures and sub-adults survival (2nd-5th year old); φ_{6+} = adults survival (≥ 6 th year old); φ_{pre} = post-release effect on survival; Ψ_{pre} = post-release effect on movement; np = number of parameters; AICc= corrected Akaike's information criterion; $\Delta AICc$ = difference in AICc between the model with the lowest AICc (in bold) and the other models; $wAICc$ = AICc weights. Models are ranked by increasing order of AICc values and best models ($\Delta AICc \leq 2$) are highlighted in grey. See Table 1 for the model notation.

Model	α	β	φ_1	φ_{2-5}	φ_{6+}	φ_{pre}	P	r	np	Deviance	AIC	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
12	tlog	c	c	c	c	-	ShortDist*t	Reintro_{1year}	29	1531.47	1589.47	1591.51	-	0.73
7	tlog	c	c	c	c	reintro _d	ShortDist*t	Reintro _{1year}	31	1529.20	1591.20	1593.53	2.02	0.27
14	tlog	c	c	c	c	-	2c	Reintro _{1year}	10	1593.70	1613.70	1613.96	22.44	0.00
9	tlog	c	c	c	c	reintro _d	2c	Reintro _{1year}	12	1592.39	1616.39	1616.75	25.24	0.00
11	tlog	c	c	c	c	-	2c*t	Reintro _{1year}	52	1507.88	1611.88	1618.52	27.01	0.00
6	tlog	c	c	c	c	reintro _d	2c*t	Reintro _{1year}	54	1505.62	1613.62	1620.80	29.28	0.00
13	tlog	c	c	c	c	-	LongDist*t	Reintro _{1year}	33	1570.01	1636.01	1638.65	47.14	0.00
8	tlog	c	c	c	c	reintro _d	LongDist*t	Reintro _{1year}	35	1568.68	1638.68	1641.65	50.14	0.00
2	tlog	c	*t	*t	*t	reintro _d *t	ShortDist*t	Reintro _{1year}	108	1446.14	1662.14	1692.56	101.05	0.00
1	tlog	c	*t	*t	*t	reintro _d *t	2c*t	Reintro _{1year}	117	1423.65	1657.65	1693.75	102.24	0.00
4	tlog	c	*t	*t	*t	reintro _d *t	2c	Reintro _{1year}	90	1505.79	1685.79	1706.47	114.96	0.00
3	tlog	c	*t	*t	*t	reintro _d *t	LongDist*t	Reintro _{1year}	109	1483.15	1701.15	1732.17	140.66	0.00
15	tlog	c	c	c	c	-	c	Reintro _{1year}	9	1752.57	1770.57	1770.78	179.26	0.00
10	tlog	c	c	c	c	reintro _d	c	Reintro _{1year}	11	1752.00	1774.00	1774.30	182.79	0.00
5	tlog	c	*t	*t	*t	reintro _d *t	c	Reintro _{1year}	89	1659.41	1837.41	1857.61	266.10	0.00

Step 2: Modelling plastic ring loss probability

Based on the previous step, we modeled the plastic ring loss probability (α) as a function of age (i.e. time since ringing) using logarithmic, linear and constant model (respectively “tlog”, “tlin”, “c”). For a given combination of hypothesis on other parameters, the plastic ring loss pattern atlog was always better supported, indicating that the probability to lose plastic ring was better explained with a logarithmic trend from the time since ringing (Model 12, 7 and 2, Table S5). Consequently, we retained this hypothesis in the subsequent step of the model selection process.

Table S5: Detailed results of the selection process of plastic ring loss probabilities (α) for the Causes models. Notation: φ_1 = juvenile survival (1st year old); φ_{2-5} = immatures and sub-adults survival (2nd-5th year old); φ_{6+} = adults survival (≥ 6 th year old); φ_{pre} = post-release effect on survival; Ψ_{pre} = post-release effect on movement; np = number of parameters; $AICc$ = corrected Akaike's information criterion; $\Delta AICc$ = difference in $AICc$ between the model with the lowest $AICc$ (in bold) and the other models; $wAICc$ = $AICc$ weights. Models are ranked by increasing order of $AICc$ values and best models ($\Delta AICc \leq 2$) are highlighted in grey. See Table 1 for the model notation.

Model	α	β	φ_1	φ_{2-5}	φ_{6+}	φ_{pre}	P	r	np	Deviance	AIC	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
12	tlog	c	c	c	c	-	ShortDist*t	Reintro_{1year}	29	1531.47	1589.47	1591.51	-	0.45
7	tlog	c	c	c	c	reintro _d	ShortDist*t	Reintro _{1year}	31	1529.20	1591.20	1593.53	2.02	0.16
21	c	c	c	c	c	-	ShortDist*t	Reintro _{1year}	28	1535.82	1591.82	1593.72	2.20	0.15
20	tlin	c	c	c	c	-	ShortDist*t	Reintro _{1year}	29	1533.88	1591.88	1593.92	2.40	0.13
19	c	c	c	c	c	reintro _d	ShortDist*t	Reintro _{1year}	30	1533.57	1593.57	1595.75	4.24	0.05
18	tlin	c	c	c	c	reintro _d	ShortDist*t	Reintro _{1year}	31	1531.56	1593.56	1595.89	4.38	0.05
2	tlog	c	*t	*t	*t	reintro _d *t	ShortDist*t	Reintro _{1year}	108	1446.14	1662.14	1692.56	101.05	0.00
16	tlin	c	*t	*t	*t	reintro _d *t	ShortDist*t	Reintro _{1year}	108	1449.13	1665.13	1695.55	104.04	0.00
17	c	c	*t	*t	*t	reintro _d *t	ShortDist*t	Reintro _{1year}	107	1451.94	1665.94	1695.76	104.25	0.00

Step 3: Modelling survival probability

Based on the two previous steps, we investigated short-term post-release effect (φ_{pre}) and time-dependence effect on age-structure survival ($\varphi_{1,2-5,6+}$) of Cinereous vultures. Three models were equally supported (in terms of $AICc$ and $wAICc$) with constant survival probabilities for each age class (models 12, 23 and 22, Table S6). Yet these best models differed by either no post-release effect, post-release effect on survival for all reintroduced birds (similar for both release methods, “reintros” effect) and post-release effect on survival for aviary-released immatures/adults (“aviary” effect), but we could not conclude about a post-release cost on survival in the Causes.

Table S6: Detailed results of the selection process of survival probabilities (φ) for the Causes models. Only the 15 best models are represented. Notation: φ_1 = juvenile survival (1st year old); φ_{2-5} = immatures and sub-adults survival (2nd-5th year old); φ_{6+} = adults survival (≥ 6 th year old); φ_{pre} = post-release effect on survival; Ψ_{pre} = post-release effect on movement; np = number of parameters; $AICc$ = corrected Akaike's information criterion; $\Delta AICc$ = difference in $AICc$ between the model with the lowest $AICc$ (in bold) and the other models; $wAICc$ = $AICc$ weights. Models are ranked by increasing order of $AICc$ values and best models ($\Delta AICc \leq 2$) are highlighted in grey. See Table 1 for the model notation.

Model	α	β	φ_1	φ_{2-5}	φ_{6+}	φ_{pre}	P	r	np	Deviance	AIC	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
12	tlog	c	c	c	c	-	ShortDist*t	Reintro_{1year}	29	1531.47	1589.47	1591.51	-	0.32
23	tlog	c	c	c	c	aviary	ShortDist*t	Reintro _{1year}	30	1529.58	1589.58	1591.77	0.25	0.28
22	tlog	c	c	c	c	reintro _s	ShortDist*t	Reintro _{1year}	30	1529.63	1589.63	1591.81	0.30	0.28
7	tlog	c	c	c	c	reintro _d	ShortDist*t	Reintro _{1year}	31	1529.20	1591.20	1593.53	2.02	0.12
33	tlog	c	c	c	c	aviary*t	ShortDist*t	Reintro _{1year}	41	1516.96	1598.96	1603.06	11.54	0.00
32	tlog	c	c	c	c	reintro _s *t	ShortDist*t	Reintro _{1year}	43	1516.90	1602.90	1607.41	15.89	0.00
46	tlog	c	t	c	c	reintro _s	ShortDist*t	Reintro _{1year}	48	1509.72	1605.72	1611.36	19.85	0.00
45	tlog	c	t	c	c	reintro _d	ShortDist*t	Reintro _{1year}	49	1509.29	1607.29	1613.17	21.66	0.00
30	tlog	c	c	t	c	-	ShortDist*t	Reintro _{1year}	51	1505.14	1607.14	1613.52	22.00	0.00
65	tlog	c	c	c	t	aviary	ShortDist*t	Reintro _{1year}	48	1512.25	1608.25	1613.89	22.37	0.00
64	tlog	c	c	c	t	reintro _s	ShortDist*t	Reintro _{1year}	48	1512.31	1608.31	1613.95	22.44	0.00
71	tlog	c	c	t	c	aviary	ShortDist*t	Reintro _{1year}	52	1503.62	1607.62	1614.26	22.75	0.00
70	tlog	c	c	t	c	reintro _s	ShortDist*t	Reintro _{1year}	52	1503.65	1607.65	1614.29	22.78	0.00
29	tlog	c	c	c	t	-	ShortDist*t	Reintro _{1year}	47	1515.23	1609.23	1614.64	23.12	0.00
63	tlog	c	c	c	t	-	ShortDist*t	Reintro _{1year}	49	1511.87	1609.87	1615.75	24.24	0.00

4.2. Alpine population

Step 1: Modelling resighting and recovery probabilities

Whatever the survival hypothesis, resighting probability of the long-distance marks varied with respect to the use of a camera-trap, whereas the resighting probability of short-distance marks was constant (lowest $AICc$ always supported “LongDist*Pcamera”; models 10, 16 and 4, Table S7). At last, we retained the hypotheses PLongDist*Pcamera and rReintro1year for event parameters in subsequent steps of the model selection process.

Table S7: Detailed results of the selection process of resighting probabilities (P) for the Alps models. Notation: φ_1 = juvenile survival (1st year old); φ_{2-5} = immatures and sub-adults survival (2nd-5th year old); φ_{6+} = adults survival (≥ 6 th year old); φ_{pre} = post-release effect on survival; Ψ_{pre} = post-release effect on movement; np= number of parameters; AICc= corrected Akaike's information criterion; $\Delta AICc$ = difference in AICc between the model with the lowest AICc (in bold) and the other models; wAICc= AICc weights. Models are ranked by increasing order of AICc values and best models ($\Delta AICc \leq 2$) are highlighted in grey. See Table 1 for the model notation.

Model	α	β	φ_1	φ_{2-5}	φ_{6+}	φ_{pre}	P	r	np	Deviance	AIC	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
10	tlog	c	c	c	c	reintro_d	LongDist*Pcamera	Reintro_{1year}	13	432.56	458.56	459.92	-	0.97
11	tlog	c	c	c	c	reintro _d	Pcamera	Reintro _{1year}	12	443.45	467.45	468.61	8.70	0.01
9	tlog	c	c	c	c	reintro _d	LongDist*t	Reintro _{1year}	23	418.65	464.65	468.93	9.01	0.01
8	tlog	c	c	c	c	reintro _d	.ongDist*Pcamera, ShortDist*	Reintro _{1year}	22	425.59	469.59	473.50	13.58	0.00
12	tlog	c	c	c	c	reintro _d	c	Reintro _{1year}	11	452.37	474.37	475.35	15.43	0.00
16	tlog	c	c	c	c	-	LongDist*Pcamera	Reintro _{1year}	11	453.86	475.86	476.84	16.92	0.00
7	tlog	c	c	c	c	reintro _d	2c*t	Reintro _{1year}	32	411.85	475.85	484.33	24.41	0.00
17	tlog	c	c	c	c	-	Pcamera	Reintro _{1year}	10	464.00	484.00	484.81	24.89	0.00
15	tlog	c	c	c	c	-	LongDist*t	Reintro _{1year}	21	440.07	482.07	485.62	25.70	0.00
14	tlog	c	c	c	c	-	.ongDist*Pcamera, ShortDist*	Reintro _{1year}	20	446.59	486.59	489.81	29.89	0.00
18	tlog	c	c	c	c	-	c	Reintro _{1year}	9	474.38	492.38	493.04	33.12	0.00
13	tlog	c	c	c	c	-	2c*t	Reintro _{1year}	30	433.00	493.00	500.41	40.49	0.00
4	tlog	c	t	t	t	reintro _d *t	LongDist*Pcamera	Reintro _{1year}	53	372.31	478.31	503.41	43.49	0.00
5	tlog	c	t	t	t	reintro _d *t	Pcamera	Reintro _{1year}	52	383.13	487.13	511.20	51.28	0.00
6	tlog	c	t	t	t	reintro _d *t	c	Reintro _{1year}	51	390.91	492.91	515.97	56.06	0.00
3	tlog	c	t	t	t	reintro _d *t	LongDist*t	Reintro _{1year}	63	358.35	484.35	521.35	61.43	0.00
1	tlog	c	t	t	t	reintro _d *t	2c*t	Reintro _{1year}	66	352.31	484.31	525.44	65.53	0.00
2	tlog	c	t	t	t	reintro _d *t	.ongDist*Pcamera, ShortDist*	Reintro _{1year}	62	366.07	490.07	525.74	65.82	0.00

Step 2: Modelling plastic ring loss probability

Based on the previous step, we modeled the plastic ring loss probability (α) as a function of age (i.e. time since ringing) using logarithmic, linear and constant model (respectively “tlog”, “tlin”, “c”). For a given combination of hypothesis on other parameters, the plastic ring loss pattern ac was always better supported, indicating that the probability to lose plastic ring was constant (models 22, 24 and 20, Table S8). Consequently, we retained this hypothesis in the subsequent step of the model selection process.

Table S8: Detailed results of the selection process of plastic ring loss probabilities (α) for the Alps models. Notation: φ_1 = juvenile survival (1st year old); φ_{2-5} = immatures and sub-adults survival (2nd-5th year old); φ_{6+} = adults survival (≥ 6 th year old); φ_{pre} = post-release effect on survival; Ψ_{pre} = post-release effect on movement; np = number of parameters; $AICc$ = corrected Akaike's information criterion; $\Delta AICc$ = difference in $AICc$ between the model with the lowest $AICc$ (in bold) and the other models; $wAICc$ = $AICc$ weights. Models are ranked by increasing order of $AICc$ values and best models ($\Delta AICc \leq 2$) are highlighted in grey. See Table 1 for the model notation.

Model	α	β	φ_1	φ_{2-5}	φ_{6+}	φ_{pre}	P	r	np	Deviance	AIC	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
22	c	c	c	c	c	reintro_d	LongDist*Pcamera	Reintro_{1year}	12	432.62	456.62	457.78	-	0.60
10	tlog	c	c	c	c	reintro _d	LongDist*Pcamera	Reintro _{1year}	13	432.56	458.56	459.92	2.14	0.20
21	tlin	c	c	c	c	reintro _d	LongDist*Pcamera	Reintro _{1year}	13	432.62	458.62	459.98	2.20	0.20
24	c	c	c	c	c	-	LongDist*Pcamera	Reintro _{1year}	10	453.96	473.96	474.77	16.99	0.00
16	tlog	c	c	c	c	-	LongDist*Pcamera	Reintro _{1year}	11	453.86	475.86	476.84	19.06	0.00
23	tlin	c	c	c	c	-	LongDist*Pcamera	Reintro _{1year}	11	453.95	475.95	476.93	19.14	0.00
20	c	c	t	t	t	reintro _d *t	LongDist*Pcamera	Reintro _{1year}	52	372.38	476.38	500.45	42.67	0.00
4	tlog	c	t	t	t	reintro _d *t	LongDist*Pcamera	Reintro _{1year}	53	372.31	478.31	503.41	45.63	0.00
19	tlin	c	t	t	t	reintro _d *t	LongDist*Pcamera	Reintro _{1year}	53	372.37	478.37	503.48	45.70	0.00

Step 3: Modelling survival probability

Based on the two previous steps, we investigated short-term post-release effect and time-dependence effect on age-structure survival (φ) of Cinereous vultures. Three models were equally supported in terms of $AICc$ (Table S9). The first best model included constant survival probabilities on each age classes and it considered a short-term post-release cost in survival for all reintroduced birds (similar for both release methods, “reintros” effect). The second best model included time-dependence in survival probabilities only for immatures and sub-adults and considered a short-term post-release cost in survival for all reintroduced birds (“reintros” effect). The third model supported constant survival probabilities for each age classes and considered a short-term post-release cost in survival associated with reintroduction, different for hacking/aviary-released juveniles and aviary-released immatures/adults (“reintrod” effect). It is obvious that individuals reintroduced into the Alps suffer from a post-release cost on survival the first year after release. Moreover, it is almost certain that the post-release cost on survival is the same for all reintroduced individuals regardless of the release method used (reintros) in terms of $wAICc$ value (Model : $wAICc = 0.37$, Table S9).

Table S9: Detailed results of the selection process of survival probabilities (α) for the Alps models. Only the 15 best models are represented. Notation: φ_1 = juvenile survival (1st year old); φ_{2-5} = immatures and sub-adults survival (2nd-5th year old); φ_{6+} = adults survival (≥ 6 th year old); φ_{pre} = post-release effect on survival; Ψ_{pre} = post-release effect on movement; np = number of parameters; $AICc$ = corrected Akaike's information criterion; $\Delta AICc$ = difference in $AICc$ between the model with the lowest $AICc$ (in bold) and the other models; $wAICc$ = $AICc$ weights. Models are ranked by increasing order of $AICc$ values and best models ($\Delta AICc \leq 2$) are highlighted in grey. See Table 1 for the model notation.

Model	α	β	φ_1	φ_{2-5}	φ_{6+}	φ_{pre}	P	r	np	Deviance	AIC	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
25	c	c	c	c	c	reintro _s	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	11	433.49	455.49	456.47	-	0.37
73	c	c	c	t	c	reintro _s	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	21	412.10	454.10	457.65	1.18	0.21
22	c	c	c	c	c	reintro _d	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	12	432.62	456.62	457.78	1.31	0.19
72	c	c	c	t	c	reintro _d	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	22	411.16	455.16	459.06	2.60	0.10
26	c	c	c	c	c	aviary	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	11	438.39	460.39	461.37	4.90	0.03
74	c	c	c	t	c	aviary	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	21	416.55	458.55	462.11	5.64	0.02
35	c	c	c	c	c	reintro _s *t	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	22	414.48	458.48	462.39	5.92	0.02
36	c	c	c	c	c	aviary*t	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	20	420.28	460.28	463.49	7.02	0.01
67	c	c	c	c	t	reintro _s	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	19	422.76	460.76	463.66	7.19	0.01
49	c	c	t	c	c	reintro _s	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	16	430.15	462.15	464.21	7.74	0.01
66	c	c	c	c	t	reintro _d	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	20	421.93	461.93	465.15	8.68	0.00
48	c	c	t	c	c	reintro _d	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	17	429.29	463.29	465.60	9.13	0.00
76	c	c	c	t	c	reintro _s *t	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	32	393.14	457.14	465.62	9.15	0.00
77	c	c	c	t	c	aviary*t	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	30	398.53	458.53	465.94	9.47	0.00
43	c	c	t	t	c	reintro _s	LongDist*Pcamera	Reintro _{1yar}	26	408.76	460.76	466.27	9.80	0.00

References

- Badia-Boher, J. A., A. Sanz-Aguilar, M. de la Riva, L. Gangoso, T. van Overveld, M. García-Alfonso, O. P. Luzardo, A. Suarez-Pérez, and J. A. Donázar. 2019. Evaluating European LIFE conservation projects: Improvements in survival of an endangered vulture. *Journal of Applied Ecology* 56:1210–1219.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Second edition. Springer-Verlag, New York.
- Moreno-Opo, R., A. Arredondo, and F. Guil. 2010. Foraging range and diet of cinereous vulture “*Aegypius monachus*” using livestock resources in central Spain. *Ardeola* 57:111–119.
- Newton, I., M. J. McGrady, and M. K. Oli. 2016. A review of survival estimates for raptors and owls. *Ibis* 158:227–248.
- Sarrazin, F., C. Bagnolini, J. Pinna, E. Danchin, and J. Clobert. 1994. High survival estimates of griffon-vultures (*Gyps Fulvus-Fulvus*) in a reintroduced population. *Auk* 111:853–862.
- Tavecchia, G., J. Adrover, A. M. Navarro, and R. Pradel. 2012. Modelling mortality causes in longitudinal data in the presence of tag loss: application to raptor poisoning and electrocution. *Journal of Applied Ecology* 49:297–305.

APPENDIX S3

Multievent survival modelling for each region at metapopulation scale

1. Data: the encounter histories, events and groups

Encounter history data extend over 25 occasions (1 for each year between 1992 and 2016) and were coded with 11 different event codes (Table S1) depending on the state of the individuals as well as how and where it has been observed within a given occasion. Due to the difficulty of reading a metal ring, we assumed that an individual wearing only a metal ring could not be detected in both the Causses and the Alps (“Mover”). Movements as well as dead recoveries outside the monitoring areas (Fig. 1) were not considered. A mover individual can therefore be found dead either in the Causses or in the Alps region.

Table S1: Description of the events used in the encounter histories.

Event	Description
0	Individual not observed
1	Individual detected resident in the Causses region with both plastic ring and metal ring
2	Individual detected resident in the Alps region with both plastic ring and metal ring
3	Individual detected mover with both plastic ring and metal ring
4	Individual detected in the Causses region only retaining its plastic ring
5	Individual detected resident in the Alps region only retaining its plastic ring
6	Individual detected mover only retaining its plastic ring
7	Individual detected in the Causses region only retaining its metal ring
8	Individual detected in the Alps region only retaining its metal ring
9	Individual recovered newly dead or permanently captured in the Causses region
10	Individual recovered newly dead or permanently captured in the Alps region

To track for different sources of heterogeneity, individuals were assigned a group (Table S2) with respect to their region of release or birth (origin), their age at the beginning of their life history, their status (reintroduced or wild born) as well as the age of their rings (time elapsed since ringing). Note that group g(13) related to individuals for which feathers were bleached and the metal ring has been replaced by a new one and group g(14) those for which plastic ring has been replaced by a new one. Although all of these individuals were reintroduced, we created these two additional groups to avoid bias in hypothesis testing in survival and detection probabilities.

Table S2: Groups used in this analysis at metapopulation scale according to the region, the status and the age of birds or re-marking (i.e. ring replacement).

Status	Age	Causses groups	Alps groups
Wild born	1 st year old	g(7)	g(1)
Reintroduced	1 st year old	g(8)	g(2)
	2 nd year old	g(9)	
	3 rd year old	g(10)	g(3)
	4 th year old	g(11)	g(4)
	5 th year old		g(5)
	≥6 th year old	g(12)	g(6)
Re-marked	4 th year old	g(13)	
	≥6 th year old	g(14)	

2. The biological states

In a multievent framework, fundamental difference is made between event (what the observer could actually see, Table S1) and the true state of the individuals or its marking when it has been observed. Some states may indeed be impossible to detect in reality, and therefore cannot be considered as event, such when all marking type is lost. However, ignoring such heterogeneity in resighting possibility may bias survival estimates (Tavecchia et al. 2012), since individuals carrying their rings may survive just as those that lose them. Here, we distinguished 16 possible states (Table S3), differentiating the live/dead states of individuals, the region where the individuals can be seen (Causses, Alps, both regions: “Mover”) and the types of marks that live individuals can carry (Plastic + Metal, Plastic only, Metal only, No rings). The states CAUNR, ALPSNR, MOVNR and D are not observable since individuals have not marking anymore or since D is an absorbing state technically required to model recovery probabilities.

Table S3: Description of the states used in the analysis at metapopulation scale. CAU for Causses resident, ALPS for Alps resident and MOV for Mover.

State	Description
CAU _{P+M}	Live individual resident in the Causses region carrying both plastic ring and metal ring
ALPS _{P+M}	Live individual resident in the Alps region carrying both plastic ring and metal ring
MOV _{P+M}	Live individual mover carrying both plastic ring and metal ring
CAU _P	Live individual resident in the Causses region carrying only a plastic ring
ALPS _P	Live individual resident in the Alps region carrying only a plastic ring
MOV _P	Live individual mover carrying only a plastic ring
CAU _M	Live individual resident in the Causses region carrying only a metal ring
ALPS _M	Live individual resident in the Alps region carrying only a metal ring
MOV _M	Live individual mover carrying only a metal ring
CAU _{NR}	Live individual (previously marked) resident in the Causses region without any rings
ALPS _{NR}	Live individual (previously marked) resident in the Alps region without any rings
MOV _{NR}	Live individual (previously marked) mover without any rings
CAU _{ND}	Newly dead or permanently captured individual resident in the Causses region
ALPS _{ND}	Newly dead or permanently captured individual resident in the Alps region
MOV _{ND}	Newly dead or permanently captured individual mover
D	Dead individual

3. Model structure

Multievent models use three types of parameters: the initial states probabilities, the state transition probabilities and the event probabilities of observing states.

3.1. Initial states

Initial states account for the initial proportions of individuals in both regions and marked with different rings (π , Fig. S1). Here, we assumed that the initial proportion of individuals in each region is dependent on (1) the temporal period (before and after the release in the Alps region started; “Preintro”, Table 2) and (2) reintroduced and wild born status of individuals (“reintro”, Table 2). Note that no individual can have an initial state of mover, as the first detection corresponds to the site of reintroduction or birth of the individual.

3.2. State transition probabilities

The transition probabilities between the states were decomposed into four steps in order to model separately the following parameters: the probability of plastic ring loss (α), the probability of metal ring loss (β), the probability to move between regions (Ψ) and the survival probabilities (φ). Transition from one state to another reflects change in the marking status and / or the region where

the observations were made within a 1-year interval and each matrix (i.e. transition probabilities) is conditional on the previous step.

Step 1: The plastic ring loss

Probability of plastic ring loss (α , Fig. S1) was only considered for individuals carrying plastic rings (states CAUP+M, ALPSP+M, MOVP+M, CAUP, ALPSP and MOVP). We assumed that the probability of losing a plastic ring is independent from the probability of losing a metal ring. Nevertheless, plastic ring loss can vary with the time since ringing because plastic ring can deteriorate over time, so we tested the effect of the age of the ring on plastic ring loss probabilities using logarithmic and constant fitting function (respectively “tlog” and “c”) following Badia-Boher et al. (2019). As a reminder, we previously rejected the alternative hypothesis of linear trend in ring loss in both analyses for each region at the population scale (see results in Appendix S2). We did not test any difference between regions as rings were made with similar material and since no difference in plastic ring loss probability were detected in Griffon vultures (*Gyps fulvus*) in the same study regions (Le Gouar et al. 2008).

Step 2: The metal ring loss

We estimated the probability of metal ring loss (β , Fig. S1) only for individuals carrying metal rings (states CAUP+M, ALPSP+M, MOVP+M, CAUM, ALPSM and MOVMM). We assumed that the probability of losing a metal ring is independent from the probability of losing a plastic ring. When the plastic ring could be used to identify an individual, the presence or the absence of the metal ring was not systematically recorded throughout the monitoring period. Actually, only six individuals were recorded as carrying a plastic ring while not carrying the metal ring anymore. However, we implemented this process in the analysis in order to limit bias in the estimation of survival (Badia-Boher et al. 2019), considering the loss of metal ring was not negligible although not formally recorded. Because of such reduced number of individuals, we did not test any effects on this parameter and kept it constant.

Step 3: Movements

The probability Ψ to move between regions (Fig. S1) was assumed to be independent of the ringing status, as it seems unlikely that ringing status affect the movement of individuals. We considered all combinations of bidirectional movements among regions (e.g. $\Psi_{CAUALPS}$ corresponds to the transition from the live state “resident in the Causses region” to the live state “resident in the Alps region”). We expected higher movements in juvenile or immatures than in adults, which are mostly

sedentary, depending the different requirements of each life stage of the species (Moreno-Opo et al. 2010). We therefore tested an effect of age on movement probabilities using similar age classes as for survival (1st year old: juvenile; 2nd –5th year old: immature; ≥ 6 th year old: adult) and assuming three hypotheses: (1) movement probabilities differ among the three age classes, (2) movement probability of juveniles are equal to immatures but differ from adults and (3) movement probabilities do not differ among the three age classes (null hypothesis, no age effect). To investigate for potential temporal variation in movements, we decided to use a time window of two periods corresponding to before and after the reintroduction in the Alps (“Preintro”) instead of a full time-dependent effect on Ψ . Full-time dependence would have overparameterize the model and the two periods reflects a potential effect of conspecific attraction that aimed at testing specifically. We also investigated whether the region of origin (Causses or Alps) influenced the direction of movement probabilities as well as an effect of release methods or of the reintroduction compared to wild-born and their interactions (see Table 2 for detailed hypotheses tested).

Transitions of impossible movements were fixed to zero. Because of the large number of models to run if all hypothesis combinations are tested, we made a step-by-step selection to highlight the effects that can influence the probability to move, in the following order: (1) age, (2) period “Preintro”, (3) region of origin effect and (4) short-term post-release effect.

Step 4: Survival

From our previous results of this study at population scale in each region (see Appendix S2), we only retained the most supported hypotheses on survival in the metapopulation analysis (age class effect: 1st year \neq 2nd-5th year old \neq ≥ 6 th year old with a post-release effect of one year duration similar for all reintroduced individuals “reintros”). Based on that, we investigated for differences in survival between regions as well as with the mover state, since movements may induce energetic and demographic costs. Since the post-release effect on survival from the population scale analysis were not conclusive for the Causses region and may explained by movements for the Alps, we tested four hypotheses for post-release effect: (1) post-release effect for all reintroduced individuals but different for those released in the Causses and those release the Alps region (reintros,origin), (2) post-release effect for all reintroduced individuals but similar between those released in the Causses and those in the Alps region (reintros), (3) post-release effect for all individuals reintroduced only for released individuals in the Alps region (reintros,ALPS) and (4) No post-release effect. Moreover, because survival probabilities can vary according to regions given several factors such as food availability and threats (Chauvenet et al. 2010), we examined the effect of region on each age classes as follow: (1) “RegStat1”: Causses resident \neq Alps resident \neq Mover,

(2) “RegStat2”: Causes resident = Alps resident \neq Mover and (3) No region effect (Causes resident = Alps resident = Mover).

3.3. Resighting and recovery probabilities

Resighting and the recovery probabilities (respectively P and r) combined the events to the states of the individuals in two steps (Fig. S1). The first step allow estimating whether an individual has been observed or not in one or both regions. The second step is essential for movers since it allows correcting for imperfect detection of mover individuals. Indeed, an individual in a mover state (MOVP+M, MOVP, MOVN or MOVNR) may be seen either in both regions or only in one the two regions.

Due to the difficulty of reading a metal ring, we assumed that an individual wearing only a metal ring could not be detected as “Mover” (i.e. identified in both region within a given occasion). As such, an individual in the state MOVN can be observed either in the Causses (PCAU,ShortDist) or in the Alps region (PALPS,ShortDist). Despite looking paradoxical, the distinction between the true state of an individual and the event associated to this state that can be observed in reality in a multievent framework is important to recall at this stage. Moreover, all individuals, including movers, can be recovered dead either in the Causses region (rCAU) or in the Alps region (rALPS) since it would be unrealistic to be found dead in both regions. Based on our previous analyses of this study (Appendix S2), resighting probabilities of birds carrying only a metal ring (PShortDist) were time-dependent in the Causses but not in the Alps. For individuals marked with bleached feathers, radio-transmitter or plastic ring (PLongDist), detection probabilities were constant across time in the Causses but differed before and after the use of camera-trap in the Alps region. For the present analysis at the metapopulation scale, we therefore kept these resighting probability patterns, while still testing whether PLongDist differ between regions before the use of camera trap.

Regarding recovery probabilities, we assumed not variation in time but we tested whether they differ between region as well as between the first year after release and subsequent years for reintroduced individuals equipped with a radio-transmitter, which facilitate locating dead body, by using an age effect ($r_{\text{Reintro1yar*Reg}} = r_{\text{CAU}} \neq r_{\text{ALPS}}$).

Initial states																
CAU _{P+M}	ALPS _{P+M}	MOV _{P+M}	CAU _P	ALPS _P	MOV _P	CAU _M	ALPS _M	MOV _M	CAU _{NR}	ALPS _{NR}	MOV _{NR}	CAU _{ND}	ALPS _{ND}	MOV _{ND}	D	
π	$1-\pi$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Step 1: Plastic ring loss																
CAU _{P+M}	ALPS _{P+M}	MOV _{P+M}	CAU _P	ALPS _P	MOV _P	CAU _M	ALPS _M	MOV _M	CAU _{NR}	ALPS _{NR}	MOV _{NR}	CAU _{ND}	ALPS _{ND}	MOV _{ND}	D	
CAU _{P+M}	$1-\alpha$	0	0	0	0	α	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
ALPS _{P+M}	0	$1-\alpha$	0	0	0	0	α	0	0	0	0	0	0	0	0	
MOV _{P+M}	0	0	$1-\alpha$	0	0	0	0	α	0	0	0	0	0	0	0	
CAU _P	0	0	0	$1-\alpha$	0	0	0	0	α	0	0	0	0	0	0	
ALPS _P	0	0	0	0	$1-\alpha$	0	0	0	0	α	0	0	0	0	0	
MOV _P	0	0	0	0	0	$1-\alpha$	0	0	0	0	α	0	0	0	0	
CAU _M	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
ALPS _M	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
MOV _M	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
CAU _{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
ALPS _{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
MOV _{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
CAU _{ND}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
ALPS _{ND}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
MOV _{ND}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Step 2: Metal ring loss																
CAU _{P+M}	ALPS _{P+M}	MOV _{P+M}	CAU _P	ALPS _P	MOV _P	CAU _M	ALPS _M	MOV _M	CAU _{NR}	ALPS _{NR}	MOV _{NR}	CAU _{ND}	ALPS _{ND}	MOV _{ND}	D	
CAU _{P+M}	$1-\beta$	0	0	β	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
ALPS _{P+M}	0	$1-\beta$	0	β	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
MOV _{P+M}	0	0	$1-\beta$	0	β	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
CAU _P	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
ALPS _P	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
MOV _P	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
CAU _M	0	0	0	0	0	0	$1-\beta$	0	β	0	0	0	0	0	0	
ALPS _M	0	0	0	0	0	0	0	$1-\beta$	0	β	0	0	0	0	0	
MOV _M	0	0	0	0	0	0	0	0	$1-\beta$	0	β	0	0	0	0	
CAU _{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
ALPS _{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
MOV _{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
CAU _{ND}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
ALPS _{ND}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
MOV _{ND}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Step 3: Movements

	CAU _{P+M}	ALPS _{P+M}	MOV _{P+M}	CAU _P	ALPS _P	MOV _P	CAU _M	ALPS _M	MOV _M	CAU _{NR}	ALPS _{NR}	MOV _{NR}	CAU _{ND}	ALPS _{ND}	MOV _{ND}	D
CAU _{P+M}	$1 - \sum \psi^{CAU_i}$	$\psi^{CAUALPS}$	ψ^{CAUMOV}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ALPS _{P+M}	$\psi^{ALPSCAU}$	$1 - \sum \psi^{ALPS_i}$	$\psi^{ALPSMOV}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MOV _{P+M}	ψ^{MOVCAU}	$\psi^{MOVALPS}$	$1 - \sum \psi^{MOV_i}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CAU _P	0	0	0	$1 - \sum \psi^{CAU_i}$	$\psi^{CAUALPS}$	ψ^{CAUMOV}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ALPS _P	0	0	0	$\psi^{ALPSCAU}$	$1 - \sum \psi^{ALPS_i}$	$\psi^{ALPSMOV}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MOV _P	0	0	0	ψ^{MOVCAU}	$\psi^{MOVALPS}$	$1 - \sum \psi^{MOV_i}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CAU _M	0	0	0	0	0	0	$1 - \sum \psi^{CAU_i}$	$\psi^{CAUALPS}$	ψ^{CAUMOV}	0	0	0	0	0	0	0
ALPS _M	0	0	0	0	0	0	$\psi^{ALPSCAU}$	$1 - \sum \psi^{ALPS_i}$	$\psi^{ALPSMOV}$	0	0	0	0	0	0	0
MOV _M	0	0	0	0	0	0	ψ^{MOVCAU}	$\psi^{MOVALPS}$	$1 - \sum \psi^{MOV_i}$	0	0	0	0	0	0	0
CAU _{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1 - \sum \psi^{CAU_i}$	$\psi^{CAUALPS}$	ψ^{CAUMOV}	0	0	0	0
ALPS _{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$\psi^{ALPSCAU}$	$1 - \sum \psi^{ALPS_i}$	$\psi^{ALPSMOV}$	0	0	0	0
MOV _{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ψ^{MOVCAU}	$\psi^{MOVALPS}$	$1 - \sum \psi^{MOV_i}$	0	0	0	0
CAU _{ND}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
ALPS _{ND}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
MOV _{ND}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Step 4: Survival

	CAU _{P+M}	ALPS _{P+M}	MOV _{P+M}	CAU _P	ALPS _P	MOV _P	CAU _M	ALPS _M	MOV _M	CAU _{NR}	ALPS _{NR}	MOV _{NR}	CAU _{ND}	ALPS _{ND}	MOV _{ND}	D
CAU _{P+M}	φ^{CAU}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1 - \varphi^{CAU}$	0	0	0
ALPS _{P+M}	0	φ^{ALPS}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1 - \varphi^{ALPS}$	0	0
MOV _{P+M}	0	0	φ^{MOV}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	$1 - \varphi^{MOV}$	0
CAU _P	0	0	0	φ^{CAU}	0	0	0	0	0	0	0	0	$1 - \varphi^{CAU}$	0	0	0
ALPS _P	0	0	0	0	φ^{ALPS}	0	0	0	0	0	0	0	0	$1 - \varphi^{ALPS}$	0	0
MOV _P	0	0	0	0	0	φ^{MOV}	0	0	0	0	0	0	0	0	$1 - \varphi^{MOV}$	0
CAU _M	0	0	0	0	0	0	φ^{CAU}	0	0	0	0	0	$1 - \varphi^{CAU}$	0	0	0
ALPS _M	0	0	0	0	0	0	0	φ^{ALPS}	0	0	0	0	0	$1 - \varphi^{ALPS}$	0	0
MOV _M	0	0	0	0	0	0	0	0	φ^{MOV}	0	0	0	0	0	$1 - \varphi^{MOV}$	0
CAU _{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	φ^{CAU}	0	0	0	0	0	$1 - \varphi^{CAU}$
ALPS _{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	φ^{ALPS}	0	0	0	0	$1 - \varphi^{ALPS}$
MOV _{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	φ^{MOV}	0	0	0	$1 - \varphi^{MOV}$
CAU _{ND}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
ALPS _{ND}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
MOV _{ND}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Events step 1: Resighting P and recovery r probabilities											
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
CAU _{P+M}	$1-P_{CAU,LongDist}$	$P_{CAU,LongDist}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ALPS _{P+M}	$1-P_{ALPS,LongDist}$	0	$P_{ALPS,LongDist}$	0	0	0	0	0	0	0	0
MOV _{P+M}	$1-P_{MOV,LongDist}$	0	0	$P_{MOV,LongDist}$	0	0	0	0	0	0	0
CAU _P	$1-P_{CAU,LongDist}$	0	0	0	$P_{CAU,LongDist}$	0	0	0	0	0	0
ALPS _P	$1-P_{ALPS,LongDist}$	0	0	0	0	$P_{ALPS,LongDist}$	0	0	0	0	0
MOV _P	$1-P_{MOV,LongDist}$	0	0	0	0	0	$P_{MOV,LongDist}$	0	0	0	0
CAU _M	$1-P_{CAU,ShortDist}$	0	0	0	0	0	0	$P_{CAU,ShortDist}$	0	0	0
ALPS _M	$1-P_{ALPS,ShortDist}$	0	0	0	0	0	0	0	$P_{ALPS,ShortDist}$	0	0
MOV _M	$1-\sum P^i$	0	0	0	0	0	0	$P_{CAU,ShortDist}$	$P_{ALPS,ShortDist}$	0	0
CAU _{NR}	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ALPS _{NR}	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MOV _{NR}	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CAU _{ND}	$1-r_{CAU}$	0	0	0	0	0	0	0	0	r_{CAU}	0
ALPS _{ND}	$1-r_{ALPS}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	r_{ALPS}
MOV _{ND}	$1-\sum r^i$	0	0	0	0	0	0	0	0	r_{CAU}	r_{ALPS}
D	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Events step 2: Probability for a mover to be observed only on one site (η)											
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	η	η	$1-\eta$	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	η	η	$1-\eta$	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Figure S1: Matrices patterns describing the modelling steps of ring loss, movement and survival parameters for the metapopulation scale analysis. Note that resighting and recovery probabilities were split into two event steps to allow correcting for imperfect detection of mover individuals.

4. Detailed model selection results

Model selection was based on Akaike Information Criterion adjusted for small sample sizes (AICc, Burnham and Anderson 2002). For inference testing, we selected the model with the fewer number of parameters when alternative models with the lowest AICc scores were within $\Delta\text{AICc} \leq 2$. In case no single models could not be selected using this procedure, we choose the one with the strongest wAICc.

The most complete model in our analysis included (a) a logarithmic effect of time since ringing on plastic ring loss probability (αtlog), (b) constant metal ring loss probability (βc), (c) the most parameterized hypothesis on movement ($\Psi\text{ A156*origin*Preintro}$ and $\Psi\text{pre reintrod*origin}$), (d) the most parameterized hypothesis on survival and its interaction with the region status ($\phi_{1/2-5/6+*RegStat1}$ and $\phi\text{pre reintros*origin}$), (e) a region status effect in interaction with the period of use of the camera trap on the resighting probabilities of birds carrying bleached feathers, radio-transmitter or plastic ring ($\text{PLongDist RegStat1*Bcam}$), (f) time-dependence on the resighting probabilities of birds carrying only a metal ring in the Causses and constant in the Alps ($\text{PShortDist CAU*t,ALPS}$) and (g) a region effect on recoveries in interaction with the age effect (r Reintro1yar*Reg).

Performing all possible combination of models would have been almost impossible to do and of low relevance. Instead, to operationalize the model selection and inference testing with so many numbers of effects to be tested on large number of type of parameters, we started by running this most complete model for testing two alternative hypotheses for movement with or without release effect) and we then sequentially reduced the number of hypothesis tested for each type of parameters: first on events (resighting and recovery probabilities), then initial states, and finally on state transition parameters (plastic ring loss probabilities, then movement probability and eventually survival probability).

Step 1: Modelling resighting and recovery probabilities

Four models were equally supported by AICc scores (models 7, 8, 4 and 3, Table S4.). Among them, all supported rReintro1yar indicating that the recoveries were only age-dependent for reintroduced birds and that there was no difference between both regions. However, these results did not allow us to conclude on a difference in resighting probabilities between the Causses and the Alps for birds carrying bleached feathers, radio-transmitter or plastic ring. Therefore, we kept the most parsimonious hypothesis ($\text{PLongDist RegStat2*Bcam}$), which assumes that the long-distance identification of is similar in the Causses and in the Alps before the use of the camera trap. At last,

we retained the hypotheses PLongDist RegStat2*Bcam, PShortDist CAU*t,ALPS and rReintro1yar for event parameters in subsequent steps of the model selection process.

Step 2: Modelling initial states

Based on the step 1 of the model selection, we tested if the initial states depend on the proportion of reintroduced and wild born individuals in each region in interaction with the reintroduction period in the Alps region (“Preintro”). The model that minimized the AICc always supported $\pi_{\text{Preintro}} * \text{reintro}$, indicating that the proportion of reintroduced and wild born individuals in each region was different before and after the reintroduction in the Alps started (Model 8 and 4, Table S4). Consequently, we retained this hypothesis for initial states in subsequent steps of the model selection process.

Step 3: Modelling plastic ring loss probability

Based on the two previous steps, we modeled the plastic ring loss probability (α) as a function of age (i.e. time since ringing) using logarithmic and constant model (respectively noted as “tlog” and “c”). For a given combination of hypothesis on other parameters, the plastic ring loss pattern atlog was always better supported, indicating that the probability to lose plastic ring was better explained with a logarithmic trend from the time since ringing (Model 8 and 4, Table S4). Consequently, we retained this hypothesis in the subsequent step of the model selection process.

Step 4: Modelling movement probability

Due to the large number of hypothesis combinations to be tested on movement probabilities, we used a step-by-step selection from the most complete model, which assumed the hypothesis with the highest number of parameters for each effect. The best supported hypothesis were then identified sequentially for each effect in the following order: (a) age, (b) period “Preintro”, (c) region of origin effect and (d) short-term post-release effect. Effects a, b and c were systematically tested in interaction with effect d to specifically investigate post release effect. Therefore, for simplicity, notation of hypothesis for effects a, b and c were assigned to Ψ , while their interaction with effect d was indicated as Ψ_{pre} . Sub-steps a, b and c of step 4 are detailed below were modelled in interaction with short-term release effect vs. no post-release effect on Ψ_{pre} .

a. Age effect

Among the three age hypotheses (A156, A56, no age effect), the model that minimized the AICc always supported $\Psi_{A156} * \text{origin} * \text{Preintro}$, indicating that movements were different according to

three stages ($A_{156} = 1\text{st year} \neq 2\text{nd-5th year old} \neq \geq 6\text{th year old}$). We therefore retained the hypothesis $\Psi_{A_{156}}$ in the subsequent sub-steps.

b. Period effect

Among models considering a given combination of hypothesis on other parameters, the hypothesis $\Psi_{A_{156}*\text{origin}}$ on movement was always better supported than the alternative hypothesis $\Psi_{A_{156}*\text{origin}*Preintro}$. In other words, movement rates were overall not different in the timeframe before and the timeframe after the release started in the Alps. Consequently, the period effect “Preintro” received no further consideration in the subsequent sub-step of the model selection process.

c. Region of origin effect on movement probability

Regarding the origin effect, the model that minimized the AICc always supported $\Psi_{A_{156}*\text{origin}}$ across all models considering a given combination of hypothesis on other parameters. Therefore, the region from which the individuals were originated influenced their movement probabilities. We further retained the hypothesis $\Psi_{A_{156}*\text{origin}}$ in the subsequent sub-step of the model selection process.

d. Short-term release effect

Considering the short-term release effect on movement Ψ_{pre} , two models were equally supported in terms of AICc (models 25 and 27, Table S4.). The first supported a short-term post-release effect on movement only for individual released in the Causses region, regardless of the release method employed (reintros, CAU). The second best model supported a similar short-term post-release effect on movement for all individuals reintroduced in the Causses region and in the Alps region (reintros). Because these two models have the same number of parameters, we have chosen the one with the best wAICc. Therefore, we retained $\Psi_{pre\text{ reintros,CAU}}$ (wAICc = 0.60) instead of $\Psi_{pre\text{ reintros}}$ (wAICc = 0.14) in the final step of the model selection process.

As a summary of the four sub-steps of the step 4 selection procedure, movement probabilities was structured into three age classes, was dependent of the region of origin of individuals but not on the release method use for reintroducing individuals and showed a short-term post-release effect for individual released in the Causses region only. The hypothesis for movement considered for the next steps of the analysis was then $\Psi_{A_{156}*\text{origin}}$ and $\Psi_{pre\text{ reintros,GC}}$.

Step 5: Modelling survival probability

Before investigating in depth whether survival was different between resident vs. erratic individuals and between regions as well potential interactions with the age-structure ($\varphi_{1,2-5,6+}$), we first wanted to clarify whether the short-term post-release effect in survival (φ_{pre}) found in previous analysis at population scale existed in both populations and if so, whether it was similar or not between regions. In the same way as for movement probabilities, we thus used a sub-step selection approach to test the different hypothesis on survival with a) post-release effect and b) movement status and region effect in interaction with the age-structure.

a. Post-release effect

Among the four hypotheses tested, two models were equally supported in terms of AICc (models 33 and 25, Table S4). These best models considered either a post-release effect for all individuals reintroduced but different between the region of release (“reintros,origin”) or a post-release effect only for individuals reintroduced in the Alps (“reintros,PA”). It was impossible to distinguish between these two hypotheses so we retained them both in the next sub-step of the model selection procedure on survival.

b. Movement status and region effect in interaction with age-structure

According to AICc scores, 14 models were equally supported and their respective wAICc were too similar to allow disentangling the different alternative hypothesis using these criteria (Table S4). Considering parsimony principles considering the model with the fewest parameters among the 14 models, survival did not differ between movements nor region whatever the age-class (model 62, Table S4).

Table S4: Detailed results of the selection process for the metapopulation models. Notation: φ_1 = juvenile survival (1st year old); φ_{2-5} = immatures and sub-adults survival (2nd-5th year old); φ_{6+} = adults survival (≥ 6 th year old); φ_{pre} = post-release effect on survival; Ψ_{pre} = post-release effect on movement; np = number of parameters; $AICc$ = corrected Akaike's information criterion; $\Delta AICc$ = difference in $AICc$ between the model with the lowest $AICc$ (in bold) and the other models; $wAICc$ = $AICc$ weights. Models are ranked by increasing order of $AICc$ values and best models ($\Delta AICc \leq 2$) are highlighted in grey. See Table 1 and Table 2 for the model notation.

Model	Initial states		Tag loss		Movements		Survival				Resighting		Recoveries	np	Deviance	AIC	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
	p	α	β	Ψ	Ψ_{pre}	φ_1	φ_{2-5}	φ_{6+}	φ_{pre}	$P_{LongDist}$	$P_{ShortDist}$	r							
Step 1: Resighting and recovery probabilities																			
7	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat1*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	89	2685.23	2863.23	2877.65	-	0.58	
8	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	88	2689.06	2865.06	2879.14	1.49	0.28	
5	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat1*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year} *Reg	91	2684.19	2866.19	2881.29	3.64	0.09	
6	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year} *Reg	90	2688.10	2868.10	2882.86	5.21	0.04	
4	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	96	2681.70	2873.70	2890.57	12.92	0.00	
3	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat1*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	97	2680.90	2874.90	2892.14	14.49	0.00	
1	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat1*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year} *Reg	99	2677.34	2875.34	2893.32	15.67	0.00	
2	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year} *Reg	98	2681.30	2877.30	2894.91	17.26	0.00	
Step 2: Initial states																			
8	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	88	2689.06	2865.06	2879.14	0.00	1.00	
4	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	96	2681.70	2873.70	2890.57	11.43	0.00	
10	Preintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	86	2835.06	3007.06	3020.49	141.35	0.00	
9	Preintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	94	2827.70	3015.70	3031.85	152.71	0.00	
Step 3: Plastic ring loss																			
8	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	88	2689.06	2865.06	2879.14	0.00	0.76	
12	Preintro*reintro	c	c	A156*origin*Preintro	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	87	2693.71	2867.71	2881.47	2.33	0.24	
4	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	96	2681.70	2873.70	2890.57	11.43	0.00	
11	Preintro*reintro	c	c	A156*origin*Preintro	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	95	2686.38	2876.38	2892.88	13.74	0.00	

Model	Initial states	Tag loss		Movements		Survival				Resighting		Recoveries	np	Deviance	AIC	AICc	Δ AICc	wAICc
	p	α	β	Ψ	Ψ_{pre}	φ_1	φ_{2-5}	φ_{6+}	φ_{pre}	$P_{LongDist}$	$P_{ShortDist}$	r						
Step 4: Movements																		
substep a : Age effect																		
8	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	88	2689.06	2865.06	2879.14	0.00	0.92
15	Preintro*reintro	tlog	c	A56*origin*Preintro	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	84	2703.42	2871.42	2884.22	5.07	0.07
4	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	96	2681.70	2873.70	2890.57	11.43	0.00
13	Preintro*reintro	tlog	c	A56*origin*Preintro	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	90	2700.85	2880.85	2895.61	16.47	0.00
16	Preintro*reintro	tlog	c	origin*Preintro	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	64	2791.08	2919.08	2926.41	47.26	0.00
14	Preintro*reintro	tlog	c	origin*Preintro	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	72	2784.14	2928.14	2937.46	58.32	0.00
substep b : Period effect																		
18	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	74	2718.15	2866.15	2876.00	0.00	0.48
17	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	82	2700.09	2864.09	2876.26	0.26	0.42
8	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	88	2689.06	2865.06	2879.14	3.14	0.10
4	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin*Preintro	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	96	2681.70	2873.70	2890.57	14.57	0.00
substep c : Origin effect																		
18	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	74	2718.15	2866.15	2876.00	0.00	0.53
17	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	82	2700.09	2864.09	2876.26	0.26	0.47
20	Preintro*reintro	tlog	c	A156	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	62	2757.71	2881.71	2888.57	12.57	0.00
19	Preintro*reintro	tlog	c	A156	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	70	2740.60	2880.60	2889.40	13.40	0.00
substep d : Release effect																		
25	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	76	2703.43	2855.43	2865.84	0.00	0.60
27	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _s	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	76	2706.27	2858.27	2868.69	2.85	0.14
21	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{d,CAU}	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	78	2702.25	2858.25	2869.23	3.39	0.11
24	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _s *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	78	2702.48	2858.48	2869.46	3.62	0.10
23	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _d	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	78	2704.62	2860.62	2871.60	5.76	0.03
18	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	-	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	74	2718.15	2866.15	2876.00	10.16	0.00
17	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _d *origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	82	2700.09	2864.09	2876.26	10.42	0.00
30	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	aviary _{ALPS}	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	76	2715.86	2867.86	2878.27	12.43	0.00
29	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	aviary _{CAU}	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	76	2716.57	2868.57	2878.98	13.14	0.00
31	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	aviary	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	76	2716.74	2868.74	2879.16	13.31	0.00
26	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,ALPS}	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	76	2717.15	2869.15	2879.57	13.73	0.00
28	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	aviary*origin	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	78	2714.44	2870.44	2881.42	15.58	0.00
22	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{d,ALPS}	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	78	2715.73	2871.73	2882.72	16.88	0.00

Model	Initial states		Tag loss		Movements		Survival				Resighting		Recoveries	np	Deviance	AIC	AICc	Δ AICc	wAICc
	p		α	β	Ψ	Ψ_{pre}	φ_1	φ_{2-5}	φ_{6+}	φ_{pre}	$P_{LongDist}$	$P_{ShortDist}$	r						
Survival step 1: Release effect																			
33	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	75	2704.65	2854.65	2864.79	0.00	0.61	
25	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	76	2703.43	2855.43	2865.84	1.05	0.36	
32	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	75	2710.47	2860.47	2870.61	5.82	0.03	
34	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	RegStat1	RegStat1	-	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	74	2730.26	2878.26	2888.12	23.33	0.00	
Survival step 2: Region status effect																			
60	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	RegStat2	c	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	70	2714.53	2854.53	2863.33	0.00	0.08	
52	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	c	c	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	71	2712.52	2854.52	2863.58	0.25	0.07	
57	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	RegStat2	RegStat2	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	71	2712.60	2854.60	2863.66	0.33	0.06	
56	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat2	RegStat2	c	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	71	2712.69	2854.69	2863.74	0.41	0.06	
49	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	RegStat1	c	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	73	2708.16	2854.16	2863.75	0.42	0.06	
46	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	RegStat2	c	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	71	2712.90	2854.90	2863.95	0.62	0.06	
55	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat2	RegStat2	RegStat2	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	72	2710.77	2854.77	2864.09	0.76	0.05	
43	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	RegStat2	RegStat2	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	72	2711.04	2855.04	2864.36	1.03	0.04	
51	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	c	RegStat1	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	73	2709.02	2855.02	2864.61	1.28	0.04	
38	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	c	c	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	72	2711.29	2855.29	2864.61	1.28	0.04	
33	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	75	2704.65	2854.65	2864.79	1.46	0.04	
42	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat2	RegStat2	c	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	72	2711.72	2855.72	2865.04	1.71	0.03	
35	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	RegStat1	c	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	74	2707.20	2855.20	2865.06	1.73	0.03	
62	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	c	c	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	69	2718.69	2856.69	2865.23	1.90	0.03	
37	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	c	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	74	2707.53	2855.53	2865.39	2.06	0.03	
41	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat2	RegStat2	RegStat2	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	73	2709.88	2855.88	2865.46	2.14	0.03	
53	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	RegStat1	c	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	71	2714.46	2856.46	2865.51	2.19	0.03	
61	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	c	RegStat2	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	70	2716.76	2856.76	2865.55	2.23	0.02	
48	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	c	c	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	70	2716.79	2856.79	2865.58	2.26	0.02	
59	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat2	c	c	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	70	2716.99	2856.99	2865.78	2.46	0.02	
25	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat1	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	76	2703.43	2855.43	2865.84	2.51	0.02	
47	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	c	RegStat2	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	71	2714.86	2856.86	2865.91	2.58	0.02	
58	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat2	c	RegStat2	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	71	2715.00	2857.00	2866.06	2.73	0.02	
39	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	RegStat1	c	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	72	2712.82	2856.82	2866.14	2.81	0.02	
54	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	c	RegStat1	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	71	2715.21	2857.21	2866.27	2.94	0.02	
40	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	c	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	72	2713.07	2857.07	2866.39	3.06	0.02	
50	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	RegStat1	RegStat1	reintro _{s,ALPS}	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	73	2710.98	2856.98	2866.56	3.24	0.01	
45	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat2	c	c	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	71	2715.75	2857.75	2866.80	3.47	0.01	
36	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	c	RegStat1	RegStat1	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	74	2709.09	2857.09	2866.95	3.62	0.01	
44	Preintro*reintro	tlog	c	A156*origin	reintro _{s,CAU}	RegStat2	c	RegStat2	reintro _s *origin	RegStat2*Bcam	CAU*t,ALPS	Reintro _{1year}	72	2713.83	2857.83	2867.15	3.82	0.01	

References

- Badia-Boher, J. A., A. Sanz-Aguilar, M. de la Riva, L. Gangoso, T. van Overveld, M. García-Alfonso, O. P. Luzardo, A. Suarez-Pérez, and J. A. Donázar. 2019. Evaluating European LIFE conservation projects: Improvements in survival of an endangered vulture. *Journal of Applied Ecology* 56:1210–1219.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Second edition. Springer-Verlag, New York.
- Chauvenet, A. L. M., P. W. J. Baxter, E. McDonald-Madden, and H. P. Possingham. 2010. Optimal allocation of conservation effort among subpopulations of a threatened species: how important is patch quality? *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America* 20:789–797.
- Le Gouar, P., A. Robert, J.-P. Choisy, S. Henriquet, P. Lecuyer, C. Tessier, and F. Sarrazin. 2008. Roles of Survival and Dispersal in Reintroduction Success of Griffon Vulture (*Gyps fulvus*). *Ecological Applications* 18:859–872.
- Moreno-Opo, R., A. Arredondo, and F. Guil. 2010. Foraging range and diet of cinereous vulture “*Aegypius monachus*” using livestock resources in central Spain. *Ardeola* 57:111–119.
- Tavecchia, G., J. Adrover, A. M. Navarro, and R. Pradel. 2012. Modelling mortality causes in longitudinal data in the presence of tag loss: application to raptor poisoning and electrocution. *Journal of Applied Ecology* 49:297–305.

Appendix S4

Example of Model Definition Languages instructions on E-SURGE software

Here, we represented a detailed example of the implementation of the most complete model used in the population-scale analysis for the Causes region, according to GEPAT and GEMACO instructions required by the E-SURGE software.

The most complete model included (a) a logarithmic effect of time since ringing on plastic ring loss probability ($\alpha \log$), (b) constant metal ring loss probability (βc), (c) the most parameterized hypothesis on survival and its interaction with time ($\varphi_{1/2-5/6+ *t}$ and $\varphi_{pre reintrod*t}$), (d) time-dependence on each category of resighting probabilities (P_{2c*t}) and (e) an age effect on recoveries ($r_{Reintro1yar}$).

In capture-recapture modeling, hypotheses are written according to the Model Definition Language (MDL) of GEMACO (Choquet et al. 2009), where “,” and “_” distinguish two and a range of categories; “:” lumps two categories, “.” means interactions; “+” refers to additive effects; “&” allows to force several parameters to be equivalent; “f” is the effect of state departure, “to” is the effect of state of arrival; “t” refers to the effect of time; “a” is for age effect (time since ringing); “g” is for group effect. Shortcuts can be used to associate a definition to a given code in order to simplify the formulas. The use of the shortcut “others” at the end of each formula allows all the remaining parameters not concerned by the formula to be fixed to zero. For the events, “firste” represents the first occasion of capture (i.e. ringing session) and is always set to 1 since the capture probability equals 1. The next occasions (events of recaptures or recoveries) are specified by “nexte”.

1. Initial states

In Gepat:

Initial states					
P+M	P	M	NR	ND	D
*	0	0	0	0	0

In Gemaco, the syntax is : i

2. Transition - Step 1: Plastic ring loss probability (α)

In Gepat:

		Step 1 : Plastic ring loss (α)					
		P+M	P	M	NR	ND	D
P+M		*	0	t	0	0	0
P		0	*	0	t	0	0
M		0	0	*	0	0	0
NR		0	0	0	*	0	0
ND		0	0	0	0	*	0
D		0	0	0	0	0	*

In Gemaco, the syntax is: i+a*x(3)

3. Transition - Step 2: Metal ring loss probability (β)

In Gepat:

		Step 2 : Metal ring loss (β)					
		P+M	P	M	NR	ND	D
P+M		*	m	0	0	0	0
P		0	*	0	0	0	0
M		0	0	*	m	0	0
NR		0	0	0	*	0	0
ND		0	0	0	0	*	0
D		0	0	0	0	0	*

In Gemaco, the syntax is: i

4. Transition - Step 3: Survival (φ)

In Gepat:

		Step 3 : Survival (φ)					
		P+M	P	M	NR	ND	D
P+M		s	0	0	0	*	0
P		0	s	0	0	*	0
M		0	0	s	0	*	0
NR		0	0	0	s	0	*
ND		0	0	0	0	0	*
D		0	0	0	0	0	*

In Gemaco, the syntax is: AgewR.t+Rd.t

List of shortcuts used:

AgewR (i.e. three age classes (1, 2-5, 6+) without released individuals the first year after release) =

$g(1).a(1)+g(1\ 2).a(2:5)\&g(3).a(2:4)\&g(4).a(2:3)\&g(5).a(2)\&g(7).a(1:2)+g(1$

$2).a(6:24)\&g(3).a(5:24)\&g(4).a(4:24)\&g(5\ 7).a(3:24)\&g(6).a(2:24)\&g(8).a(1:24)$

Rd (i.e. the first year after release different for individual released juveniles $g(2)$ and individual released immatures, sub-adults or adults $g(3;6)$) =
 $g(2,3;6).a(1)$

5. Resighting and recovery probabilities (respectively P and r)

In Gepat:

	Resighting rate (P) and recoveries (r)				
	0	1	2	3	4
	Not seen	Seen alive P+M	Seen alive P	Seen alive M	Recovered dead
P+M	*	p	0	0	0
P	*	0	p	0	0
M	*	0	0	p	0
NR	*	0	0	0	0
ND	*	0	0	0	p
D	*	0	0	0	0

In Gemaco, the syntax is:

firste+nexte.[[to(2:3)&R2y.to(4)].t+Rest2.to(4).t(6_25)+R1y.to(5)+Rest1.to(5)]+others

List of shortcuts used:

R2y (i.e. the two first years after release for individual carrying pattern of bleached feathers or radio-transmitter) =
 $g(2:7).a(2:3)$

Rest2 (i.e. individual carrying only plastic and/or metal ring) =
 $g(1\ 8).a(2:25)\&g(2:7).a(4:25)$

R1y (i.e. the first year after release for all reintroduced individuals) =
 $g(2:6).a(2)$

Rest1 (i.e. individuals not carrying radio-transmitter) =
 $g(1\ 7\ 8).a(2:25)\&g(2:6).a(3:25)$

Reference:

Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. Pages 845–865 in D. L. Thomson, E. G. Cooch, and M. J. Conroy, editors. Modeling Demographic Processes In Marked Populations. Springer US, Boston, MA.

APPENDIX S5

Goodness-of-fit tests

Assessing the goodness-of-fit (GOF) of a model to the data is crucial to avoid inflated model deviances, biased estimates or incorrect model selections (Pradel et al. 2005). In multistate modelling, a GOF test exists for the Jolly Move Model (JMV), divided into two main components. The test 3G aims to detect the existence of transience in the population (i.e. an excess of individuals never reencountered after the first capture) and the test M aims to detect trap-dependence (i.e. sources of heterogeneity in recapture rate among individuals). However, there is still no GOF tests available for multistate models using a mixture of live recaptures and dead recoveries (Pradel et al. 2005). As a consequence, we separately investigated GOF tests for live recaptures (GOF live) and for dead recoveries (GOF dead) following (Duriez et al. 2009). For the GOF live, we removed the dead recoveries from the data set by replacing these events by zero. For the GOF dead, we only keep the first capture and the dead recovery event and used test M to detect transience in dead recoveries (i.e. excess of individuals recovered dead). All GOF tests were implemented with the program U-CARE V2.3.4 (Choquet et al. 2009).

1. Results for goodness-of-fit tests for population-scale models (Causses and Alps)

For each region, the GOF live test did not reveal any transience (Test 3G) nor trap-dependence (Test M) when considering the three groups of release status (wild born / released juveniles before fledging / released immatures, sub-adults or adults) separately or pooled together. The GOF dead test was also not significant (all p-value > 0.05, Table S1). Therefore, we used a variance inflation factor $\hat{c} = 1$ for both analysis at population scale.

Table S1. Goodness-of-fit tests of the multi-state resighting (GOF live) and recovery (GOF dead) data for both population models for the cinereous vulture.

GOF LIVE TESTS CAUSSES	Test 3G			Test M			Global		
	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value
Wild group	25.27	27.00	0.56	0.00	0	NaN	25.27	27.00	0.56
Hacking group	1.97	12.00	1.00	0.00	0	NaN	1.97	12.00	1.00
Aviary group	4.63	19.00	1.00	0.00	0	NaN	4.63	19.00	1.00
Wild group	25.27	27.00	0.56	0.00	0	NaN	25.27	27.00	0.56
Reintroduced group	10.76	27.00	1.00	0.00	0	NaN	10.76	27.00	1.00
Without groups	41.46	47.00	0.70	0.68	1	0.41	42.14	48.00	0.71

GOF DEAD TESTS CAUSSES	χ^2	df	p-value
Wild group	16.03	14	0.31
Hacking group	9.75	6	0.14
Aviary group	11.74	10	0.30
Wild group	16.03	14	0.31
Reintroduced group	20.51	17	0.25
Without groups	42.53	31	0.08

GOF LIVE TESTS ALPS	Test 3G			Test M			Global		
	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value
Wild group	0.59	3	0.90	0.00	NaN	0.00	0.59	3.00	0.90
Hacking group	2.61	9	0.98	0.00	NaN	0.00	2.61	9.00	0.98
Aviary group	20.23	12	0.06	0.00	NaN	0.00	20.23	12.00	0.06
Wild group	0.59	3	0.90	0.00	NaN	0.00	0.59	3.00	0.90
Reintroduced group	30.18	20	0.07	4.08	3.00	0.25	34.26	23.00	0.06
Without groups	21.95	20	0.34	4.08	3	0.25	26.02	23.00	0.30

GOF DEAD TESTS ALPS	χ^2	df	p-value
Wild group	0.00	NaN	0.00
Hacking group	0.00	NaN	0.00
Aviary group	2.44	2	0.30
Wild group	0.00	NaN	0.00
Reintroduced group	4.45	4	0.35
Without groups	5.95	6	0.43

2. Results for goodness-of-fit tests for metapopulation scale model

Because of the complexity of this model, we performed three GOF live tests:

- (1) considering all events associated with live resightings (i.e. events 1 to 8 according to the region of origin and the ringing status, see detailed events in Appendix S3)
- (2) considering the region of origin only (i.e. “Causses” recoded 1, “Alps” recoded 2 and “Movers” recoded 3)
- (3) considering the ringing status only (i.e. “Plastic + Metal” recoded 1, “Plastic only” recoded 2 and “Metal only” recoded 3)

For trap-dependence (test M), the GOF live test (1) did not allow to get estimable statistics even when pooling all groups together (Table S2), likely because the complexity of the live states related events in life-histories analysis (9 possible events for 13 alive states). For the GOF live test (2), trap-dependence effect was significant in reintroduced individuals, but this source of heterogeneity in detection was not significant in GOF live test (3). In order to investigate trap-dependence more accurately, we performed two other GOF live tests by simplifying encounter histories according to (1) the region of origin and (2) the ringing status (see also details in Appendix C). These additional GOF live tests did not reveal any trap-dependence, indicating that integrating effects related to the region of origin and the ringing status in resighting probabilities during the model selection procedure would satisfactorily address trap-dependence. Overall, no transience effect (Test 3G) could be detected for the three GOF live tests (Table S2). Therefore, we assumed that our data satisfied the critical assumptions of capture-recapture models, especially since we accounted for source of the heterogeneity in trap-dependence through explicitly modeling the ringing status and identification systems of individuals in our analysis.

Regarding GOF dead test, we detected heterogeneity in recoveries among individuals when pooling all groups together but this effect disappears when distinguishing at least reintroduced from wild-born individuals (Table S2). Reintroduced individuals might be more easily found dead in the first year after release than wild-born dead because the former were equipped with radio-transmitter with life-time battery of about one year. We accounted for this source of heterogeneity by explicitly assuming different recovery rates of reintroduced individuals in their first year after release throughout our analysis.

To sum up, we used a variance inflation factor $\hat{c} = 1$ in our analysis at metapopulation scale since all sources of heterogeneity were taken into accounting through modeling their effect explicitly in the model structure and in the hypotheses tested.

Table S2. Goodness-of-fit tests of the multi-state resighting (GOF live) and recovery (GOF dead) data for the metapopulation model for the cinereous vulture.

GOF LIVE TEST (1)	Test 3G			Test M			Global		
	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value
Wild group	88.37	80	0.24	0.00	0	NaN	88.37	80	0.24
Hacking group	5.52	21	1.00	0.00	0	NaN	5.52	21	1.00
Aviary group	21.30	41	1.00	0.00	0	NaN	21.30	41	1.00
Wild group	88.37	80	0.24	0.00	0	NaN	88.37	80	0.24
Reintroduced group	43.64	57	0.90	0.00	0	NaN	43.64	57	0.90
Without group	138.05	130	0.30	0.00	0	NaN	138.05	130	0.30
GOF LIVE TEST (2)	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value
Wild group	91.55	79	0.16	4.49	7	0.72	96.04	86	0.22
Hacking group	8.67	19	0.98	0.00	0	NaN	8.67	19	0.98
Aviary group	23.44	35	0.93	17.92	5	0.00	41.36	40	0.41
Wild group	91.55	79	0.16	4.49	7	0.72	96.04	86	0.22
Reintroduced group	41.81	46	0.65	27.16	5	0.00	68.97	51	0.05
Without group	137.92	115	0.07	54.82	13	0.00	192.74	128	0.00
GOF LIVE TEST (3)	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value
Wild group	15.02	26	0.96	0.00	0	NaN	15.02	26	0.96
Hacking group	7.10	27	1.00	0.16	1	0.69	7.27	28	1.00
Aviary group	28.21	32	0.66	0.00	1	0.98	28.21	33	0.71
Wild group	15.02	26	0.96	0.00	0	NaN	15.02	26	0.96
Reintroduced group	41.52	48	0.73	6.27	5	0.28	47.80	53	0.68
Without group	56.62	53	0.34	16.08	9	0.07	72.70	62	0.17
GOF DEAD TEST				χ^2	df	p-value			
Wild group				15.31	13	0.29			
Hacking group				4.00	2	0.14			
Aviary group				24.01	16	0.09			
Wild group				15.31	13	0.29			
Reintroduced group				27.28	20	0.13			
Without group				44.13	28	0.03			

References:

- Choquet, R., J.-D. Lebreton, O. Gimenez, A.-M. Reboulet, and R. Pradel. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography* 32:1071–1074.
- Duriez, O., S. A. Saether, B. J. Ens, R. Choquet, R. Pradel, R. H. D. Lambeck, and M. Klaassen. 2009. Estimating survival and movements using both live and dead recoveries: a case study of oystercatchers confronted with habitat change. *Journal of Applied Ecology* 46:144–153.
- Pradel, R., O. Gimenez, and J.-D. Lebreton. 2005. Principles and interest of GOF tests for multistate capture–recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* 28:189–204.

Annexe 2

Article 2. Contribution of Species Distribution Models for reintroductions planning and assessment: the metapopulation restoration of cinereous vultures (*Aegypius monachus*) in Europe.

par

Typhaine Rousteau, Olivier Duriez, Boris Leroy, François Sarrazin, Jovan Andevski, Jef Dupain, Philippe Helsen, Marleen Huygues, Louis Phipps & Jean-Baptiste Mihoub*

Article en préparation

Ces travaux ont été effectués dans le cadre de la convention **MNHN SJ N°1034/19** avec un accord entre **The Royal Zoological Society of Antwerp (RZSA)** et le **Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN)**

Contribution of Species Distribution Models for reintroductions planning and assessment: the metapopulation restoration of cinereous vultures (*Aegypius monachus*) in Europe.

Typhaine Rousteau¹, Olivier Duriez², Boris Leroy³, François Sarrazin¹, Jovan Andevski⁴, Jef Dupain⁵, Philippe Helsen⁵, Marleen Huygues⁵, Louis Phipps⁴ & Jean-Baptiste Mihoub¹

¹ Sorbonne Université, MNHN, CNRS, CESCO, UMR 7204, CP135, 43 rue Buffon, 75005 Paris, France.

² Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS-Université de Montpellier-EPHE-Université Paul Valéry, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

³ Unité Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA), Muséum National d'Histoire Naturelle, Sorbonne Université, Université de Caen Normandie, Université des Antilles, CNRS, IRD, Paris, France.

⁴ Vulture Conservation Foundation (VCF), Wuhstrasse 12, CH-8003 Zürich, Switzerland.

⁵ Antwerp ZOO Foundation (AZF) - The Royal Zoological Society of Antwerp (RZSA), B-2018 Anvers, Koningin Astridplein 20-26, registre du commerce Anvers, TVA BE 0407 186 105, Belgium.

Corresponding author: typhaine.rousteau@gmail.com

The list of authors is not yet final. It will be modified according to the conditions mentioned in the data sharing agreement between all parties involved.

Abstract :

[to be added]

Keywords:

Breeding habitat, niche model, avian scavengers, metapopulation restoration, cinereous vulture.

1. Introduction

Reintroductions are key conservation measures to restore local populations of species within their indigenous range after extinctions (Seddon et al., 2014). Identifying areas that could provide reintroduced populations with suitable habitat for targeting appropriate candidate release sites is a critical step of any translocation project (Griffith et al., 1989; IUCN/SSC, 2013; Stadtmann and Seddon, 2018). Matching habitat suitability and specific requirements of candidate species is central to the feasibility and the design of reintroduction programs (Hunter-Ayad et al., 2020; IUCN/SSC, 2013). In addition, forecasting available habitat suitability is essential to anticipate appropriate protection in newly colonized areas, prevent conflicts with humans, optimize monitoring strategies and apply adaptive management (Armstrong and Reynolds, 2012; McCarthy et al., 2012) as well as to predict expected ambitious conservation targets and assess potential species recovery (Akçakaya et al., 2018). For this purpose, habitat modelling is a quite relevant tool for planning, managing and measuring the success of reintroductions (Hunter-Ayad et al., 2020).

Habitat modelling essentially relies on ecological niche theory. Hutchinson (1957) distinguished the fundamental ecological niche and the realized niche of a species. Thereby, the fundamental niche comprises all abiotic environmental conditions that enable a population to persist and reproduce (as habitat concept definition recently suggested by Stadtmann and Seddon, 2018), whereas the realized niche was part of the fundamental niche corresponding to the set of real environmental conditions in which the species lives and reproduces (biotic and abiotic conditions). Correlative habitat models such as Species Distribution Models (SDMs) are common approaches in ecology to identify and describe the environmental niche occupied by a species and to project potentially suitable habitat over space and time (Elith and Leathwick, 2009; Guisan and Thuiller, 2005). SDMs rely on geo-referenced species' occurrence records (e.g. presence-absence data or presence-only data from surveys or observations) related to a set of environmental variables to predict the presence probability of a species (Guisan and Thuiller, 2005). These methods characterize an approximation of the realized niche of the species since occurrence data are constrained by biotic interactions (Pearson and Dawson, 2003; Tingley et al., 2014). From niche theory, we can expect that the locations occupied by a species share some biotic and abiotic components (Pulliam, 2000). Therefore, SDMs assume that species occurrences reflect their ecological preferences. Understanding the relationships between species occurrences and key environmental variables allows estimating available suitable habitats and their geographical locations that are of critical importance for quantifying the persistence of viable populations (Lobo et al., 2010). Finally, SDMs are powerful tools to derive spatially explicit predictions of environmental suitability for species

under both current and future climates under the principle of niche conservatism, which assumes the retention of inherited niche-related ecological traits over space and time (Peterson, 2011). For these reasons, SDMs are largely acknowledged as one of the most powerful approach to identify species habitat requirements (Elith and Leathwick, 2009; Yates et al., 2018), with a wide range of applications in biodiversity conservation (Guisan et al., 2013), such as the design of protected areas (Boulangéat et al., 2014), future species distribution under global changes (Graham et al., 2011) or the identification of priority sites for biodiversity conservation (Leroy et al., 2014; Lin et al., 2018). Moreover, they can be informative for selecting appropriate reintroduction sites (Brown et al., 2006; Maes et al., 2019; Martínez-Meyer et al., 2006), measuring the potential expansion of reintroduced populations (Mihoub et al., 2014a) or assessing translocation success (e.g. Riaz et al., 2019).

However, when dealing with species with limited number of individuals or sites, obtaining robust results from SDMs remains challenging (Hunter-Ayad et al., 2020) and can lead to inaccurate predictions (Fourcade et al., 2014; Jiménez-Valverde et al., 2011; Ranc et al., 2017). SDMs indeed assume that the individuals occupy all suitable habitats and are absent from unsuitable ones (e.g. at equilibrium state in the environment, Araújo and Pearson, 2005). This hypothesis is necessarily violated for populations at low density, which is typical in reintroductions (Sarrazin, 2007). Therefore, SDMs would require data from as many populations as possible within the whole distribution range of the species in order to frame niche boundaries more reliably (Stone and Guy, 2017). In addition, SDMs are known to be sensitive to other sources of uncertainties (Schickele et al., 2020), such as the choice of environmental variables (Fourcade et al., 2017; Guisan and Thuiller, 2005) and their operating scale (Fournier et al., 2017; Hattab et al., 2014), the modelling techniques (Buisson et al., 2010), the selection of pseudo-absences and the evaluation of performance metrics (Leroy et al., 2018; Louppe et al., 2019). All these sources of uncertainties may potentially lead to contrasting predictions (Beaumont et al., 2008), especially in the context of missing data, such as the absence of historical records or the lack of complete coverage of the distribution of occurrence data records (Syfert et al., 2013). Nevertheless, combining recent advances in SDMs can overcome a large amount of uncertainty throughout the modelling processes such as : (1) respecting the operating scales of environmental variables that drive the species distribution and the resolution of the data source using a multi-scales niche model (Fournier et al., 2017; Hunter-Ayad et al., 2020), (2) carefully selecting the most relevant environmental variables driving the species distribution with appropriate techniques (Bellard et al., 2016; Leroy et al., 2014), (3) using a mixture of different methods for the selection of pseudo-absences (Louppe et al., 2019), (4) considering ensemble

forecast modelling approaches (Thuiller et al., 2009) and (5) most relevant evaluation metrics (Leroy et al., 2018; Roberts et al., 2017).

In this study, we focused on the restoration of cinereous vulture (*Aegypius monachus*) within their historic range across Central and Southeast Europe. A set of conservation projects aim at re-establishing metapopulation connectivity between the isolated breeding cores in the Iberian Peninsula and the Balkans by restoring new populations following a stepping-stone design. Specifically, we intended to use SDMs to inform the international conservation strategy for the species, by both identifying future release sites to prioritize further reintroduction areas and assessing the recovery potential at the continental scale. In Europe, the cinereous vulture has experienced a rapid decline in the 20th century. The species became extinct in several Mediterranean countries (e.g. Portugal, France, Italy; Cramp and Simmons, 1980), as a result of poisoning, hunting, habitat destruction and decreasing of food supplies (Donázar et al., 2002; Morán-lópez et al., 2006; Poirazidis et al., 2004). Thanks to conservation efforts to improve species protection, habitat protection and food availability (Moreno-Opo and Margalida, 2014), or restoration programs (Mihoub et al., 2014b), the population is now slowly increasing (Birdlife International, 2020). The first cinereous vulture reintroduction project was initiated in France in 1992, under the leadership of the former Black Vulture Conservation Foundation, replaced in 2013 by Vultures Conservation Foundation (VCF). While being formerly distributed throughout Europe, this species currently breeds only in Spain (including the insular population of Mallorca), Greece, Portugal (recent natural recolonization) and in France (three reintroduced nuclei). Five reintroduction programs are still in progress in Spain and Bulgaria. Based on known breeding locations in existing populations over Europe, we investigated several aspects of cinereous vulture ecology and conservation: characterizing the environmental drivers shaping the reproduction niche of the species; locating habitats that are suitable for cinereous vulture breeding under current and future climatic conditions in Central and Southeastern Europe. We considered a specific set of environmental variables linked to cinereous vulture biology, combining both climatic and habitat-related factors. Besides assisting the management planning of translocation conservations, our results may help to inform conservation policies for the European's largest vulture.

2. Methods

2.1. Species and study sites

Modeling of the potential distribution of cinereous vulture breeding sites requires occurrence records of nests across its entire range (Hunter-Ayad et al., 2020) to accurately reflect the full range

of environmental conditions that the realized niche used by species requires to nest. The entire cinereous vulture's distribution range is fragmented and extended from the Iberian Peninsula to East Asia. However, phylogenetic studies have shown that each geographically isolated (native) population nucleus across this range constitutes a distinct lineage with the exception of the Turkish and Caucasian populations, which occupy an intermediate position between the European (Balkans and Iberian peninsula) and North Asian lineages (Çakmak et al., 2018; Poulakakis et al., 2008). As these different genetically-structured populations also show behavioral differences (e.g. resident in Europe and partial migrant in Asia, Gavashelishvili et al., 2012; tree nesting in Europe and both tree and ground nesting in Asia, Reading et al., 2010), we decided to consider nest data located only in European population for modelling the environmental suitability of breeding sites within its European range.

In Europe, the cinereous vulture nests in the hills and medium-sized mountains with Mediterranean influence. Nests are typically built in evergreen trees among loose colonies. Cinereous vultures nest on mature trees far away from human presence (Margalida et al., 2011; Morán-lópez et al., 2006; Ortiz-Urbina et al., 2020). Cinereous vultures tend to forage in relatively open areas with limited canopy cover and low vegetation heights, including forest edges, open shrublands, bare mountains, steppes and open grasslands (Campbell, 2015). In addition, climatic conditions may influence nest site selection, considering that soaring flight rely on areological conditions and that tree-nests are more exposed to meteorological variations than cliff-nests (Donazar et al., 1993). As such, rainy, very cold and very hot days are likely harmful to offspring, since dehydration and cold stress are the main causes of chick mortality (Margalida et al., 2011). Since the thermoregulation abilities of the young may be a limiting factor, breeding adults may avoid warm places and select areas with lower solar radiation (Morán-lópez et al., 2006). Because of their long nesting periods, breeding adults might also eventually be constrained by winter severity.

Assuming the importance of these factors constraining breeding site locations, we used a stepwise approach to perform an integrative environmental suitability map. Most importantly, we have first considered decomposing environmental suitability into two separate set of model projections: one considering habitat characteristics (the 'habitat' models, with e.g. variables related to land cover or topography) and another one considering bioclimatic conditions (the 'bioclimatic' models). We then combined the predictions of these two sets of models to obtain environmental suitability maps. In addition to spatial resolution issue related to data availability, we had to deal with specific selection of environmental variables within each set of models.

2.2. Environmental covariates

2.2.1. Influence of environmental variables: dealing with multiple spatial scales

Ecological variables such as climate and habitat may drive species distribution at multiple spatial scales (Hattab et al., 2014). Overall, climate mostly influences the distribution of species at rather large-scale while habitat factors may influence breeding site selection at fine-scale (Pearson and Dawson, 2003), such as the characteristic of the immediate environment around the nest. Consequently, with respect to the operating scale of each category of environmental factors, the bioclimatic models were built using a coarser resolution (10km) than the habitat models (250m).

2.2.2. Bioclimatic models

Current suitable bioclimatic niche for the cinereous vulture were derived from bioclimatic variables reconstructed from monthly minimum temperature, maximum temperature and precipitation data and averaged for the period 1990–2018 (data are available at <https://www.worldclim.org/data/monthlywth.html> (Harris et al., 2014) downscaled with WorldClim 2.1 (Fick and Hijmans, 2017)) at 2.5 minutes (~21 km²) resolution. These variables provide a combination of means, extremes and seasonality in temperature and precipitation that are known to influence species distribution (Root et al., 2003). We used a set of 12 bioclimatic variables (Appendix A) that have been previously found to be good predictors for modelling bird distributions (Barbet-Massin et al., 2009; Jiguet et al., 2010) or more specifically vulture distribution (e.g. Phipps et al., 2017) and that may also influence vulture breeding site selection. Since extreme climates can influence adult breeding site selection and early juvenile survival, we rebuilt variables representing temperature extremes and precipitation during the breeding period (February to August) or early juvenile rearing period (May-June) when most breeding failures occur.

The future bioclimatic niche of the cinereous vulture were modeled using the same bioclimatic variables from global climate models (GCM) based on the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6, Eyring et al., 2016), averaged for the period 2041–2060. Two GCMs were used (MIROC6 and CanESM5; Appendix A), for two Socio-economic reference pathways (SSP) of Greenhouse Gas emissions: the most optimistic SSP2.6 (with a radiative forcing of +2.6 W/m² for the period 2000–2100), and the most pessimistic SSP8.5 (with a radiative forcing of +8.5 W/m²).

2.2.3. Habitat models

The habitat selected by the cinereous vulture can result from different operating spatial scales. First, a minimum suitable area is needed by the cinereous vulture for breeding (Poirazidis et al., 2004) and a 50m-radius around the nest represent the exclusive territory that is defended by

breeding birds (Cramp and Simmons, 1980); therefore, fine spatial scale is required to reflect the focal environment of the nest. Second, the nest can be subjected to human disturbance, so that another zonal spatial is important to consider (e.g. at least 500m radius buffer around each nest platform, Margalida et al., 2011). Finally, the home range or foraging range also likely play a key role in selecting breeding site location: the species is a central-place forager with individuals from the same colony foraging in over-lapping areas at large distances (>50 km) from nests (Carrete and Donázar, 2005), suggesting to use a larger zonal area than for disturbance to capture the relative importance of landscape features around breeding site locations.

In habitat niche models, we then considered variables that influence physical environment (topography and vegetation characteristics), landscape composition, food availability, human disturbance and soaring conditions that are biologically relevant for the species, from a variety of remote sensing spanning the entire study area (i.e. Central and Southeast Europe) (Appendix A). The variables influencing the focal nest location of the nest were built at 250m resolution, because of computation limits when considering finer resolution over the entire European range. Variables that could affect the disturbance of the species were calculated within a radius of 500m, 1km and 2km around each breeding site and variables considered to reflect home range influence were calculated within a radius of 5km, 10km and 20km around each breeding sites in order to test for the sensitivity of these respective zonal scale thresholds.

2.3. Cinereous vulture occurrence data

Modelling the environmental suitability of the cinereous vultures' breeding sites requires accurate data on the location of breeding sites throughout its European range. Here, we considered locations where at least one breeding attempt was confirmed (i.e. egg laying) in Spain, Portugal, France and Greece. Retrieving such data at international scale for an endangered species like the cinereous vulture remains challenging, and location accuracy may highly depend both on sharing agreements approved by relevant authorities and on monitoring protocols. Therefore, we had to deal with various data sources with heterogeneous resolutions (Table 1). Only precise georeferenced nest locations were used in the habitat models, while locations data at a coarser resolution (10km resolution grid) were also included in the bioclimatic models. Including additional while coarser nest locations in the bioclimatic models allowed us to gain representativeness and statistical power because of larger sample size. We did not do the same for the habitat models as we suspected to high uncertainty. We indeed assumed that variations of the habitat gradient operate at a fine scale whereas the influence of climate occurred at broader, so that including coarser nest locations would not be a major problem the bioclimatic models. To avoid pseudo-

replication and reduces sampling biases, all nest location data were rasterized into the resolution of each set of models (Leroy et al., 2014).

2.4. Species distribution modelling

SDMs are built from a set of environmental or climate layers for a set of grid cells in a landscape, together with a set of sample locations where the species has been observed. The model expresses the suitability of each grid cell as a function of the environmental variables at that grid cell. A high value of the function at a particular grid cell indicates that the grid cell is predicted to have suitable conditions for that species. The computed model is a probability distribution over all the grid cells.

2.4.1. Modelling algorithms

The environmental suitability of breeding sites was built using ensemble forecasting framework combining multiple modelling techniques (Araújo and New, 2007). We used four different modelling algorithms within the “biomod2” package (Thuiller et al., 2020): Generalized Additive Models (GAM, Hastie and Tibshirani, 1990), Generalized Linear Model (GLM, McCullagh and Nelder, 1989), Random Forests (RF, Breiman, 2001) and Maximum entropy (MaxEnt, Phillips et al., 2006). These algorithms were calibrated using the default parameters in “biomod2” optimized for species distribution modelling (details in Thuiller et al., 2020), excepted for the GAM for which we set $k=3$. Using several modeling techniques allows quantifying the uncertainty related to the selection of SDMs (Buisson et al., 2010; Pearson et al., 2006) by calculating the standard deviation (SD).

Table 1: Nest locations data of cinereous vulture used in the bioclimatic and the habitat models.

Data sources	Type of data used	Region	Number	Bioclimatic model (10 km resolution)	Habitat model (250m resolution)	Data providers
Breeding sites : GPS position of breeding sites resulting from breeding monitoring by managers	gps points of breeding sites	France	108	x	x	LPO Grands-Causse Vautours en Baronnies
		Spain (Mallorca)	74	x	x	LPO PACA (Antenne du Verdon) Fundació Vida Silvestre Mediterrània (FVSM)
Minimum Convex Polygon (100 %) around colonies	gps points of mcp corners corresponding to breeding sites	Spain (Andalusia)	64	x	x	Junta de Andalucía
Tracking data : GPS position of juvenile birds equipped at the nest and suspected nest sites identified by visually inspecting tracking data from transmitters fitted to adult CVs, with frequent, repeated visits to suitable trees indicating a nest site.	gps points of supposed breeding sites	Greece	9	x	x	Bulgarian Society for the Protection of Birds (BSPB) Management Body Dadia University of Castilla-La Mancha
		Spain	10	x	x	SEO/BirdLife MIGRA
		Portugal	1	x	x	Liga para a Protecção da Natureza (LPN) Transumância e Natureza - Associação (ATN) Quercus
Atlas data : grid (10km resolution) with breeding site occurrences	pixel (10km resolution) of breeding site occurrence	Spain	156	x		SEO/BirdLife
		Portugal	6	x		Transumância e Natureza - Associação (ATN) Vulture Conservation Foundation (VCF)

Table 2: Environmental parameters used to model the cinereous vulture's breeding niche.

Models	Variables	Description	Source
bioclimatic	bio3	Isothermality (% - (ratio of mean diurnal temperature range (bio2) to annual temperature range (bio7)*100)	https://www.worldclim.org/data/monthlywth.html (Harris et al., 2014) downscaled with WorldClim 2.1 (Fick and Hijmans, 2017)
	bio4_bp	Temperature seasonality (standard deviation ×100) during the breeding period (February to August)	
	bio6_bp	Minimum temperature of coldest month (°C) during the breeding period	
	bio15_bp	Precipitation seasonality (% - coefficient of variation derived from the ratio of the standard deviation of the monthly total precipitation to the mean monthly total precipitation) during the breeding period	
Habitat	Slope_max	Maximum slope (°)	European Environment Agency (EEA) under the framework of the Copernicus programme https://land.copernicus.eu/pan-european
	NDVI_prelaying	mean Normalized Difference Vegetation Index during the pre-laying period (december to february)	derived from 1km SPOT-VEGETATION data https://maps.elie.ucl.ac.be/CCI/viewer/index.php

2.4.2. Explanatory variables selection

The collinearity between explanatory variables as well as and their influence for constraining the breeding niche of the cinereous vulture were carefully checked, following recommendations of Leroy et al. (2014) and Bellard et al. (2016). First, we performed a hierarchical ascendant classification with a distance metric based on Spearman's rank correlation coefficient to measure the correlation between environmental variables for each separate category (i.e. bioclimatic and habitat variables). When two or more variables had correlation values above a threshold of 0.7 (Dormann et al., 2013), they were grouped together. This resulted in six “correlation groups” for bioclimatic models and eight “correlation groups” for habitat models. Afterwards in each group, only one of correlated variables was retained. In this case, we selected the candidate variable by assessing the contribution of each variable within groups of intercorrelated variables using a first set of models while keeping the variable with the higher score of relative importance (details in Appendix B). From the subset of uncorrelated environmental variables, we next calibrated a second set of models to retain only the most important ones for breeding site selection (variable importance >0.1) in further analysis (Leroy et al., 2014). This eventually allowed for the identification of four non-collinear bioclimatic variables and two non-collinear habitat variables that significantly influenced the distribution of cinereous vultures' breeding sites (Table 2, see details in the Appendix B).

2.4.3. Data preparation: model calibration and pseudo-absence selection

The preparation of presence-only data for both bioclimatic and habitat niche models included specific steps.

Because of the patchy distribution of this species (Fig. 1), breeding site location data were spatially structured. In such cases, random cross-validation techniques can lead to underestimation of prediction error and may result in inappropriate model selection (Roberts et al., 2017). We therefore first applied a block cross-validation method using the “blockCV” package (Valavi et al., 2018) to account for spatial autocorrelation by splitting the breeding site locations into three-fold cross-validation block. Actually, the method allows defining block sizes with respect to the autocorrelation range within environmental variables and to assign the most relevant folds given homogeneity in environmental proximity rather than spatial proximity, allowing distinguishing data for calibration from data for validation (see Appendix C for details).

Second, we used two procedures for selecting pseudo-absences for bringing robustness in the results: one considering the geographical space (hereafter Geographical filtration, GF) and the other considering the environmental space (hereafter Environmental filtration, EF). For GF, we randomly selected as many pseudo-absences as presences contained in each calibration dataset

(three runs per thematic model) across the available geographical space, with five repetitions. This approach does not filter out repeated occurrences in similar climatic and habitat conditions, and sampled pseudo-absences may be located in suitable areas for the species' breeding sites. Consequently, GF can be regarded as modeling the minimum set of conditions of environmental suitability (Louppe et al., 2019).

For the EF, we selected pseudo-absences only outside the environmental space of breeding site locations. To do this, we built a n-dimensional grid where each dimension corresponds to one of our n environmental variables with a pre-defined resolution (Appendix D). Therefore, each cell in this grid represents a unique combination of environmental conditions. For each calibration dataset, we applied the same two-step filtration procedure. First, we projected onto this n-dimensional grid all presence records, and we removed all duplicate records in each cell, as such environmental filtering has been shown to improve predictions over geographic filtering (Varela et al., 2014). Second, in this n-dimensional grid, we built a n-dimensional convex hull encompassing all nest locations, while excluding values below 2.5 or above 97.5% quantiles for each variable. We selected pseudo-absence outside of this n-dimensional convex hull in the n-dimensional grid, as detailed in Schickele et al. (2020) and in Louppe et al. (2019). This method was designed to exclude pseudo-absences from the likely range of environmental conditions that are suitable to the species. For each calibration dataset, we randomly selected a number of pseudo-absences equal to the number of filtered presences, and we repeated this random selection five times. Overall, EF can be regarded as modeling a more integrative set of conditions of environmental suitability, and is therefore expected to project the breeding niche more representatively than GF.

Calibration of the models was carried out in the distribution area of the cinereous vulture defined by Birdlife (historical and current range, BirdLife International and Handbook of the Birds of the World (2019) Bird species distribution maps of the world. Version 2019.1. available at <http://datazone.birdlife.org/species/requestdis>). in European countries where the species breeds and/or has been reintroduced (blue, Fig. 1). The pseudo-absence selection for the GF approach was carried out in this area but outside the breeding areas (green, Fig. 1). The models were projected at the European scale (grey, Fig. 1).

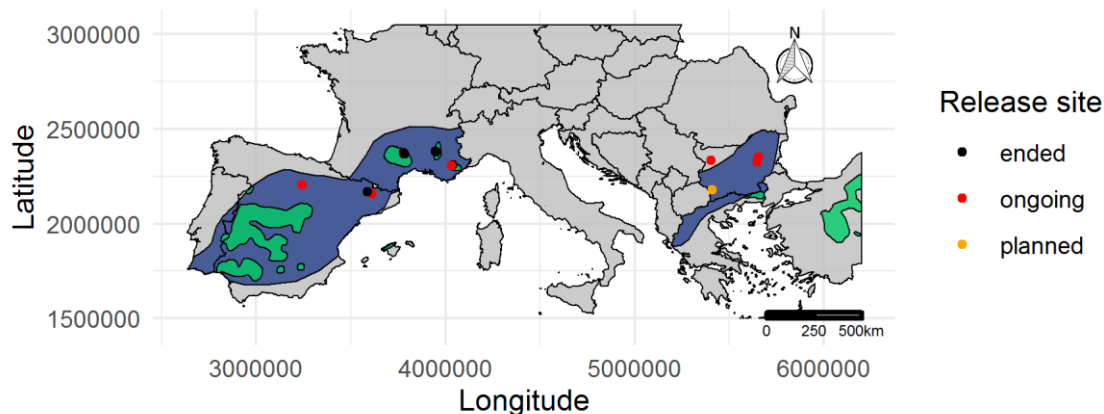


Figure 1: Study area: The calibration area of the model is shown in blue. This area corresponds to the Birdlife areas where the species is native but not breeding or extinct in the countries where the cinereous vulture currently breeds or is reintroduced (i.e. France, Spain, Portugal, Greece and Bulgaria). The green areas represent the areas where the species breeds. In the GF approach, these areas are excluded in order to select pseudo-absences outside the areas where the species occurs. The projection area of the models corresponds to continental and Mediterranean Europe in grey. Dots represent release sites.

2.4.4. Model performance evaluation and ensemble modelling

We primarily evaluated the performance of our models using the Boyce index (Hirzel et al., 2006), which is currently considered as the most appropriate evaluation metric in the case of presence-only models (Leroy et al., 2018). This index measures how much model predictions differ from random distribution of the observed presences across the prediction gradients (Boyce et al., 2002). Values vary between -1 and $+1$. Values above 0.5 indicate a model with predictions that are consistent with the distribution of occurrences in the evaluation dataset, values ranging from -0.5 to 0.5 mean that the model is not different from a random model, whereas values below -0.5 indicate a model with predictions that are not consistent with the distribution of occurrences (Faillettaz et al., 2019). Thus, models with a mean Boyce index higher than 0.5 were selected. These analyses were performed using the package “ecospat” version 3.1 (Di Cola et al., 2016).

In addition, we also evaluated models with a Boyce index >0.5 by checking the response curves following Schickele et al. (2020). We excluded models with bi-modal or flat response (see Appendix E), since response curves to any discriminant environmental variable should be bell-shaped, unimodal and symmetric (Austin, 2002).

In the last step, we then averaged models retained after the performance assessment for each the habitat and bioclimatic thematic category. We thus finally obtained six environmental suitability predictions: four for bioclimatic modeling (two under current climatic conditions, with one GF and one EF, and two under future climatic), and as well as two for the habitat modeling. We measured

uncertainty for each of these six maps by measuring the standard deviation between the predictions obtained with each model.

2.4.5. Environmental suitability: Combining bioclimatic and habitat suitability predictions

The final step of the analysis was to generate a unified prediction map of environmental suitability (ES) for each time scale (current and future) by combined bioclimatic and habitat suitability predictions (respectively BS and HS). Since bioclimatic and habitat suitability predictions were independent, we multiplied these two suitability predictions for each pixel of the final averaged model of both thematic categories.

3. Results

3.1. Variables selection

Bioclimatic models showed that isothermality (bio3), precipitation seasonality during the breeding season (bio15_bp), temperature seasonality during the breeding season (bio4_bp) and the minimum temperature of the coldest month during the breeding season (bio6_bp) were essential to assess the spatial distribution of cinereous vulture's breeding sites (Table 2 and Appendix A). Habitat models showed that maximum slope and the Normalized Difference Vegetation Index during the pre-laying period (NDVI pre-laying) were the most important among habitat variables (Table 2 and Appendix A).

3.2. Ensemble models

The best models are those that have a Boyce index greater than 0.5 and did not have flat or bi-modal response curves (Appendix E). Our results showed that GAM models were usually retained in the ensemble models because of their high predictive performance in capturing variable responses, whereas MAXENT are the least retained models because of low performance, especially in the EF approach (Table 3). In each case, fewer models were selected in the EF approach than in the GF approach based on model performance but the average Boyce index for each model category were similar (Table 3).

Table 3: SDMs selected by our procedure.

	Bioclimatic models		Habitat models	
	GF	EF	GF	EF
Starting model number	60	60	60	60
Number of models with a Boyce index >0.5	50	38	50	42
Number of models remaining after the study of the response curves	38	27	42	40
Number of GLM models	6	7	13	13
Number of GAM models	14	12	13	15
Number of RF models	12	8	8	11
Number of MaxEnt models	6	0	8	1
Mean Boyce index and SD of remaining models	0.79 ± 0.13	0.78 ± 0.12	0.85 ± 0.11	0.81 ± 0.15

We averaged the predictions of the remaining models to build bioclimatic predictions and habitat predictions under both GF (Fig. 2) and EF (Fig. 3) approaches. Standard deviations (SD), from outputs that originated from both selected algorithms and cross-validation runs under both GF and EF approaches, ranged from 0 to 0.56, indicating a convergence between models (maximum values: Fig. 2.a= 0.43, Fig. 2.b= 0.44, Fig. 2.c= 0.56, Fig. 2.d= 0.38, Fig. 3.a= 0.45, Fig. 3.b= 0.38, Fig. 4.c= 0.37 and Fig. 3.d= 0.38, right panels).

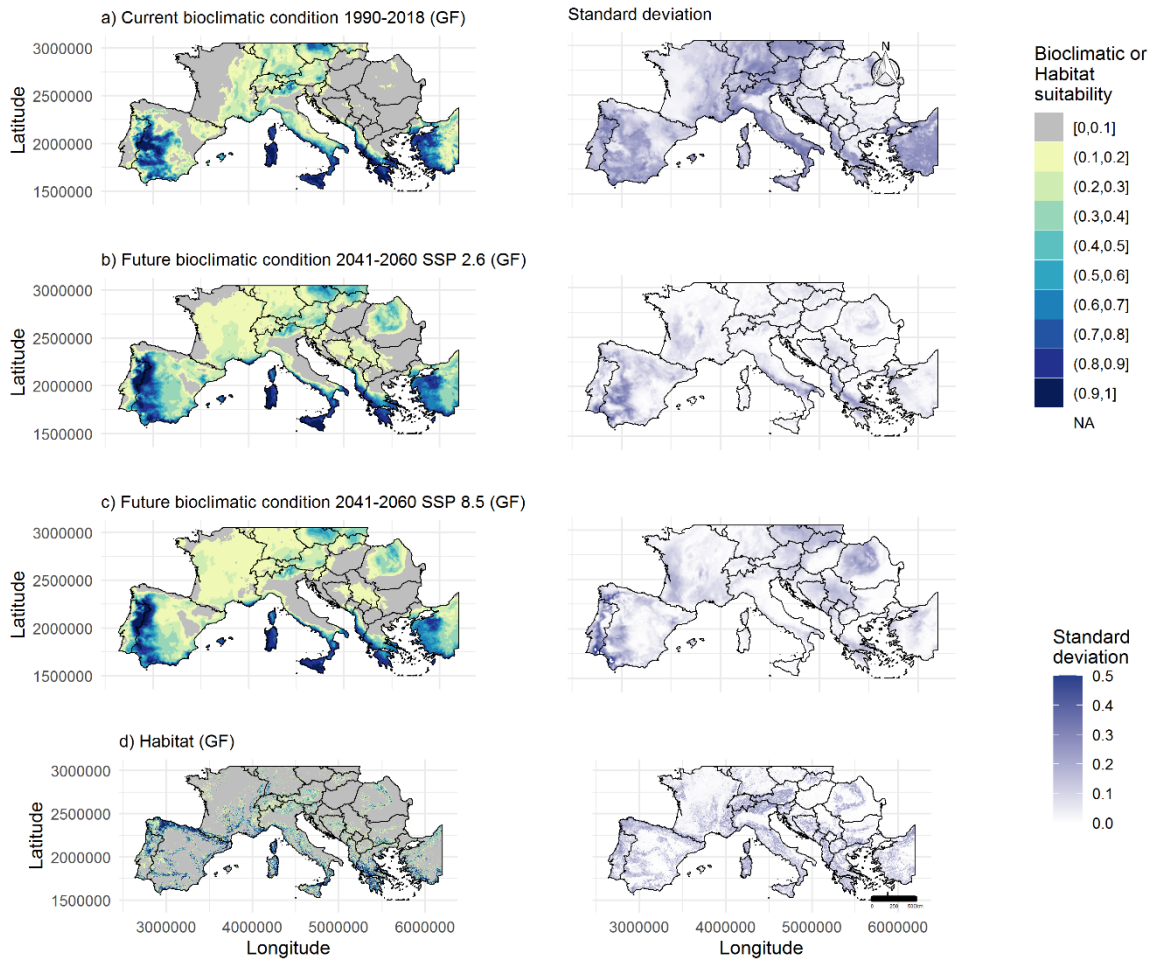


Figure 2: Bioclimatic and habitat suitability predictions (and standard deviation of prediction of remaining models) under the Geographical filtration (GF) approach.

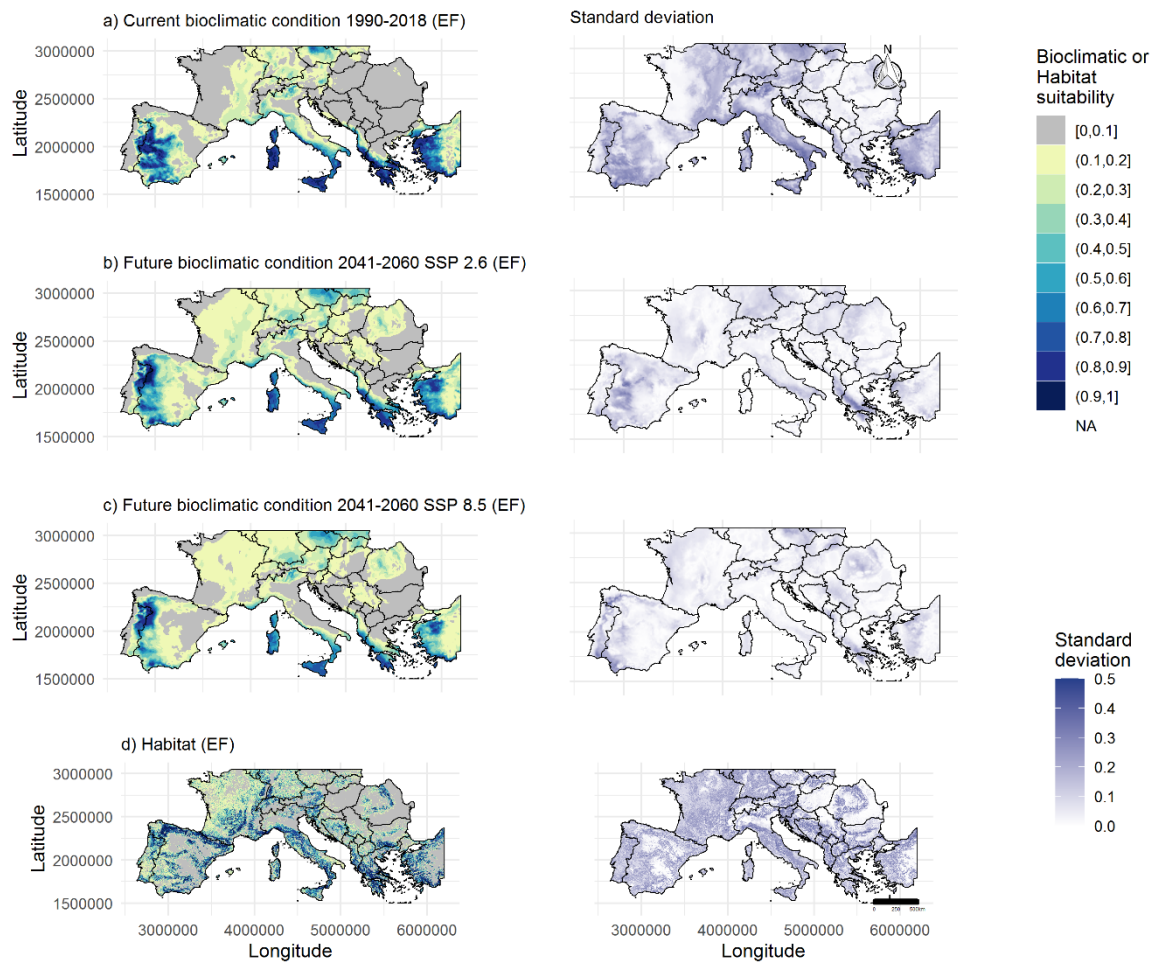


Figure 3: Bioclimatic and habitat suitability predictions (and standard deviation of prediction of remaining models) under the Environmental filtration (EF) approach.

3.3. Bioclimatic and habitat factors influencing the cinereous vulture's breeding niche

The bioclimatic niche of cinereous vulture's breeding conditions were quite similar between the EF and GF approaches. In contrast, the habitat niche differed, with more distinct response patterns with the EF approach (Fig. 4).

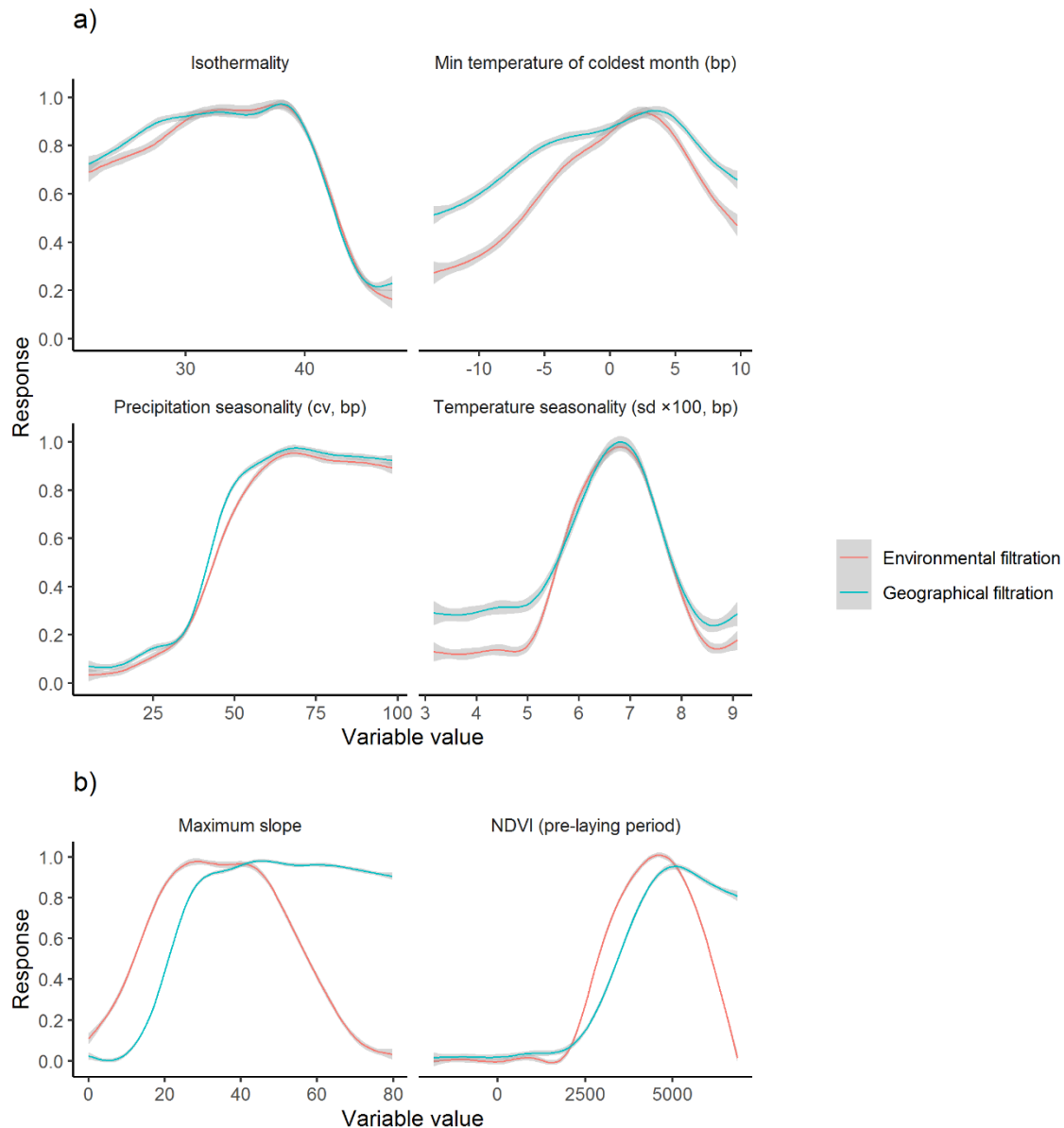


Figure 4: Response curves of the suitability value (a: bioclimatic suitability and b: habitat suitability) predicted by the selected models under the Geographic Filtration (blue) and Environmental Filtration (red) approaches. The 95% confidence intervals are shown in grey. cv: coefficient of variation; sd: standard deviation and bp: breeding period (February to August).

The breeding sites of the cinereous vulture are located in areas with an isothermality of between 30 and 40. Isothermality quantifies how large the day-to-night temperatures oscillate relative to the summer-to-winter (annual) oscillations. An isothermal value of 100 indicates the diurnal

temperature range is equivalent to the annual temperature range, while anything less than 100 indicates a smaller level of temperature variability within an average month relative to the year (O'Donnell and Ignizio, 2012). In addition, breeding sites are located in areas with high precipitation variability, low temperature variability and a minimum temperature in the coldest month around 5°C during the breeding season.

In general, variable responses obtained from GF approach showed a broader tolerance than those from the EF approach both regarding maximum slope (a plateau starting at 25° for GF vs. optimum between 20 and 45° for EF) and NDVI values (sharper optimum gradient around 5000 for the EF approach compared to GF).

3.4. Environmental suitability and carrying capacity within the European range

As expected, the EF approach predicted larger areas of suitable environment for cinereous vulture to breed than the GF approach (Fig. 5). In both approaches, currently established breeding populations of cinereous vultures were satisfactorily predicted as suitable breeding areas: Iberian Peninsula (with about 30 breeding pairs for Portugal and 2548 breeding pairs for Spain in 2018; Fig. 6); Greece (where the only breeding population (with about 35 pairs in 2018) is in the Dadia-Lefkimi-Soufli Forest National Park; Fig. 7); and in France (with 26 breeding pairs in 2019; Fig. 8). Overall, France seems may sustain smaller breeding population than Spain or Greece.

According to our two approaches, the breeding niche of the cinereous vulture is not fully occupied since there are vacant sites in Italy (including Sardinia and Sicily) as well as in southern Greece, in the Balkans and in Corsica (Fig. 5).

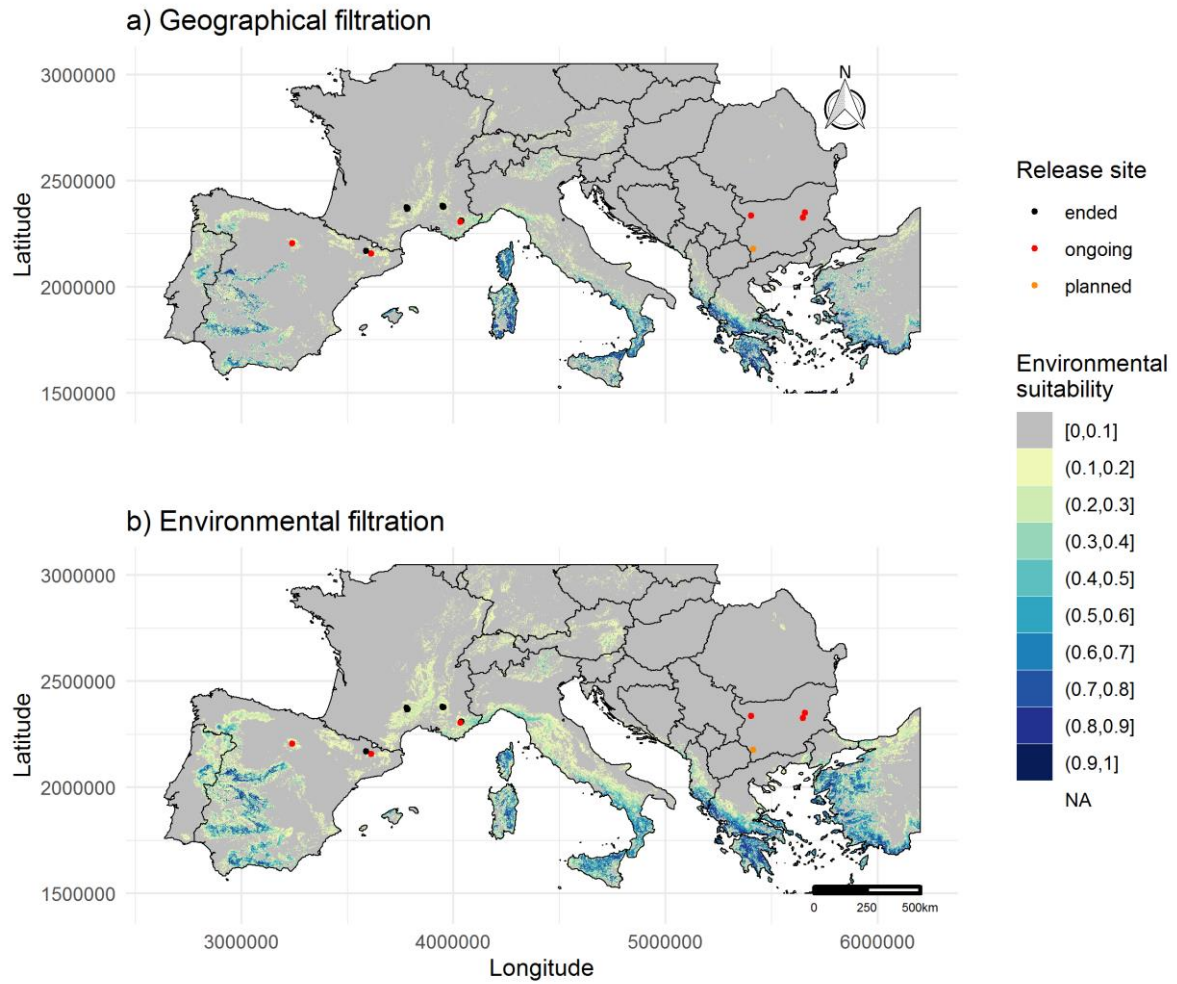


Figure 5: Projection of European Environmental suitability for the cinereous vultures' breeding sites, predicted through Geographical filtration and Environmental filtration approaches. The higher the value, the higher the environmental suitability. The darkest colors indicate the most favorable areas for the cinereous vulture's reproduction.

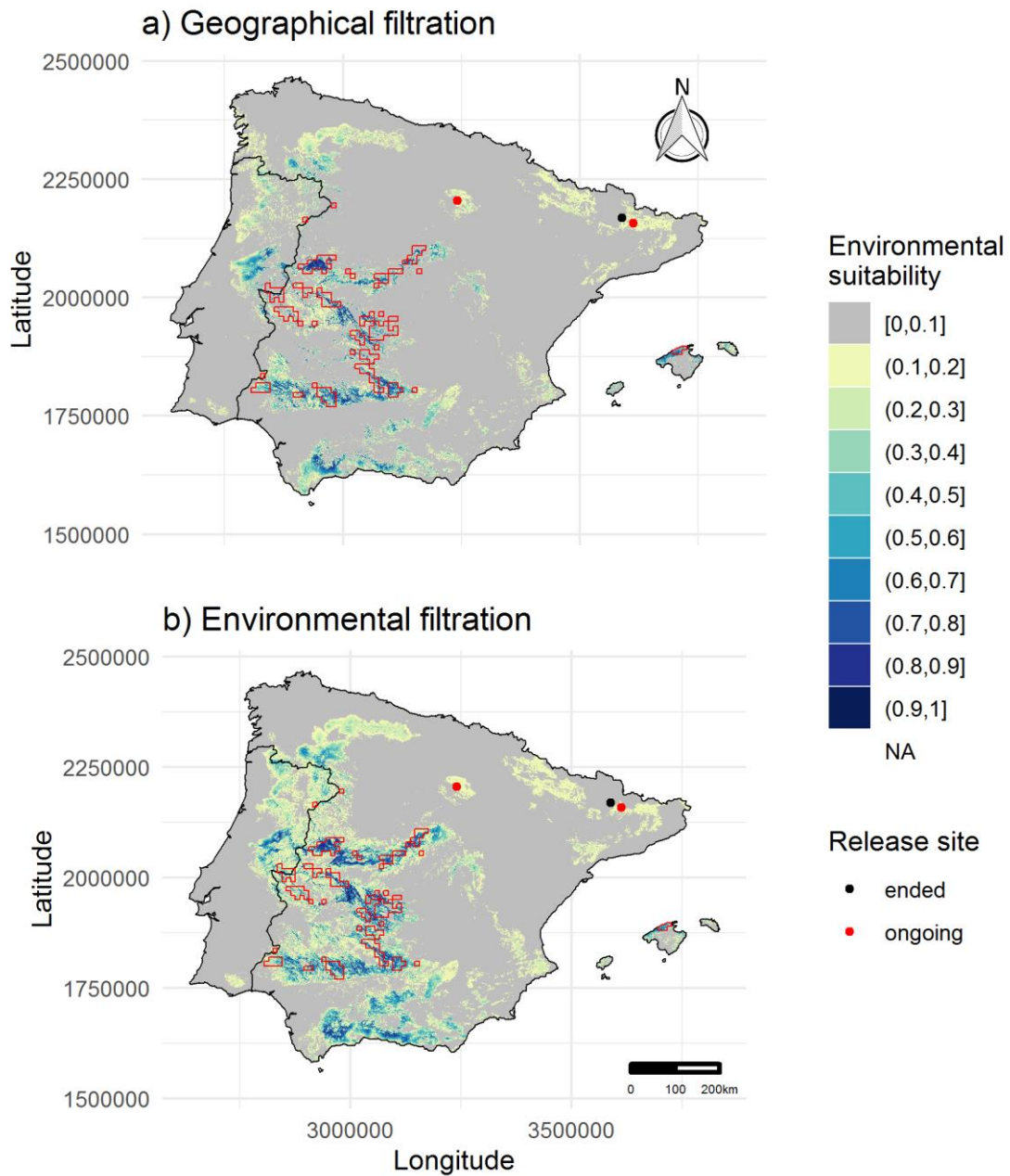


Figure 6: Projection of Environmental suitability for the cinereous vultures' breeding sites in the Iberian Peninsula, predicted through Geographical filtration and Environmental filtration approaches. The higher the value, the higher the environmental suitability. The darkest colors indicate the most favorable areas for the cinereous vulture's reproduction. Dots represent release sites and red polygons represent the outline of the 10km resolution pixels with at least one known reproduction site location used in the bioclimatic models.

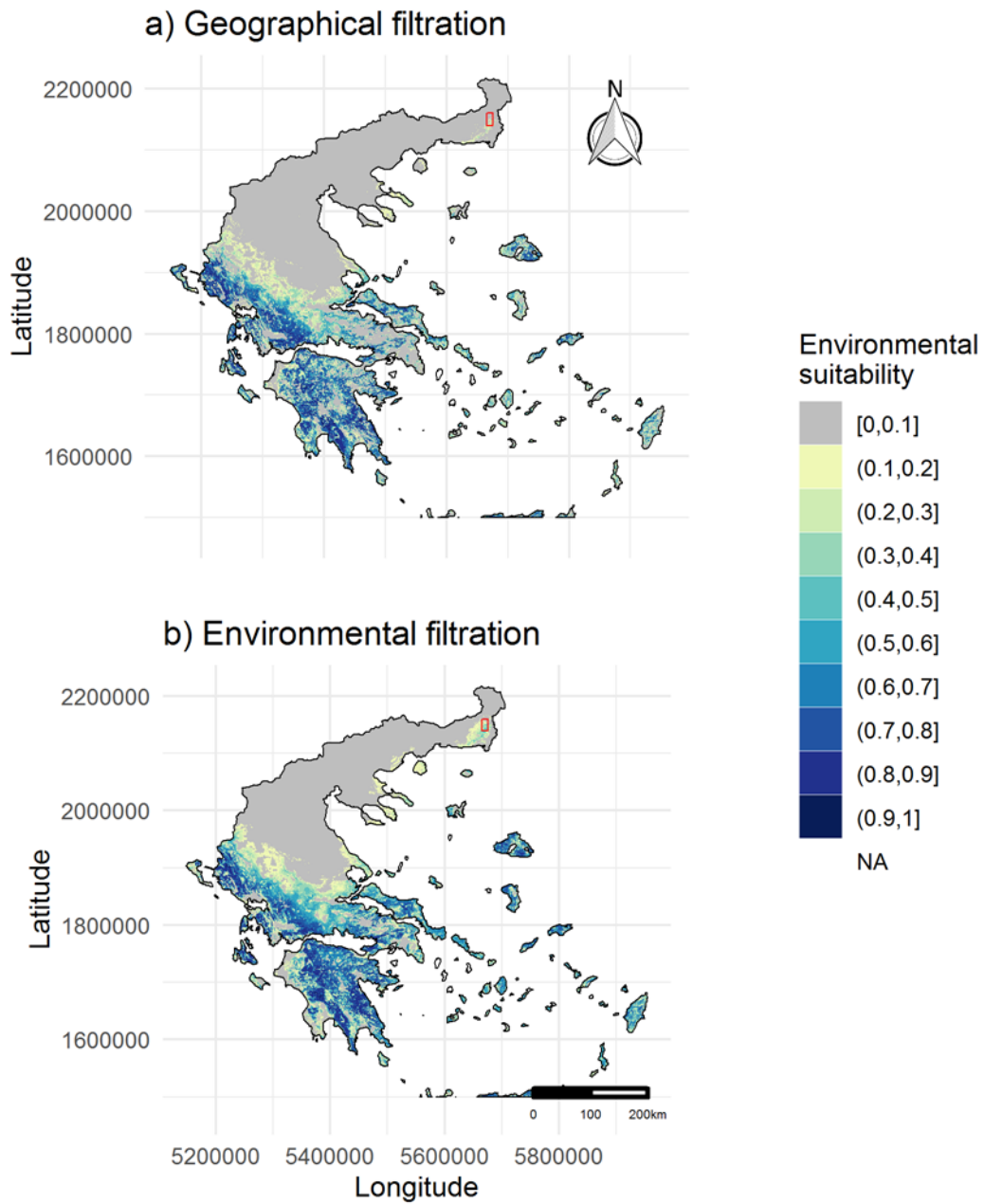


Figure 7: Projection of Environmental suitability for the cinereous vultures' breeding sites in Greece, predicted through Geographical filtration and Environmental filtration approaches. The higher the value, the higher the environmental suitability. The darkest colors indicate the most favorable areas for the cinereous vulture's reproduction. Red polygons represent the outline of the 10km resolution pixels with at least one known reproduction site location used in the bioclimatic models.

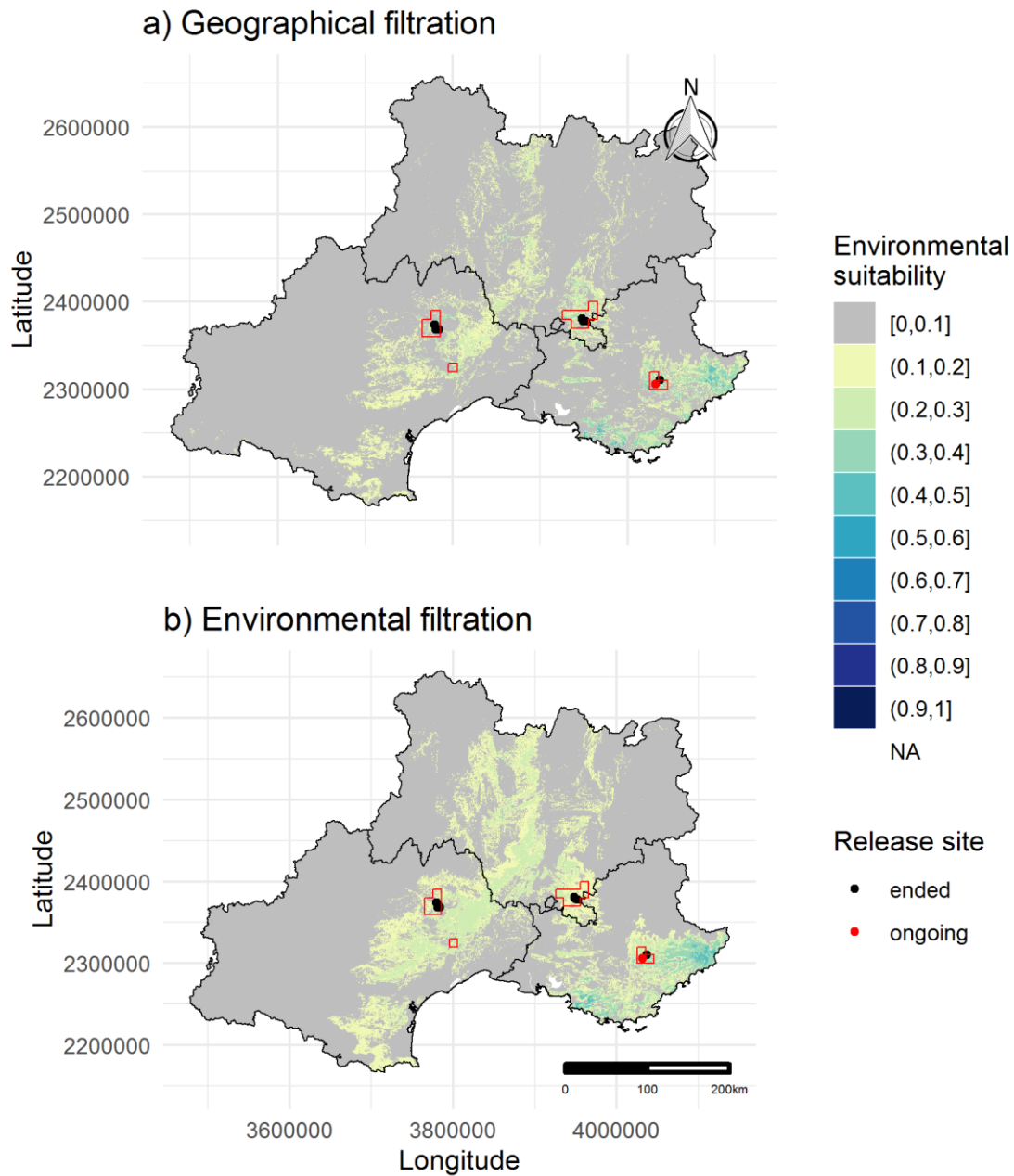


Figure 8: Projection of Environmental suitability for the cinereous vultures' breeding sites in three regions of France (Occitanie, Provence-Alpes-Côte d'Azur and Auvergne-Rhône-Alpes), predicted through Geographical filtration and Environmental filtration approaches. The higher the value, the higher the environmental suitability. The darkest colors indicate the most favorable areas for the cinereous vulture's reproduction. Red polygons represent the outline of the 10km resolution pixels with at least one known reproduction site location used in the bioclimatic models.

3.6. Expected cinereous vulture breeding niche change

In general, there is little change in environmental suitability values between current bioclimatic conditions and expected bioclimatic conditions under both scenarios (i.e. SSP 2.6 and SSP 8.5) for the period 2040-2060 (color yellow and light blue are close to 0, Fig. 9). The areas where more change is expected are mainly Spain, Portugal and Southern Greece.

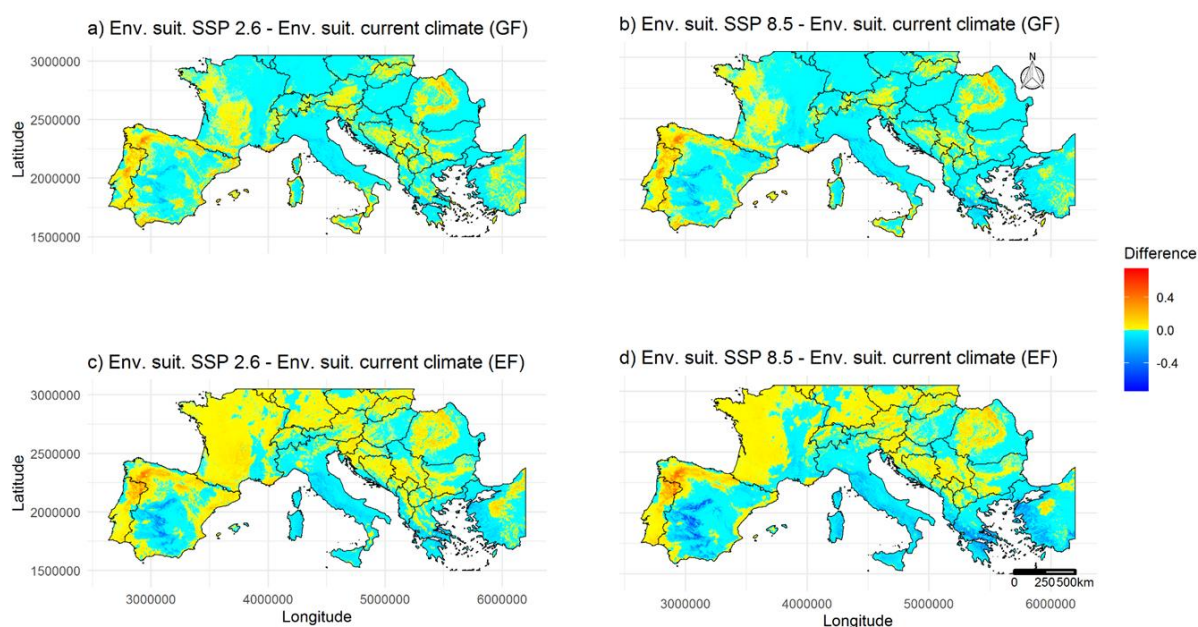


Figure 9: Predicted suitable range change for the cinereous vulture by 2041-2060. Loss of environmental suitability in blue and gain in yellow/red. Env. Suit.: Environmental suitability, GF: Geographical filtration approach and EF: Environmental filtration approach.

4. Discussion

Our study allowed us to map ecologically suitable areas for cinereous vulture nesting in Central and Eastern Europe and showed that the population could still expand beyond the areas currently occupied by the species. This study providing a first step to inform spatial prioritization of field investigations of potential breeding sites and therefore release site. Selection of appropriate release sites is key to successful species conservation and restoration (Griffith et al., 1989; Seddon et al., 2007), this study will support stakeholders in the selection of candidate reintroduction sites in areas not occupied by the species where nesting habitat appears to be the most appropriate.

4.1. Modelling approaches

In this study, we used two modelling approaches to map the potential distribution of cinereous vulture breeding sites under current and future climatic conditions in Central and Southeastern Europe. Both approaches differed by the number nest location data and by the method of

generation of pseudo-absences considered. In the GF (Geographical filtration) approach, we used all occurrence data and pseudo-absences were randomly selected within the available geographical space. In the EF (Environmental filtration) approach, we filtered the occurrence data to have only one occurrence per environmental condition and we randomly selected pseudo-absences outside the environmental space occupied by the species. We used the EF approach to correct for sampling biases in the occurrence data (particularly for habitat models where we have a larger spatial bias in the data than for bioclimatic models). The two approaches gave different results in terms of response curve and predictions with a larger extent of favorable areas to reproduction for the EF approach, as expected according to Louppe et al. (2019). The distribution of narrow-niche species being less sensitive to data gaps than species occupying wider niches (Guillaumot et al., 2018), in both cases, the areas occupied by breeding pairs were well highlighted in our environmental suitability maps.

4.2. Cinereous vultures' breeding niche

In Europe, cinereous vultures are found in the hills and medium semi-wooded mountains with a strong Mediterranean influence. The bioclimatic response curves are representative of the Mediterranean climate exploited by the cinereous vulture in Europe (e.g. in Extremadura, Morán-lópez et al., 2006). Isothermality has high values in the tropics at a global level (O'Donnel and Ignizio, 2012) and then represent stable climate, identical day after day, close to the average annual temperature which varies little. In Europe, intermediate values (as we found) highlight the Mediterranean regions, with low thermal amplitudes compared to the annual average. Central Spain, Southern France, Greece and Turkey where cinereous vultures actually breed show similar values. The Mediterranean climate is characterized by mild, wet winters and dry hot summers, which we have highlighted with our study since the cinereous vultures breed in the areas with a high seasonality of precipitation, a low seasonality of temperatures and minimum temperatures in the coldest month around 5°C.

Moreover, NDVI values between 0.3 and 0.7 are representative of temperate forests (Pettorelli et al., 2006 in Pettorelli, 2013). Our results are therefore consistent with the forest type in which the species currently breeds in Europe. It usually builds a robust area (or nest) of about 2m diameter, consisting of branches, in the tops of evergreen trees such as Scots Pine (*Pinus sylvestris*), Black Pine (*Pinus nigra*), Cork Oak (*Quercus suber*), Holm Oak (*Quercus ilex*) or Juniper (*Juniperus* sp.), with an apparent preference for older trees with broad crowns (Heredia, 1996). In addition, nests are generally located on slopes (Gavashelishvili et al., 2012; Mihoub et al., 2014a; Morán-lópez et al., 2006; Poirazidis et al., 2004) as we have also found. Overall, the modelled breeding niche is similar

to previous large-scale studies (e.g. in Spain see García-Barón et al., 2018) or at more local scales (e.g. in the Grands Causses in France see Mihoub et al., 2014a).

Our maps are robust enough to predict the current realized breeding niche based on the projection of suitable areas that can be occupied by the species to nest. However, some areas identified here as unfavorable could also potentially offer suitable conditions. Indeed, remnant and reintroduced populations can be refuges and subjected to pressures from anthropogenic activities and are therefore likely to be at the edge of the niche they can exploit. The predicted favorable areas therefore represent only the conditions in which the remnant and reintroduced populations are located, possibly in suboptimal habitats. On the other hand, we have a significant data gap to model habitat suitability (i.e. we are lacking nesting data from Spain, Portugal and Greece; and had to rely on coarse scale atlas data or the identification of breeding sites from recurrent adult locations during the breeding season). As new data are incorporated, the selection of variables to model habitat suitability may change as well as the map of environmental suitability resulting from the combination of bioclimatic and habitat suitability maps. For example, cinereous vulture nests are generally located on slopes but also sometimes on plains (Hiraldo and Donazar, 1990). The slope does not seem to be a limiting factor in the species breeding niche, although this factor often appears at local scales (e.g. Mihoub et al., 2014a).

4.3. Identifying candidate sites for reintroduction using niche models

Cinereous vulture reintroductions would be more successful in areas predicted to have the highest environmental suitability of cinereous vulture's breeding niche. However, we have examined only a single activity type (i.e. breeding sites) despite recognition that separating activity types can be useful for highly mobile species that use distinct environments for specific activities (Guisan and Thuiller, 2005; Martínez-Meyer et al., 2006), such as vultures. When selecting a reintroduction site for a species that requires different but related ecosystems to survive and reproduce, using an activity specific model approach can provide a more accurate representation of the use of the ecological niche to aid in reintroduction planning (e.g. California condor *Gymnogyps californianus*, D'Elia et al., 2015). However, for a large-scale study, obtaining a sample of occurrence data representative of each activity types (i.e. breeding, feeding and roosting) may be difficult, either through securing data sharing agreements or accessing historical data. Given that cinereous vultures are central-place foragers (Carrete and Donazar, 2005), repeating foraging movements to and from a central site (Orians and Pearson, 1979), in this case the colony or breeding site during the breeding season, we were at least able to take into account the environmental variables

allowing us to represent the habitats exploited for nesting (at the pixel scale) and the habitats exploited for feeding (within a radius of 5, 10 or 20km around the nest).

In addition, the reintroduction site must be able to support the long-term persistence of the species (IUCN/SSC, 2013). One of the criteria that may argue in favor of one site over another may be related to the size of the available habitat. The selection of specific habitat patches for reintroductions can be based on the simple consideration that larger suitable areas are better (Martínez-Meyer et al., 2006) or on the basis of a minimum size (e.g. European bison (*Bison bonasus*), Perzanowski et al., 2020). Overall, the higher the carrying capacity of a reintroduction site, the less likely the reintroduced population is to face a risk of extinction due to environmental and demographic stochasticity, inbreeding depression (Lande, 1988) or the Allee effect (Caughley, 1994), once the population has reached its regulatory phase.

Provided that this favorable habitat patch is sufficiently connected to allow demographic and genetic flows through dispersal processes. In the context of reintroduction planning, coupling habitat studies with connectivity studies has proven to be very useful in prioritizing reintroduction sites (e.g. D'Elia et al., 2019; Perzanowski et al., 2020).

Next, examining factors related to long-term persistence, by modelling the expected changes in environmental suitability as a function of climate change, allowed to identify the most favorable sites that are stable over time and also to visualize the displacement of the breeding area. Areas identified as remaining suitable for the species based on future climates (2041-2060) could guide the selection of a candidate site for reintroduction (Martínez-Meyer et al., 2006). These arguments can also help managers to identify candidate sites for reintroduction.

Moreover, within obligate scavengers, and especially in vultures, the coevolutionary mechanisms operating during carrion exploitation are highly specialized in both competitive and facilitator aspects (see references in Moreno-Opo et al., 2020). Indeed, obligate scavengers have developed behavioral adaptations to optimize carrion detection (e.g. foraging prospecting strategy, Fluhr, 2017; Jackson et al., 2008) and exploitation (Hertel, 1994). Thus, a reintroduction site placed in an area occupied by other vulture species, in particular the griffon vulture in this context, should favor the establishment of a reintroduced population of cinereous vultures as they will be able to more easily detect the carcasses (according to the theory of local recruitment, Buckley, 1996; Houston, 1974) and benefit from the cleaning of the carcass by griffon vultures (which open the carcasses and consume all the soft tissues), thus giving them access to their favorite food (tough tissues: tendons, cartilage and skin).

To re-establishing connectivity between recently isolated core breeding nuclei in Iberian Peninsula and the Balkans by creating networks of stepping-stone patches, and according to our findings, reintroduction sites located in the Italian Alps (Dolomites and Friuli) or in the Balkans seems to be a good compromise (subject to a connectivity analysis to justify potential connections with sites currently occupied by breeding populations and field monitoring to justify sufficient food and nesting resources, as well as the absence of threat). Yet the current release sites in Bulgaria all seem to occur in unsuitable habitats for the species, with the current model. In the Balkans, the most suitable habitat seems to be in western Greece and Albania. It seems that the current relictual population in north-eastern Greece survives in suboptimal habitat, and the recovery of the species in Greece should rather focus on the western Adriatic shore of the country. Yet there seem to be a large gap, extending over almost 1000 km between these suitable habitat patches and the moderately suitable habitat in Italian Alps. Movement connectivity models are necessary to estimate the probability for cinereous vultures to cross this gap.

On the other hand, the habitat seems to be highly suitable in southern Italy and Sicily, as well as along the Apennine chain, that is connected to the most suitable habitat in the French Alps (Verdon population). Therefore future efforts should be targeted towards the Italian Peninsula to extend the species breeding range, possibly allowing some rare events of crossing the Adriatic Sea to connect Italy and Greece.

Finally the models highlight Sardinia and Corsica as some of the most suitable habitats for the species in Europe. Indeed Cinereous vultures have been extirpated from Sardinia very recently in the 20th century, while there is no historical reference of the species in Corsica. Reintroduction actions in Sardinia should definitely be planned in the near future, even though these populations will probably remain separated from the mainland.

4.4. Improving conservation policies for the European's largest vulture

Overall, environmental suitability maps can help identify new field sites for future surveys (Chiffard et al., 2020; Fois et al., 2018), help create new protected areas (Guisan et al., 2013) specifically designed to conserve cinereous vultures, and identify marginal or suboptimal habitats (Guisan et al., 2013) as well as potential reintroduction sites (Guisan et al., 2013). All of these results can help improve conservation policies for the European's largest vulture and other conservation translocations.

References

- Akcakaya, H.R., Bennett, E., Brooks, T., Grace, M., Heath, A., Hedges, S., Hilton-Taylor, C., Hoffmann, M., Keith, D., Long, B., Mallon, D., Meijaard, E., Milner-Gulland, E., Rodrigues, A., Rodríguez, J., Stephenson, P., Stuart, S., Young, R., 2018. Quantifying species recovery and conservation success to develop an IUCN Green List of Species. *Conservation Biology* 32. <https://doi.org/10.1111/cobi.13112>
- Araújo, M.B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 22, 42–47. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010>
- Araújo, M.B., Pearson, R.G., 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography* 28, 693–695. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04253.x>
- Austin, M.P., 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157, 101–118. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00205-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00205-3)
- Barbet-Massin, M., Walther, B.A., Thuiller, W., Rahbek, C., Jiguet, F., 2009. Potential impacts of climate change on the winter distribution of Afro-Palaearctic migrant passerines. *Biol Lett* 5, 248–251. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0715>
- Beaumont, L.J., Hughes, L., Pitman, A.J., 2008. Why is the choice of future climate scenarios for species distribution modelling important? *Ecology Letters* 11, 1135–1146. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01231.x>
- Bellard, C., Leroy, B., Thuiller, W., Rysman, J.-F., Courchamp, F., 2016. Major drivers of invasion risks throughout the world. *Ecosphere* 7, e01241. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1241>
- Birdlife International, 2020. Cinereous Vulture (*Aegypius monachus*) - BirdLife species factsheet [WWW Document]. URL <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/cinereous-vulture-aegypius-monachus/refs> (accessed 2.21.20).
- Boulangeat, I., Georges, D., Dentant, C., Bonet, R., Es, J.V., Abdulhak, S., Zimmermann, N.E., Thuiller, W., 2014. Anticipating the spatio-temporal response of plant diversity and vegetation structure to climate and land use change in a protected area. *Ecography* 37, 1230–1239. <https://doi.org/10.1111/ecog.00694>
- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E., Schmiegelow, F.K.A., 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157, 281–300. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00200-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4)
- Breiman, L., 2001. Random Forests. *Machine Learning* 45, 5–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>
- Brown, J.L., Collopy, M.W., Gott, E.J., Juergens, P.W., Montoya, A.B., Hunt, W.G., 2006. Wild-reared aplomado falcons survive and recruit at higher rates than hacked falcons in a common environment. *Biological Conservation* 131, 453–458. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.02.021>
- Buckley, N.J., 1996. Food Finding and the Influence of Information, Local Enhancement, and Communal Roosting on Foraging Success of North American Vultures. *The Auk* 113, 473–488. <https://doi.org/10.2307/4088913>
- Buisson, L., Thuiller, W., Casajus, N., Lek, S., Grenouillet, G., 2010. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology* 16, 1145–1157. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02000.x>

- Çakmak, E., Akın Pekşen, Ç., Kirazlı, C., yamaç, E., Bensch, S., Bilgin, C., 2018. Genetic diversity is retained in a bottlenecked Cinereous Vulture population in Turkey. *Ibis*. <https://doi.org/10.1111/ibi.12685>
- Campbell, M., 2015. *Vultures: Their Evolution, Ecology and Conservation*.
- Carrete, M., Donazar, J.A., 2005. Application of central-place foraging theory shows the importance of Mediterranean dehesas for the conservation of the cinereous vulture, *Aegypius monachus*. *Biological Conservation* 126, 582–590. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.031>
- Caughley, G., 1994. Directions in Conservation Biology. *The Journal of Animal Ecology* 63, 215. <https://doi.org/10.2307/5542>
- Chiffard, J., Marciau, C., Yoccoz, N.G., Mouillot, F., Duchateau, S., Nadeau, I., Fontanilles, P., Besnard, A., 2020. Adaptive niche-based sampling to improve ability to find rare and elusive species: simulations and field tests. *Methods in Ecology and Evolution* n/a. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13399>
- Cramp, S., Simmons, K.E.L., 1980. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa : Stanley Cramp : 9780198548904*.
- D'Elia, J., Brandt, J., Burnett, L.J., Haig, S.M., Hollenbeck, J., Kirkland, S., Marcot, B.G., Punzalan, A., West, C.J., Williams-Claussen, T., Wolstenholme, R., Young, R., 2019. Applying circuit theory and landscape linkage maps to reintroduction planning for California Condors. *PLOS ONE* 14, e0226491. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226491>
- D'Elia, J., Haig, S.M., Johnson, M., Marcot, B.G., Young, R., 2015. Activity-specific ecological niche models for planning reintroductions of California condors (*Gymnogyps californianus*). *Biological Conservation* 184, 90–99. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.002>
- Di Cola, V., Broennimann, O., Petitpierre, B., Breiner, F.T., D'Amen, M., Randin, C., Engler, R., Pottier, J., Pio, D., Dubuis, A., Pellissier, L., Mateo, R.G., Hordijk, W., Salamin, N., Guisan, A., 2016. ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography* 40, 774–787. <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>
- Donazar, J.A., Blanco, G., Hiraldo, F., Soto-Largo, E., Oria, J., 2002. Effects of Forestry and Other Land-Use Practices on the Conservation of Cinereous Vultures. *Ecological Applications* 12, 1445–1456. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[1445:EOFAOL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[1445:EOFAOL]2.0.CO;2)
- Donazar, J.A., Hiraldo, F., Bustamante, J., 1993. Factors Influencing Nest Site Selection, Breeding Density and Breeding Success in the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*). *The Journal of Applied Ecology* 30, 504. <https://doi.org/10.2307/2404190>
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36, 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Elith, J., Leathwick, J.R., 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>

- Faillettaz, R., Beaugrand, G., Goberville, E., Kirby, R.R., 2019. Atlantic Multidecadal Oscillations drive the basin-scale distribution of Atlantic bluefin tuna. *Science Advances* 5, eaar6993. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aar6993>
- Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol* 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fluhr, J., 2017. Stratégies de prospection alimentaire chez le Vautour fauve (*Gyps fulvus*) et mesures de conservation (These de doctorat). Montpellier.
- Fois, M., Cuenca-Lombraña, A., Fenu, G., Bacchetta, G., 2018. Using species distribution models at local scale to guide the search of poorly known species: Review, methodological issues and future directions. *Ecological Modelling* 385, 124–132. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.07.018>
- Fourcade, Y., Besnard, A.G., Secondi, J., 2017. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Global Ecol Biogeogr* 27, 245–256. <https://doi.org/10.1111/geb.12684>
- Fourcade, Y., Engler, J.O., Rödder, D., Secondi, J., 2014. Mapping Species Distributions with MAXENT Using a Geographically Biased Sample of Presence Data: A Performance Assessment of Methods for Correcting Sampling Bias. *PLOS ONE* 9, e97122. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097122>
- Fournier, A., Barbet-Massin, M., Rome, Q., Courchamp, F., 2017. Predicting species distribution combining multi-scale drivers. *Global Ecology and Conservation* 12, 215–226. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.11.002>
- García-Barón, I., Cortés-Avizanda, A., Verburg, P.H., Marques, T.A., Moreno-Opo, R., Pereira, H.M., Donázar, J.A., 2018. How to fit the distribution of apex scavengers into land-abandonment scenarios? The Cinereous vulture in the Mediterranean biome. *Diversity and Distributions* 24, 1018–1031. <https://doi.org/10.1111/ddi.12743>
- Gavashelishvili, A., McGrady, M., Ghasabian, M., Bildstein, K.L., 2012. Movements and habitat use by immature Cinereous Vultures (*Aegypius monachus*) from the Caucasus. *Bird Study* 59, 449–462. <https://doi.org/10.1080/00063657.2012.728194>
- Graham, C., Loiselle, B., Velásquez-Tibata, J., Cuesta, F., 2011. Species Distribution Modeling and the Challenge of Predicting Future Distributions A Guide to Using SDM for Prediction of Future Species Distributions. pp. 295–310.
- Griffith, B., Scott, J.M., Carpenter, J.W., Reed, C., 1989. Translocation as a species conservation tool: status and strategy. *Science* 245, 477–480. <https://doi.org/10.1126/science.245.4917.477>
- Guillaumot, C., Martin, A., Eléaume, M., Saucède, T., 2018. Methods for improving species distribution models in data-poor areas: example of sub-Antarctic benthic species on the Kerguelen Plateau. *Marine Ecology Progress Series* 594, 149–164. <https://doi.org/10.3354/meps12538>
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol Letters* 8, 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J.B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P.R., Tulloch, A.I.T., Regan, T.J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T.G., Rhodes, J.R., Maggini, R.,

- Setterfield, S.A., Elith, J., Schwartz, M.W., Wintle, B.A., Broennimann, O., Austin, M., Ferrier, S., Kearney, M.R., Possingham, H.P., Buckley, Y.M., 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* 16, 1424–1435. <https://doi.org/10.1111/ele.12189>
- Harris, I., Jones, P.D., Osborn, T.J., Lister, D.H., 2014. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. *International Journal of Climatology* 34, 623–642. <https://doi.org/10.1002/joc.3711>
- Hastie, T.J., Tibshirani, R.J., 1990. *Generalized Additive Models*. CRC Press.
- Hattab, T., Albouy, C., Lasram, F., Somot, S., Le Loc'h, F., Leprieur, F., 2014. Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: A multiscale modelling approach. *Global Ecology and Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/geb.12217>
- Heredia, B., 1996. Action plan for the Cinereous Vulture in Europe. Bird Life International on behalf of the European Commission. <http://ec.europa.eu/environment> [accessed on 23.06.2020].
- Hertel, F., 1994. Diversity in Body Size and Feeding Morphology within Past and Present Vulture Assemblages. *Ecology* 75, 1074–1084. <https://doi.org/10.2307/1939431>
- Hirald, F., Donázar, J.A., 1990. Foraging time in the Cinereous Vulture *Aegypius monachus*: seasonal and local variations and influence of weather. *Bird Study* 37, 128–132. <https://doi.org/10.1080/00063659009477048>
- Hirzel, A.H., Le Lay, G., Helfer, V., Randin, C., Guisan, A., 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling* 199, 142–152. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017>
- Houston, D.C., 1974. Food searching in griffon vultures. *African Journal of Ecology* 12, 63–77. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1974.tb00107.x>
- Hunter-Ayad, J., Ohlemüller, R., Recio, M.R., Seddon, P.J., n.d. Reintroduction modelling: A guide to choosing and combining models for species reintroductions. *Journal of Applied Ecology* n/a. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13629>
- Hunter-Ayad, J., Ohlemüller, R., Recio, M.R., Seddon, P.J., n.d. Reintroduction modelling: A guide to choosing and combining models for species reintroductions. *Journal of Applied Ecology* n/a. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13629>
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- IPBES (2019): Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, and H. T. Ngo (editors). IPBES secretariat, Bonn, Germany. XXX pages.
- IUCN, SSC, 2013. Guidelines for reintroductions and other conservation translocations.
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee (2017) Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria, Version 13. Available online: <http://cmsdocs.s3.amazonaws.com/RedListGuidelines.pdf>

- Jackson, A.L., Ruxton, G.D., Houston, D.C., 2008. The effect of social facilitation on foraging success in vultures: a modelling study. *Biol Lett* 4, 311–313. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0038>
- Jiguet, F., Barbet-Massin, M., Damien, C., 2010. Predictive distribution models applied to satellite tracks: Modelling the western African winter range of European migrant Black Storks *Ciconia nigra*. *Journal of Ornithology* 152, 111–118. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0555-3>
- Jiménez-Valverde, A., Peterson, A.T., Soberón, J., Overton, J.M., Aragón, P., Lobo, J.M., 2011. Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biol Invasions* 13, 2785–2797. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9963-4>
- Lande, R., 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241, 1455–1460. <https://doi.org/10.1126/science.3420403>
- Leroy, B., Bellard, C., Dubos, N., Colliot, A., Vasseur, M., Courtial, C., Bakkenes, M., Canard, A., Ysnel, F., 2014. Forecasted climate and land use changes, and protected areas: the contrasting case of spiders. *Diversity and Distributions* 20, 686–697. <https://doi.org/10.1111/ddi.12191>
- Leroy, B., Delsol, R., Hugueny, B., Meynard, C.N., Barhoumi, C., Barbet-Massin, M., Bellard, C., 2018. Without quality presence–absence data, discrimination metrics such as TSS can be misleading measures of model performance. *Journal of Biogeography* 45, 1994–2002. <https://doi.org/10.1111/jbi.13402>
- Lin, Y.-P., Lin, W.-C., Anthony, J., Ding, T.-S., Mihoub, J.-B., Henle, K., Schmeller, D.S., 2018. Assessing uncertainty and performance of ensemble conservation planning strategies. *Landscape and Urban Planning* 169, 57–69. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.08.007>
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A., Hortal, J., 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography* 33, 103–114. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x>
- Louppe, V., Leroy, B., Herrel, A., Veron, G., 2019. Current and future climatic regions favourable for a globally introduced wild carnivore, the raccoon *Procyon lotor*. *Sci Rep* 9, 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45713-y>
- Maes, D., Ellis, S., Goffart, P., Cruickshanks, K.L., van Swaay, C.A.M., Cors, R., Herremans, M., Swinnen, K.R.R., Wils, C., Verhulst, S., De Bruyn, L., Matthysen, E., O’Riordan, S., Hoare, D.J., Bourn, N.A.D., 2019. The potential of species distribution modelling for reintroduction projects: the case study of the Chequered Skipper in England. *J Insect Conserv* 23, 419–431. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00154-w>
- Margalida, A., Moreno-Opo, R., Arroyo, B.E., Arredondo, A., 2011. Reconciling the conservation of endangered species with economically important anthropogenic activities: interactions between cork exploitation and the cinereous vulture in Spain: Anthropogenic activities and cinereous vulture conservation. *Animal Conservation* 14, 167–174. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2010.00412.x>
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A., Servin, J., Kiff, L., 2006. Ecological niche modeling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx* 40, 411–418. <https://doi.org/10.1017/S0030605306001360>
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. *Generalized Linear Models*, Second Edition. CRC Press.

- Mihoub, J.-B., Jiguet, F., Lécuyer, P., Eliotout, B., Sarrazin, F., 2014a. Modelling nesting site suitability in a population of reintroduced Eurasian black vultures =*Aegypius monachus* in the Grands Causses, France. *Oryx* 48, 116–124. <https://doi.org/10.1017/S0030605312000634>
- Mihoub, J.-B., Princé, K., Duriez, O., Lécuyer, P., Eliotout, B., Sarrazin, F., 2014b. Comparing the effects of release methods on survival of the Eurasian black vulture *Aegypius monachus* reintroduced in France. *Oryx* 48, 106–115. <https://doi.org/10.1017/S0030605312000981>
- Ministère de l'Écologie. 2e Plan National d'Actions en faveur du Vautour moine *Aegypius monachus* 2011-2016. Août 2011.
- Mohr, C. O. (1947). Table of equivalent populations of North American small mammals. *The American Midland Naturalist*, 37(1), 223-249.
- Morán-lópez, R., Sánchez, J.M., Costillo, E., Corbacho, C., Villegas, A., 2006. Spatial variation in anthropic and natural factors regulating the breeding success of the cinereous vulture (*Aegypius monachus*) in the SW Iberian Peninsula. *Biological Conservation* 130, 169–182. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.12.011>
- Moreno-Opo, r. y Guil, F. (Coords.) 2007. Manual de gestión del hábitat y de las poblaciones de buitre negro en España. Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Moreno-Opo R, Arredondo A, Guil F. 2011. Foraging range and diet of Cinereous vulture *Aegypius monachus* using livestock resources in Central Spain. *Ardeola* 57:111–119.
- Moreno-Opo, R., Margalida, A., 2014. Conservation of the Cinereous Vulture *Aegypius monachus* in Spain (1966–2011): a bibliometric review of threats, research and adaptive management. *Bird Conservation International* 24, 178–191. <https://doi.org/10.1017/S0959270913000427>
- Moreno-Opo, R., Margalida, A., Arredondo, A., Guil, F., Martín, M., Higuero, R., ... & Guzman, J. (2010). Factors influencing the presence of the cinereous vulture *Aegypius monachus* at carcasses: food preferences and implications for the management of supplementary feeding sites. *Wildlife Biology*, 16(1), 25-34.
- Moreno-Opo, R., Trujillano, A., Margalida, A., 2020. Larger size and older age confer competitive advantage: dominance hierarchy within European vulture guild. *Scientific Reports* 10, 2430. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59387-4>
- O'Donnel, M.S., Ignizio, D.A., 2012. Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States (USGS Numbered Series No. 691), Data Series. U.S. Geological Survey, Reston, VA.
- Ogada, D. L., Keesing, F., & Virani, M. Z. (2012). Dropping dead: causes and consequences of vulture population declines worldwide. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1249(1), 57-71.
- Orians, G.H., Pearson, N., 1979. On the theory of central place foraging. <https://doi.org/null>
- Ortiz-Urbina, E., Diaz-Balteiro, L., Iglesias-Merchan, C., 2020. Influence of Anthropogenic Noise for Predicting Cinereous Vulture Nest Distribution. *Sustainability* 12, 503. <https://doi.org/10.3390/su12020503>
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12, 361–371. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>

- Pearson, R.G., Thuiller, W., Araújo, M.B., Martinez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C., Miles, L., Segurado, P., Dawson, T.P., Lees, D.C., 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33, 1704–1711. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01460.x>
- Perzanowski, K., Bleyhl, B., Olech, W., Kuemmerle, T., 2020. Connectivity or isolation? Identifying reintroduction sites for multiple conservation objectives for wisents in Poland. *Animal Conservation* 23, 212–221. <https://doi.org/10.1111/acv.12530>
- Peterson, A.T., 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38, 817–827. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>
- Pettorelli, N., 2013. *The Normalized Difference Vegetation Index*. OUP Oxford.
- Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Mysterud, A., Duncan, P., Chr. Stenseth, N., Delorme, D., Van Laere, G., Toïgo, C., Klein, F., 2006. Using a proxy of plant productivity (NDVI) to find key periods for animal performance: the case of roe deer. *Oikos* 112, 565–572. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14447.x>
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phipps, W.L., Diekmann, M., MacTavish, L.M., Mendelsohn, J.M., Naidoo, V., Wolter, K., Yarnell, R.W., 2017. Due South: A first assessment of the potential impacts of climate change on Cape vulture occurrence. *Biological Conservation* 210, 16–25. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.03.028>
- Poirazidis, K., Goutner, V., Skartsi, T., Stamou, G., 2004. Modelling nesting habitat as a conservation tool for the Eurasian black vulture (*Aegypius monachus*) in Dadia Nature Reserve, northeastern Greece. *Biological Conservation* 118, 235–248. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.08.016>
- Poulakakis, N., Antoniou, A., Mantziou, G., Parmakelis, A., Skartsi, T., Vasilakis, D., Elorriaga, J., De La Puente, J., Gavashelishvili, A., Ghasabyan, M., 2008. Population structure, diversity, and phylogeography in the near-threatened Eurasian black vultures *Aegypius monachus* (Falconiformes; Accipitridae) in Europe: insights from microsatellite and mitochondrial DNA variation. *Biological Journal of the Linnean Society* 95, 859–872.
- Pulliam, H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3, 349–361. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>
- Ranc, N., Santini, L., Rondinini, C., Boitani, L., Poitevin, F., Angerbjörn, A., Maiorano, L., 2017. Performance tradeoffs in target-group bias correction for species distribution models. *Ecography* 40, 1076–1087. <https://doi.org/10.1111/ecog.02414>
- Reading, R., Kenny, D., Azua, J., Garrett, T., Willis, M., Purevsuren, T., 2010. Ecology of Eurasian Black Vultures (*Aegypius monachus*) in Ikh Nart Nature Reserve, Mongolia. *Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei / Exploration into the Biological Resources of Mongolia*, ISSN 0440-1298.
- Riaz, M., Kuemmerlen, M., Wittwer, C., Cocchiararo, B., Khaliq, I., Pfenninger, M., Nowak, C., 2019. Combining environmental DNA and species distribution modeling to evaluate reintroduction success of a freshwater fish. *Ecological Applications* n/a, e02034. <https://doi.org/10.1002/eap.2034>
- Roberts, D.R., Bahn, V., Ciuti, S., Boyce, M.S., Elith, J., Guillera-Aroita, G., Hauenstein, S., Lahoz-Monfort, J.J., Schröder, B., Thuiller, W., Warton, D.I., Wintle, B.A., Hartig, F., Dormann, C.F., 2017. Cross-validation

- strategies for data with temporal, spatial, hierarchical, or phylogenetic structure. *Ecography* 40, 913–929. <https://doi.org/10.1111/ecog.02881>
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., Pounds, J.A., 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57–60. <https://doi.org/10.1038/nature01333>
- Sarrazin, F., 2007. Introductory remarks: A demographic frame for reintroductions. *Ecoscience* 14. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14\[iv:IR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[iv:IR]2.0.CO;2)
- Schickele, A., Leroy, B., Beaugrand, G., Goberville, E., Hattab, T., Francour, P., Raybaud, V., 2020. Modelling European small pelagic fish distribution: Methodological insights. *Ecological Modelling* 416, 108902. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108902>
- Seddon, P.J., Armstrong, D.P., Maloney, R.F., 2007. Developing the science of reintroduction biology. *Conserv. Biol.* 21, 303–312. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00627.x>
- Seddon, P.J., Griffiths, C.J., Soorae, P.S., Armstrong, D.P., 2014. Reversing defaunation: Restoring species in a changing world. *Science* 345, 406–412. <https://doi.org/10.1126/science.1251818>
- Stadtman, S., Seddon, P., 2018. Release site selection: Reintroductions and the habitat concept. *Oryx* 1–9. <https://doi.org/10.1017/S0030605318001199>
- Stone, O.M.L., Guy, A.J., 2017. Predicting Optimal Release Sites for Rehabilitated Monkeys: a Vervet Monkey (*Chlorocebus aethiops*) Case Study. *Int J Primatol* 38, 485–499. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9956-y>
- Syfert, M.M., Smith, M.J., Coomes, D.A., 2013. The Effects of Sampling Bias and Model Complexity on the Predictive Performance of MaxEnt Species Distribution Models. *PLOS ONE* 8, e55158. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055158>
- Thuiller, W., Georges, D., Engler, R., Breiner, F., 2020. biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M.B., 2009. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32, 369–373. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>
- Tingley, R., Vallinoto, M., Sequeira, F., Kearney, M., 2014. Realized niche shift during a global biological invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111. <https://doi.org/10.1073/pnas.1405766111>
- Valavi, R., Elith, J., Lahoz-Monfort, J.J., Guillera-Aroita, G., 2018. blockCV: an R package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models (preprint). *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/357798>
- Varela, S., Anderson, R.P., García-Valdés, R., Fernández-González, F., 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography* 37, 1084–1091. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x>
- Yates, K.L., Bouchet, P.J., Caley, M.J., Mengersen, K., Randin, C.F., Parnell, S., Fielding, A.H., Bamford, A.J., Ban, S., Barbosa, A.M., Dormann, C.F., Elith, J., Embling, C.B., Ervin, G.N., Fisher, R., Gould, S., Graf, R.F., Greg, E.J., Halpin, P.N., Heikkinen, R.K., Heinänen, S., Jones, A.R., Krishnakumar, P.K., Lauria, V., Lozano-Montes, H., Mannocci, L., Mellin, C., Mesgaran, M.B., Moreno-Amat, E., Mormede, S.,

Novaczek, E., Opper, S., Ortuño Crespo, G., Peterson, A.T., Rapacciuolo, G., Roberts, J.J., Ross, R.E., Scales, K.L., Schoeman, D., Snelgrove, P., Sundblad, G., Thuiller, W., Torres, L.G., Verbruggen, H., Wang, L., Wenger, S., Whittingham, M.J., Zharikov, Y., Zurell, D., Sequeira, A.M.M., 2018. Outstanding Challenges in the Transferability of Ecological Models. *Trends in Ecology & Evolution* 33, 790–802. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.08.001>

Acknowledgements

We would like to thank our partners who provided the data for this work. We would also like to thank Eneko Arrondo who helped us retrieve Atlas data for the Iberian Peninsula. We would also like to thank the Vulture Conservation Foundation (VCF) for making it possible to retrieve the data internationally and to produce the data sharing approval documents.

Funding

The work presented in this paper was carried out in the framework of funding proposed by Antwerp Zoo Foundation (AZF) and in partnership with the National Museum of Natural History (MNHN).

Appendices

Appendix A. Description of environmental predictor variables

Appendix B. Environmental variables selection

Appendix C. Block cross-validation

Appendix D. Environmental filtration

Appendix E. Model performance

Appendix A. Description of environmental predictor variables

The variables for the bioclimatic models were built at 10km resolution and the habitat variables at 250m resolution in Lambert azimuthal equal area (LAEA) projection (epsg:3035) using R software ("R version 4.0.0 (2020-04-24)"). See Table A1 for a summary of bioclimatic and habitat variables.

1. Bioclimatic variables

We rebuilt a set of 12 bioclimatic variables that have previously performed well when modelling bird distributions (Barbet-Massin et al. 2009, Jiguet et al. 2010) or more specifically vulture distribution (e.g. Phipps et al. 2017) and that may also influence vulture breeding site selection. Since extreme climates can influence adult breeding site selection and early juvenile survival, we rebuilt variables representing temperature extremes and precipitation during the breeding period (February to August) or early juvenile rearing period (May-June). We followed the protocol used in O'Donnell and Ignizio (2012) to reconstruct bioclimatic variables according to the period of the year considered. Only isothermality (bio3) was built over a full year because it reflects the type of climate encountered over an annual period (Table A1). Data come from Harris et al. (2014) downscaled with WorldClim 2.1 (Fick and Hijmans 2017).

2. Habitat variables

Soaring conditions and topography

Vultures exploit the thermal and orographic uplifts available in their environment to travel long distances with very low energy costs to find unpredictable food resources (e.g., Griffon Vulture, (Duriez et al. 2014)). The movement pattern of soaring birds is shaped by the spatial and temporal availability and intensity of uplifts, which result from an interaction of local weather conditions with the underlying landscape structure. Static landscape features could predict uplift locations for soaring birds across Europe (e.g. *Ciconia ciconia*, Scacco et al. 2019). Moreover, the breeding sites of the cinereous vulture are often located in slopes and rugged areas. The steeper areas being less accessible to human remaining less disturbed anthropic activities (Morán-lópez et al. 2006, Mihoub et al. 2014).

We therefore included two topographical variables important for both nest location and soaring-gliding conditions.

Maximum slope

Mountainous terrain can also create rising air for soaring vultures, as winds are deflected off cliffs and steep slopes (i.e., slope lift). The slope map is available at 25m resolution in LAEA projection. This map is available from Copernicus (<https://land.copernicus.eu/imagery-in-situ/eu-dem/eu-dem-v1-0-and-derived-products/slope>).

1. Aggregate elevation with minimum function at 250m per pixel resolution because in Copernicus the values are between 0 and 250 and 0 represents 90° (maximum slope).
2. Convert raster values to degrees : $\text{acos}(\text{raster values} / 250) * 180 / \pi$ (R code).
3. Resample with the reference raster at 250m resolution with the bilinear method.

Terrain Ruggedness Index

Terrain Ruggedness Index (TRI) is a measure of the steepness or ruggedness of a terrain. In some places on Earth, the ruggedness of the terrain has a significant impact on the accuracy of the estimated wind resources (power density and wind speed). TRI is the average of the absolute differences between the value of a cell and the value of its 8 surrounding cells. TRI values are lower (close to 0) in flatter areas, but higher in steep and rugged areas (Wilson et al. 2007). This covariate was built from the elevation map using the terrain function. The elevation map is available at 25m resolution in LAEA projection from Copernicus (<https://land.copernicus.eu/imagery-in-situ/eu-dem/eu-dem-v1.1>).

1. Aggregate elevation with maximum function at 100m resolution (to speed up the process).
2. Calculate the TRI with the terrain function and TRI option.
3. Resample with the reference raster at 250m resolution with the bilinear method.

Vegetation characteristics and food availability

In Europe, the cinereous vulture nests in the hills and medium-sized mountains with Mediterranean influence. It builds nests evergreen in trees in loose colonies. Cinereous vultures tend to forage in relatively open areas with limited canopy cover and low vegetation height (Arrondo et al. 2018). It forages over many kinds of open areas, including forest edges, open shrublands, bare mountains, steppes and open grasslands (Campbell 2015).

Canopy cover

Percent canopy cover was obtained from the Tree Cover Density (TCD) map for 2015 available at 100m per pixel resolution in LAEA projection (downloaded from <https://land.copernicus.eu/pan->

europaean/high-resolution-layers/forests/tree-cover-density/status-maps/2015). We resampled it at 250m resolution using the bilinear method and calculated the percent canopy cover in a radius of 500m, 1km and 2km with the focal function.

Open areas

Open areas was derived from CORINE Land Cover (CLC) map for 2012 available at 100m per pixel resolution in LAEA projection (downloaded from <https://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover/clc-2012>). We have reclassified the codes 231: Pastures, 321: Natural grasslands, 322: Moors and heathland, 323: Sclerophyllous vegetation, 324: Transitional woodland-shrub and 333: Sparsely vegetated areas by 1, 999: NODATA and NA by NA and the rest by 0. Then we resampled at 250m per pixel resolution with the bilinear method and calculated the percent open areas in a radius of 5km, 10km and 20km with the focal function.

Normalized Difference Vegetation Index (NDVI)

NDVI rearing period

To provide an indirect measure of terrestrial food availability, we used an index of net primary productivity (NDVI during the rearing season: April to August). NDVI is a satellite-derived measure that can be used as an indicator of relative plant biomass or greenness and has been shown to be positively correlated with ungulate densities at landscape scales (Pettorelli et al. 2011), and therefore carrion abundance (Ogutu et al. 2008), as used previously in vulture and condor studies (Kendall et al. 2014, Phipps et al. 2017, D'Elia et al. 2015).

NDVI pre-laying period

Since cinereous vultures mainly use evergreen tree species (Morán-López et al. 2006, Skartsi et al. 2010), we calculated a NDVI during the pre-laying period (December to February) to "map" a proxy of the available supports for the nest.

We used the Smoothed NDVI values (with scaling factor 0.0001; range [-10000 to 10000]) corresponding to the mean NDVI over the 1999-2012 period. It gives the yearly reference dynamic of the vegetation greenness at a 7-day frequency. These maps are available at 1km resolution (downloaded from <https://maps.elie.ucl.ac.be/CCI/viewer/>). We averaged the maps for the months corresponding to the two selected periods (i.e. pre-laying and rearing periods). We then projected these two maps to match the reference grid at 250m resolution in LAEA projection. We calculated the mean NDVI in a radius of 5km, 10km and 20km with the focal function for the rearing-period only.

Livestock: cattle and small ruminant density (number/km²)

We used The Food and Agriculture Organisation (FAO) data (Gilbert et al. 2018a) to calculate a density of cattle and small ruminants (sheep and goats) per km² as an indicator of potential livestock carrion supply.

The third version of the Gridded Livestock of the World (GLW) has a reference year of 2010 and includes global distributions of cattle, sheep and goats at a spatial resolution of 5 minutes of arc (approximately 10 km at the equator). These datasets contains the global distribution of cattle/sheep/goats in 2010 expressed in total number of cattle/sheep/goats per pixel (Gilbert et al. 2018b, 2018c, 2018d). Data for cattle, sheep and goats are available at <http://www.fao.org/livestock-systems/en/> and the GIS file of the area per pixel (square km; 4320 by 2160 pixels of 0.083333 decimal degrees resolution) is available at <https://dataverse.harvard.edu/file.xhtml?persistentId=doi:10.7910/DVN/BLWPZN/Y3XFZG&version=3.0>. We used layers containing the DA animal numbers per pixel, with weight estimated by the Random Forest model.

To obtain cattle density, we divided the layer “5_Ct_2010_Da” by the area of the pixel.

To obtain small ruminant density, the number of sheep (layer “5_Sh_2010_Da”) and goats (layer “5_Gt_2010_Da”) was first added together and then divided by the area of the pixel.

We then projected these two maps to match the reference grid at 250m resolution in LAEA projection and calculated the mean density in a radius of 5km, 10km and 20km with the focal function.

Human activities

Activities within 500m from the nest of cinereous vulture were likely to cause abandonment of the nest by adults, if the level of noise was intermediate or loud (Margalida et al. 2011).

Global Human Footprint (GHF) index

The 2009 Human Footprint, 2018 Release provides a global map of the cumulative human pressure on the environment in 2009, at a spatial resolution of ~1 km (downloaded from <https://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/wildareas-v3-2009-human-footprint>). The human pressure is measured using eight variables including built-up environments, population density, electric power infrastructure, croplands, pasture lands, roads, railways, and navigable waterways. The data set is produced by (Venter et al. 2016) and is available in the Mollweide projection.

We projected this map to match the reference grid at 250m resolution in LAEA projection and calculated the average index in a radius of 500m, 1km and 2km with the focal function.

Table A1. Names, descriptions and sources of environmental variable used in bioclimatic and habitat models.

Models	Variables	Description	Source
bioclimatic	bio3	Isothermality (% - (ratio of mean diurnal temperature range (bio2) to annual temperature range (bio7)*100)	https://www.worldclim.org/data/monthlywth.html (Harris et al., 2014) downscaled with WorldClim 2.1 (Fick and Hijmans, 2017)
	bio4_bp	Temperature seasonality (standard deviation ×100) during the breeding period (February to August)	
	bio5_bp	Maximum temperature of warmest month (°C) during the breeding period	
	bio6_bp	Minimum temperature of coldest month (°C) during the breeding period	
	bio12_bp	Annual precipitation (mm) during the breeding period	
	bio13_bp	Precipitation of wettest month (mm) during the breeding period	
	bio14_bp	Precipitation of driest month (mm) during the breeding period	
	bio15_bp	Precipitation seasonality (% - coefficient of variation derived from the ratio of the standard deviation of the monthly total precipitation to the mean monthly total precipitation) during the breeding period	
	bio2_esrp	Mean diurnal temperature range during the early stage of rearing period (May-June)	
	bio5_esrp	Maximum temperature of warmest month (°C) during the early stage of rearing period	
	bio6_esrp	Minimum temperature of coldest month (°C) during the early stage of rearing period	
	bio12_esrp	Annual precipitation (mm) during the early stage of rearing period	
Habitat	Slope_max	Maximum slope (°)	European Environment Agency (EEA) under the framework of the Copernicus programme
	TRI	Slope (%) - derived from "alt" using ArcMap tool	
	TCD	Tree Cover Density (%) in 250m pixel, within 500m radius, 1km radius, 2km radius	
	TCD_500m		
	TCD_1km		
	TCD_2km		
	Open_5km	Proportion of open areas (%) within 5km radius, 10 km radius, 20 km radius	https://land.copernicus.eu/pan-european
	Open_10km		
	Open_20km		
	NDVI_rearing_5km	mean Normalized Difference Vegetation Index during the rearing period (april to august) within 5km radius, 10km radius and 20km radius	derived from 1km SPOT-VEGETATION data https://maps.elie.ucl.ac.be/CCI/viewer/index.php
	NDVI_rearing_10km		
	NDVI_rearing_20km		
	NDVI_prelaying	mean Normalized Difference Vegetation Index during the pre-laying period (december to february)	
	Cattle_5km	Cattle density (Cattle/km ²)	Gilbert et al., 2018b, 2018c, 2018d
	Cattle_10km		
Cattle_20km			
Small_ruminant_5km			
Small_ruminant_10km	Small ruminant density (Sheep+Goats /km ²)		
Small_ruminant_20km			
GHF	Global Human Footprint Index in 250m pixel, within 500m radius, 1km radius, 2km radius	Venter et al., 2016	
GHF_500m			
GHF_1km			
GHF_2km			

References

- Arrondo, E., M. Moleón, A. Cortés-Avizanda, J. Jiménez, P. Beja, J. A. Sánchez-Zapata, and J. A. Donazar. 2018. Invisible barriers: Differential sanitary regulations constrain vulture movements across country borders. *Biological Conservation* 219:46–52.
- Barbet-Massin, M., B. A. Walther, W. Thuiller, C. Rahbek, and F. Jiguet. 2009. Potential impacts of climate change on the winter distribution of Afro-Palaeartic migrant passerines. *Biology Letters* 5:248–251.
- Campbell, M. 2015. *Vultures: Their Evolution, Ecology and Conservation*.
- D’Elia, J., S. M. Haig, M. Johnson, B. G. Marcot, and R. Young. 2015. Activity-specific ecological niche models for planning reintroductions of California condors (*Gymnogyps californianus*). *Biological Conservation* 184:90–99.
- Duriez, O., A. Kato, C. Tromp, G. Dell’Omo, A. L. Vyssotski, F. Sarrazin, and Y. Ropert-Coudert. 2014. How Cheap Is Soaring Flight in Raptors? A Preliminary Investigation in Freely-Flying Vultures. *PLOS ONE* 9:e84887.
- 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* 37:4302–4315.
- Gilbert, M., G. Nicolas, G. Cinardi, T. P. Van Boeckel, S. O. Vanwambeke, G. R. W. Wint, and T. P. Robinson. 2018a. Global distribution data for cattle, buffaloes, horses, sheep, goats, pigs, chickens and ducks in 2010. *Scientific Data* 5:180227.
- Gilbert, M., G. Nicolas, G. Cinardi, T. P. Van Boeckel, S. Vanwambeke, W. G. R. Wint, and T. P. Robinson. 2018b, October 24. Global cattle distribution in 2010 (5 minutes of arc).
- Gilbert, M., G. Nicolas, G. Cinardi, T. P. Van Boeckel, S. Vanwambeke, W. G. R. Wint, and T. P. Robinson. 2018c, October 24. Global goats distribution in 2010 (5 minutes of arc).
- Gilbert, M., G. Nicolas, G. Cinardi, T. P. Van Boeckel, S. Vanwambeke, W. G. R. Wint, and T. P. Robinson. 2018d, October 24. Global sheep distribution in 2010 (5 minutes of arc).
- Harris, I., P. D. Jones, T. J. Osborn, and D. H. Lister. 2014. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. *International Journal of Climatology* 34:623–642.
- Jiguet, F., M. Barbet-Massin, and C. Damien. 2010. Predictive distribution models applied to satellite tracks: Modelling the western African winter range of European migrant Black Storks *Ciconia nigra*. *Journal of Ornithology* 152:111–118.
- Kendall, C. J., M. Z. Virani, J. G. C. Hopcraft, K. L. Bildstein, and D. I. Rubenstein. 2014. African Vultures Don’t Follow Migratory Herds: Scavenger Habitat Use Is Not Mediated by Prey Abundance. *PLOS ONE* 9:e83470.
- Margalida, A., R. Moreno-Opo, B. E. Arroyo, and A. Arredondo. 2011. Reconciling the conservation of endangered species with economically important anthropogenic activities: interactions between cork exploitation and the cinereous vulture in Spain: Anthropogenic activities and cinereous vulture conservation. *Animal Conservation* 14:167–174.
- Mihoub, J.-B., F. Jiguet, P. Lécuyer, B. Eliotout, and F. Sarrazin. 2014. Modelling nesting site suitability in a population of reintroduced Eurasian black vultures =*Aegypius monachus* in the Grands Causses, France. *Oryx* 48:116–124.

- Morán-lópez, R., J. M. Sánchez, E. Costillo, C. Corbacho, and A. Villegas. 2006. Spatial variation in anthropic and natural factors regulating the breeding success of the cinereous vulture (*Aegypius monachus*) in the SW Iberian Peninsula. *Biological Conservation* 130:169–182.
- O'Donnel, M. S., and D. A. Ignizio. 2012. Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States. Page 17. USGS Numbered Series, U.S. Geological Survey, Reston, VA.
- Ogutu, J. O., H.-P. Piepho, H. T. Dublin, N. Bhola, and R. S. Reid. 2008. Rainfall influences on ungulate population abundance in the Mara-Serengeti ecosystem. *Journal of Animal Ecology* 77:814–829.
- Pettorelli, N., S. Ryan, T. Mueller, N. Bunnefeld, B. Jedrzejewski, M. Lima, and K. Kausrud. 2011. The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): Unforeseen successes in animal ecology. *Climate Research* 46:15–27.
- Phipps, W. L., M. Diekmann, L. M. MacTavish, J. M. Mendelsohn, V. Naidoo, K. Wolter, and R. W. Yarnell. 2017. Due South: A first assessment of the potential impacts of climate change on Cape vulture occurrence. *Biological Conservation* 210:16–25.
- Scacco, M., A. Flack, O. Duriez, M. Wikelski, and K. Safi. 2019. Static landscape features predict uplift locations for soaring birds across Europe. *Royal Society Open Science* 6:181440.
- Skartsi, T., J. Elorriaga, and D. Vasilakis. 2010. Eurasian Black Vulture: the focal species of the Dadia-Lefkimi-Soufli forest National Park.
- Venter, O., E. W. Sanderson, A. Magrath, J. R. Allan, J. Beher, K. R. Jones, H. P. Possingham, W. F. Laurance, P. Wood, B. M. Fekete, M. A. Levy, and J. E. M. Watson. 2016. Global terrestrial Human Footprint maps for 1993 and 2009. *Scientific Data* 3:160067.
- Wilson, M. F. J., B. O'Connell, C. Brown, J. C. Guinan, and A. J. Grehan. 2007. Multiscale Terrain Analysis of Multibeam Bathymetry Data for Habitat Mapping on the Continental Slope. *Marine Geodesy* 30:3–35.

Appendix B. Environmental variables selection

The collinearity and influence of the explanatory variables were tested using a protocol adapted from Leroy et al. (2014) and Bellard et al. (2016).

First, we performed a hierarchical ascendant classification with a distance metric based on Spearman's rank correlation coefficient at a threshold of 0.7 (Dormann et al. 2013) to measure the correlation between bioclimatic variables and habitat variables separately. This resulted in six “correlation groups” for bioclimatic models and eight “correlation groups” for habitat models (Fig. B1).

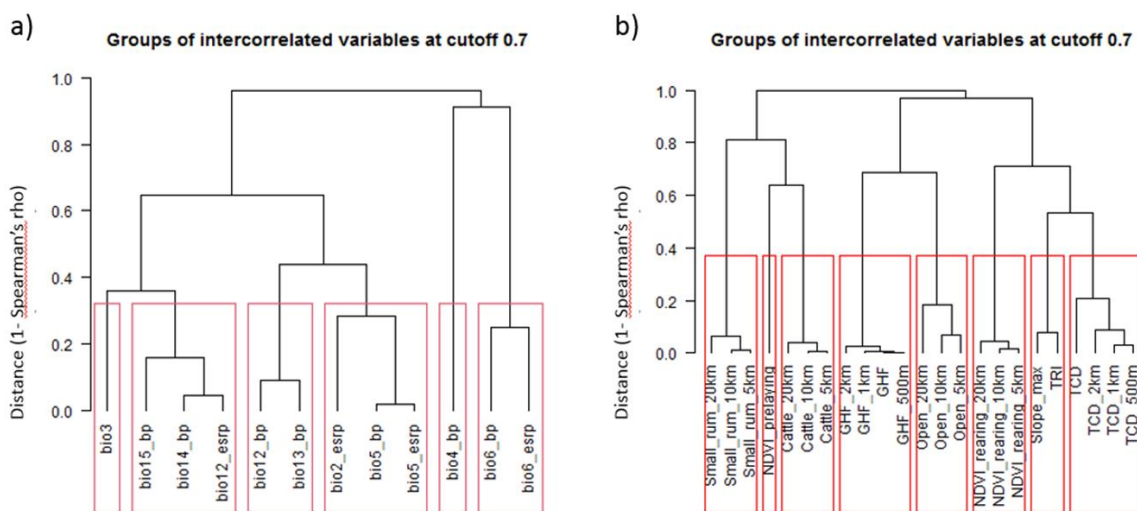


Figure B1: Environmental variables with groups of intercorrelated variables for bioclimatic models (a) and habitat models (b).

When two or more variables showed correlation values above this threshold, only one was retained by assessing the relative importance of each variables among these groups of intercorrelated variables using a first set of models. Next, we calibrated a second set of models to select the most important variables (variable importance >0.1) shaping the distribution of the species (Leroy et al., 2014) among the group of uncorrelated variables. This allowed for the identification of three non-collinear bioclimatic variables and two non-collinear habitat variables that significantly influenced the distribution of cinereous vultures' breeding sites (Fig. B2).

Each model was performed with three cross-validation runs, five random pseudo-absence selection runs in equal amount to the number of observation data and 20 variable importance runs.

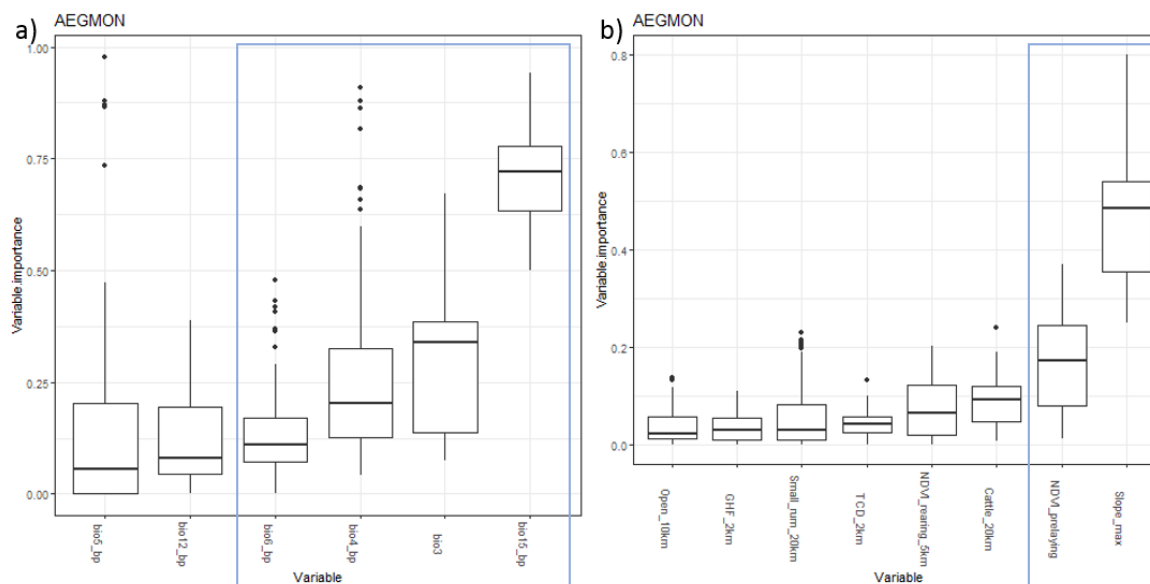


Figure B2: Environmental variables selected for bioclimatic models (a) and habitat models (b). Variables were selected if the variable importance was >0.1 (blue rectangles).

References:

- Bellard, C., B. Leroy, W. Thuiller, J.-F. Rysman, and F. Courchamp. 2016. Major drivers of invasion risks throughout the world. *Ecosphere* 7:e01241.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. G. Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell, and S. Lautenbach. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36:27–46.
- Leroy, B., C. Bellard, N. Dubos, A. Colliot, M. Vasseur, C. Courtial, M. Bakkenes, A. Canard, and F. Ysnel. 2014. Forecasted climate and land use changes, and protected areas: the contrasting case of spiders. *Diversity and Distributions* 20:686–697.

Appendix C. Block cross-validation

Cross-validation is a technique for evaluating predictive models. It partitions the data into k parts (folds), using one part for testing and the remaining ($k - 1$ folds) for model fitting. To account for spatial autocorrelation when evaluating models, a strategy is to split data spatially into blocks (Roberts et al. 2017).

We applied the block cross-validation method using the “block CV” package (Valavi et al. 2018) to separate the occurrence records into three cross-validation folds to account for spatial autocorrelation in the cinereous vulture breeding sites data. Overall, blocks are units of geographical area groupings with similar characteristics. Within these geographical units, all species data are treated together (e.g. allocated to the same fold of cross-validation). Several blocks could be allocated to one cross-validation fold. This package allows defining block sizes in relation to the autocorrelation range related to selected environmental variables (Fig. C1) and then it assigns the folds allowing distinguishing data for calibration (used in model fitting) from data for validation (testing), avoiding that they are spatially close. Under the Geographical filtration approach, the random selection of pseudo-absence was performed during this step and the assignment of folds is made from occurrence and pseudo-absence data (Fig. C2). Under the Environmental filtration approach, the assignment of folds is performed on occurrences only (Fig. C3).

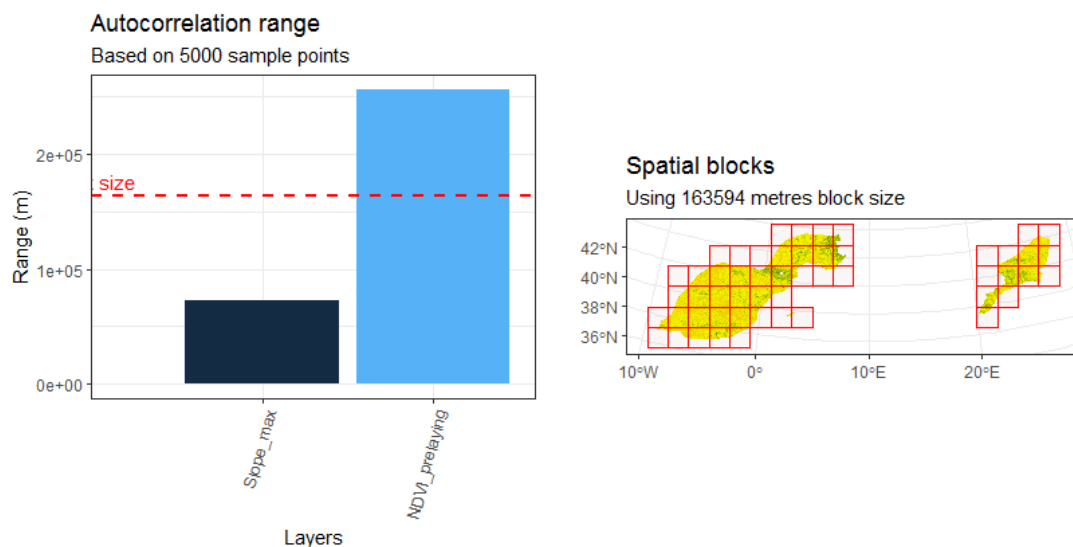


Figure C1: Graphic output from the package block CV showing: spatial autocorrelation ranges in input variables (here maximum slope “Slope_max” and Normalized Difference Vegetation Index during the pre-laying period “NDVI_prelying”, for habitat models); and corresponding spatial blocks (the selected block size is based on median spatial autocorrelation range across all input data). The dashed red line (left panel) correspond to the resolution of the blocks used to distinguish calibration data from validation data.

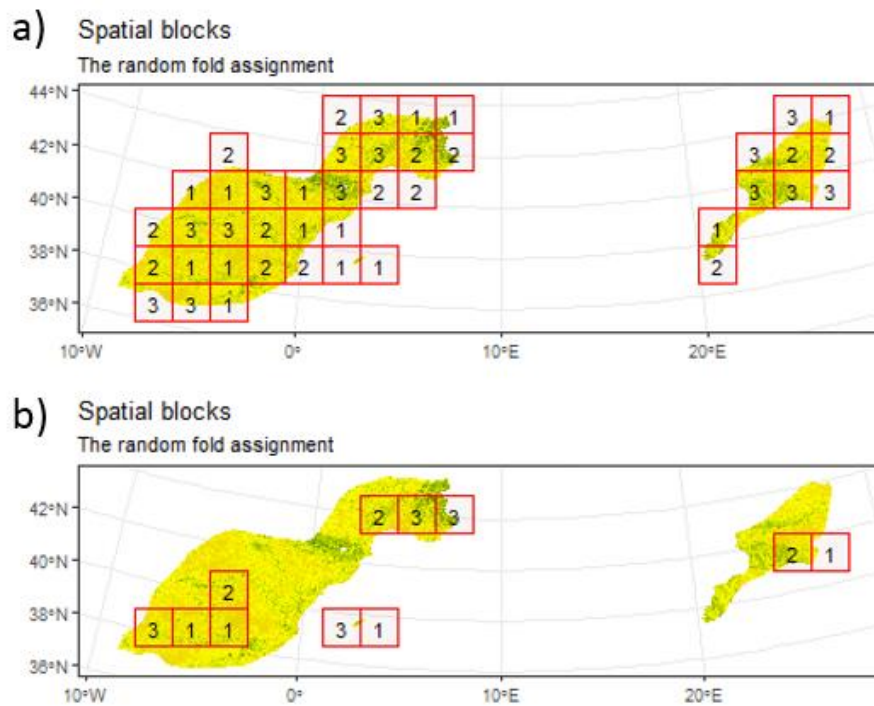


Figure C2: Example of separation into three cross-validation folds for the first pseudo-absence selection for habitat models under the Geographical filtration approach (a) and the Environmental filtration approach (b). The numbers in the blocks are fold numbers, showing allocation of blocks to folds.

References:

- Roberts, D. R., V. Bahn, S. Ciuti, M. S. Boyce, J. Elith, G. Guillera-Arroita, S. Hauenstein, J. J. Lahoz-Monfort, B. Schröder, W. Thuiller, D. I. Warton, B. A. Wintle, F. Hartig, and C. F. Dormann. 2017. Cross-validation strategies for data with temporal, spatial, hierarchical, or phylogenetic structure. *Ecography* 40:913–929.
- Valavi, R., J. Elith, J. J. Lahoz-Monfort, and G. Guillera-Arroita. 2018. blockCV: an R package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models. preprint, *Ecology*.

Appendix D. Environmental filtration

Example of pseudo-absences generation for the cinereous vultures' breeding sites for habitat models under the Environmental filtration approach.

The first step was to create the environmental space from habitat variables selected (i.e. Slope_max and NDVI_prelying, 250m resolution). To do this, we retrieved the raster values of each selected variable within the study area. We have defined an “environmental step” (i.e. an interval) to classify the pixel values into different classes for each of the variables (Fig. D1).

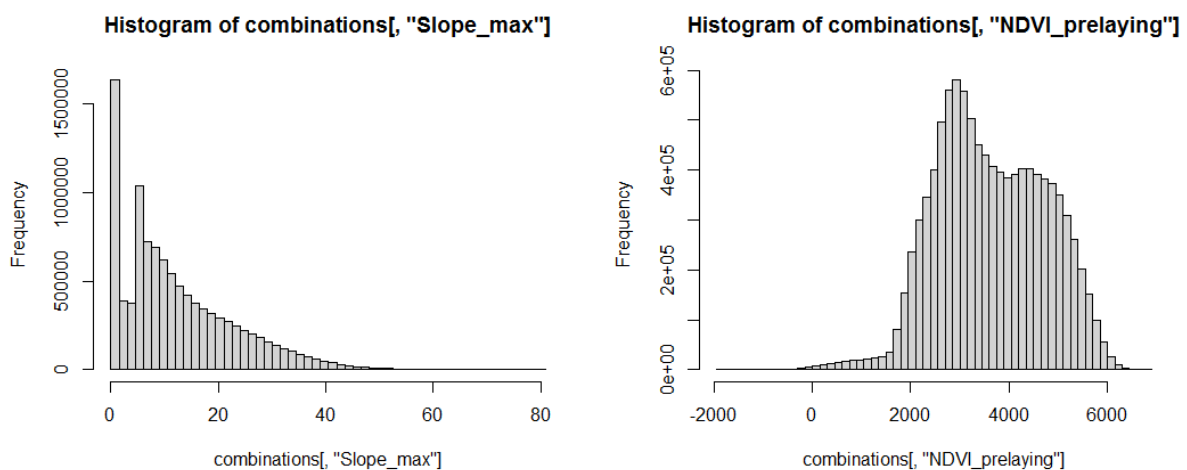


Figure D1: Distribution of pixels within each environmental “step” defined for Slope_max and NDVI_prelying.

The next step was to create the available environmental space by assembling all possible combinations of these two habitat variables (according to the defined environmental steps). Each point represents a unique condition that exists in the environmental space (Fig. D1 a). Then only one point of presence per environmental condition (full green dots) was retained within the restricted convex hull zone (in green, Fig. D1 b) and pseudo-absences (full purple dots) were selected outside the convex hull zone (in purple, Fig. D1 b).

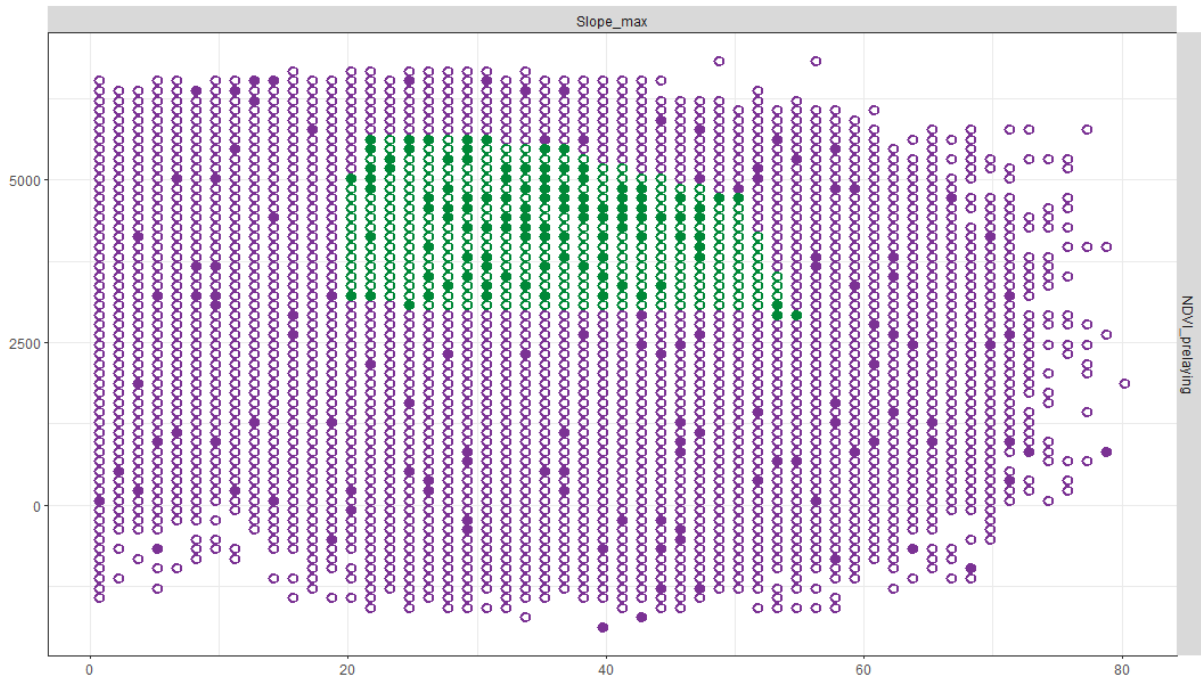


Figure D1: Environmental space in 2D. Each point represents a unique condition that exists in the environmental space. Suitable conditions located in the “restricted convex hull” are represented by empty green dots and species occurrences by full green dots, unsuitable conditions outside the restricted convex hull are represented by empty purple dots and pseudo-absences selected in this area by full purple dots.

Appendix E. Model performance

We evaluated the performance of the models in two steps. First, we retained only those models with a Boyce Index (Boyce et al. 2002, Hirzel et al. 2006) greater than 0.5 (Fig. E1). Then, among the retained models, we rejected models with bi-modal curves (Fig. E2) or flat responses (Fig. E3). In theory, response curves should be bell-shaped, unimodal and symmetric (Austin 2002).

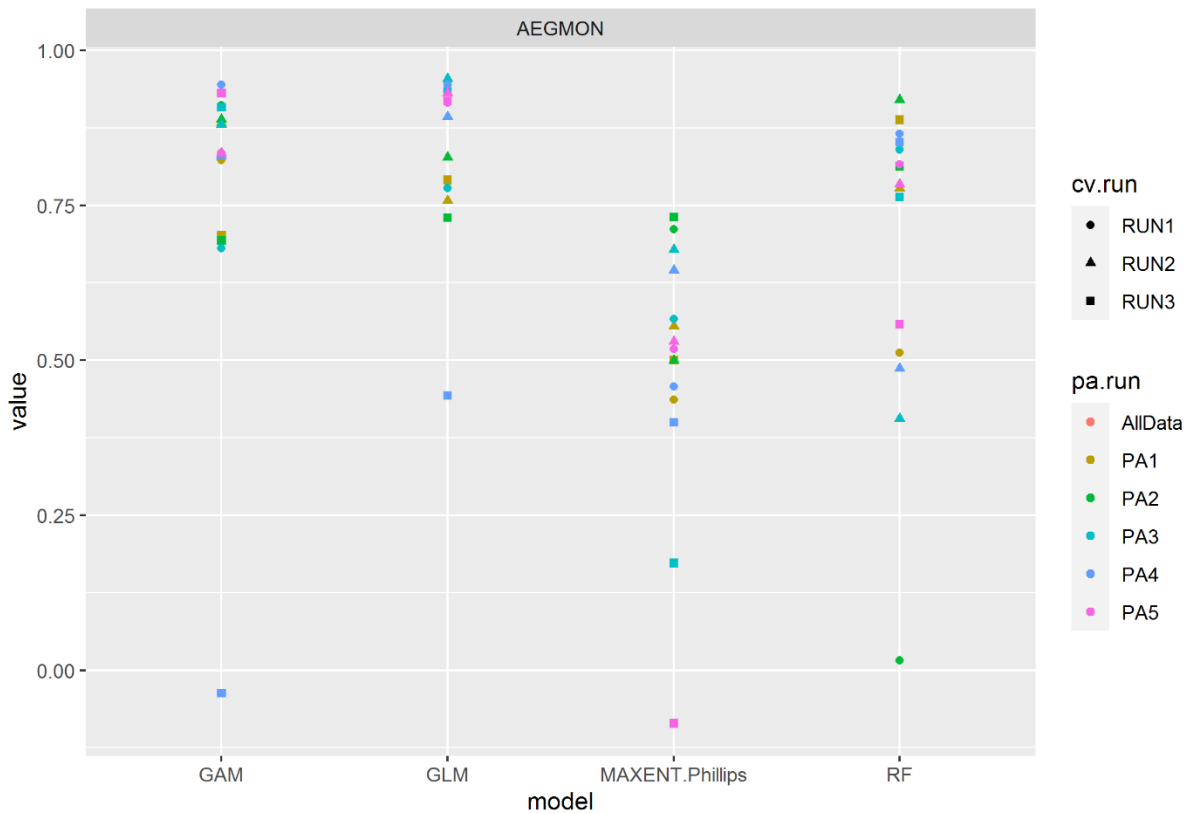


Figure E1: Boyce Index (value) for the 60 bioclimatic models (3 cross-validation runs “cv.run” x 5 pseudo-absences runs “pa.run” x 4 algorithms :GLM, GAM, RF and MaxEnt) under the Geographical filtration approach.

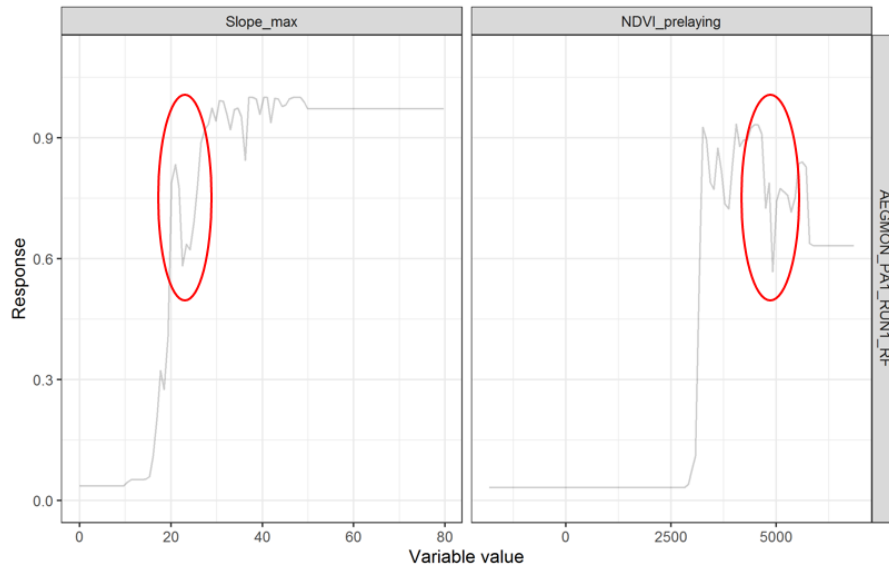


Figure E2: Example of a bi-modal response curve for one of the Random Forest (RF) models with a Boyce Index >0.5 (first cross-validation run for one pseudo-absence run, habitat model under the Geographical filtration approach).

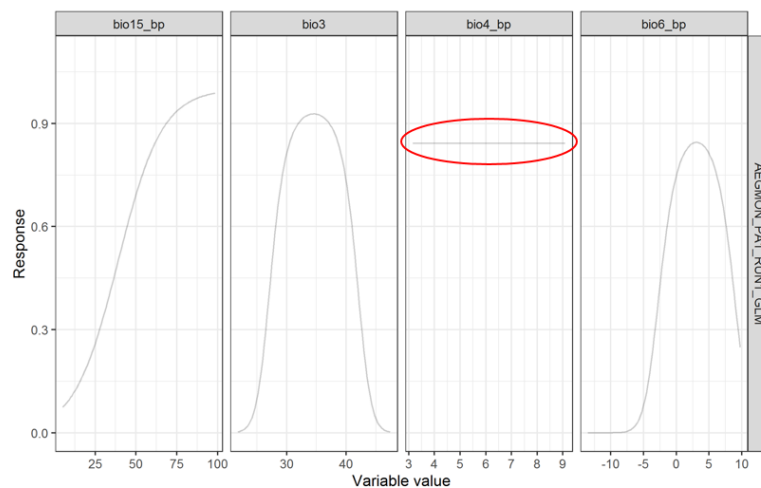


Figure E3: Example of a flat response in GLM model with a Boyce Index >0.5 (first cross-validation run for one pseudo-absence run, bioclimatic models under Geographical filtration approach).

References:

- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157:101–118.
- Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen, and F. K. A. Schmiegelow. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157:281–300.
- Hirzel, A. H., G. Le Lay, V. Helfer, C. Randin, and A. Guisan. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling* 199:142–152.

Annexe 3

Article 3. Modeling habitat connectivity to planning reintroductions: a case study with the cinereous vulture in Europe.

par

Victor Chauveau #, Typhaine Rousteau #, Aurélie Coulon, Olivier Duriez, Jean-Baptiste Mihoub, Louis Phipps, Philippe Helsen, Jef Dupain & François Sarrazin

These authors contributed equally to the work

Article en préparation

Ces travaux ont été effectués dans le cadre de la convention **MNHN SJ N°1034/19** avec un accord entre **The Royal Zoological Society of Antwerp (RZSA)** et le **Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN)**

Modeling habitat connectivity to planning reintroductions: a case study with the cinereous vulture in Europe.

Victor Chauveau^{1#}, **Typhaine Rousteau^{1#}**, Aurélie Coulon^{1,2}, Olivier Duriez², Jean-Baptiste Mihoub¹, Louis Phipps⁴, Philippe Helsen⁵, Jef Dupain⁵ & François Sarrazin¹

¹Sorbonne Université, MNHN, CNRS, CESCO, UMR 7204, CP135, 43 rue Buffon, 75005 Paris, France.

²Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS-Université de Montpellier-EPHE-Université Paul Valéry, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

⁴Vulture Conservation Foundation (VCF), Wuhstrasse 12, CH-8003 Zürich, Switzerland.

⁵Antwerp ZOO Foundation (AZF) - The Royal Zoological Society of Antwerp (RZSA), B-2018 Anvers, Koningin Astridplein 20-26, registre du commerce Anvers, TVA BE 0407 186 105, Belgium.

These authors contributed equally to the work

Corresponding author: typhaine.rousteau@gmail.com

The list of authors is not yet final. It will be modified according to the conditions mentioned in the data sharing agreement between all parties involved.

Abstract

Reconnecting the isolated breeding nuclei of cinereous vultures is a key objective for the conservation of the species in Europe. Indeed, population viability in part relies on dispersal of individuals and exchanges of genes among populations. One conservation strategy to enhance the global metapopulation connectivity is to establish new populations along ecological corridors, so that they can play a role of stepping-stone for vulture long-distance movements. To do so, it is necessary to infer the location of areas of highest connectivity among existing populations. Using radio-tracking data from 49 cinereous vulture breeding, born or reintroduced in Spain, Portugal, France, Greece and Bulgaria, we applied Integrated Step Selection Functions (iSSFs) to assess the effects of environmental variables on vulture large-scale movements and to create a landscape resistance map taking into account inter-individual variability in habitat selection during movement. Based on this landscape resistance map, we predicted movement corridors connecting all existing European cinereous vulture populations (native or reintroduced) using least-cost path analysis and circuit theory. The results of the two approaches were compared by a validation process. Our analyses identified potential corridors between vulture populations located along the Pyrenees and Alps mountains. Furthermore, results showed a relatively low connectivity between the French populations and the Greek one. Those first results, although requiring further analyses, confirm the need to increase connectivity between western and eastern populations. Vulture reintroductions near the Italian Alps, Slovenia and Croatia regions could facilitate vulture movements across Europe and thus connect French, Greek and future Bulgarian populations.

Keywords: metapopulation restoration, vultures, *Aegypius monachus*, integrated Step Selection Functions, functional connectivity.

Abstract

Reconnecting the isolated breeding nuclei of cinereous vultures is a key objective for the conservation of the species in Europe. Indeed, population viability in part relies on dispersal of individuals and exchanges of genes among populations. One conservation strategy to enhance the global metapopulation connectivity is to establish new populations along ecological corridors, so that they can play a role of stepping-stone for vulture long-distance movements. To do so, it is necessary to infer the location of areas of highest connectivity among existing populations. Using radio-tracking data from 49 cinereous vulture breeding, born or reintroduced in Spain, Portugal, France, Greece and Bulgaria, we applied Integrated Step Selection Functions (iSSFs) to assess the effects of environmental variables on vulture large-scale movements and to create a landscape resistance map taking into account inter-individual variability in habitat selection during movement. Based on this landscape resistance map, we predicted movement corridors connecting all existing European cinereous vulture populations (native or reintroduced) using least-cost path analysis and circuit theory. The results of the two approaches were compared by a validation process. Our analyses identified potential corridors between vulture populations located along the Pyrenees and Alps mountains. Furthermore, results showed a relatively low connectivity between the French populations and the Greek one. Those first results, although requiring further analyses, confirm the need to increase connectivity between western and eastern populations. Vulture reintroductions near the Italian Alps, Slovenia and Croatia regions could facilitate vulture movements across Europe and thus connect French, Greek and future Bulgarian populations.

Keywords:

Metapopulation restoration, vultures, *Aegypius monachus*, integrated Step Selection Functions, functional connectivity.

1. Introduction

Human-induced loss and fragmentation of natural habitats are among the main causes of biodiversity loss and ecosystem degradation worldwide (Fischer and Lindenmayer 2007, Newbold et al. 2016). The species that depend on remnants of native ecosystems (especially specialist species; Devictor et al. 2008), are constrained to take refuge in smaller and often isolated habitat patches, which can usually only support small local populations (Didham 2010). Wild animals living in such isolated, small populations face a higher risk of extinction due to environmental and demographic stochasticity, inbreeding depression (Lande 1988) or Allee effect (Caughley 1994). The persistence of such spatially structured populations or metapopulations is strongly linked to landscape connectivity, i.e. “the degree to which the landscape facilitates or impedes movement among resource patches” (Taylor et al. 1993; Hanski and Ovaskainen 2003; Rayfield et al. 2011, Beier et al. 2011). As a result, restoring and maintaining landscape connectivity is now widely recognized as a key target in biodiversity conservation (Haddad et al. 2003, Castellón and Sieving 2006).

For wide-ranging species, the creation of stepping stones (i.e. discontinuous patches of various sizes and spacing that can be used by individuals while moving between otherwise isolated patches) may be an appropriate conservation strategy to restore and/or increase landscape connectivity (Bennett 2003) and then population viability (Fischer and Lindenmayer 2002). In this context, reintroduction could be used to establish new local populations in vacant suitable patches that would act as stepping stones, to compensate for isolation between populations in fragmented landscapes (Armstrong and Ford 2019). They may contribute to increase connectivity and demographic and/or genetic exchange among populations, and thus to recreating functional networks within a metapopulation (La Morgia et al. 2011, Peters et al. 2015). For this type of strategy to be efficient, it is essential to identify the places where new populations would maximally contribute to linking existing populations (La Morgia et al. 2011). For this purpose, modelling connectivity and identifying the most likely movement corridors between existing populations have important conservation and reintroduction implications (e.g. in avian scavengers, D’Elia et al. 2019; in large carnivores, Peters et al. 2015) as they allow: (1) identifying barriers to movement and colonization, (2) predicting metapopulation connectivity, (3) identifying areas where conservation or protection measures may be needed, and (4) identifying whether the ongoing and planned reintroduction sites are ideally located.

As obligate scavengers and long-lived raptors, Old World vultures are among the most endangered bird species worldwide (“The avian scavenger crisis” 2016, McClure et al. 2018). Among them, the cinereous vulture (*Aegypius monachus*), the largest bird of prey across Europe, classified globally

as “near threatened” (Birdlife International 2020), was once widespread in southern Europe, but since the late 19th century it has declined dramatically and disappeared from most of its territory (Cramp and Simmons 1980). This species became extinct in several Mediterranean countries (e.g. Portugal, France, Italy; Cramp and Simmons, 1980), as a result of poisoning, hunting, habitat destruction and decrease of food supplies (Donázar et al. 2002, Poirazidis et al. 2004, Morán-López et al. 2006). Isolated breeding nuclei remained only in Spain and Greece (Botha et al., 2017). Thanks to conservation efforts to improve species protection, habitat protection and food availability (Moreno-Opo and Margalida 2014), or restoration programs (Mihoub et al. 2014, Stoyanov et al. 2020), the species is now slowly recovering (Birdlife International 2020). However, cinereous vultures remain absent from large portions of their historical range although planning efforts are underway to restore them to their former European range via release sites in northern Spain, in France (Ministère de l'Écologie 2011) and in Bulgaria (Stoyanov et al. 2020). The current distribution of the species is unbalanced, with 95% of the breeding populations of cinereous vultures concentrated in Spain (including the insular population of Mallorca), a relictual population in Greece and small breeding populations in Portugal (recent natural recolonization) and in France (three reintroduced nuclei). Since the establishment of reintroduced populations in Catalonia, exchanges are more common between Spanish and French populations (Ministère de l'Écologie 2011), but the Greek populations are still isolated and the viability of this population is dependent on conservation and reintroduction strategies (Andevski et al. 2017). One of the challenges for the long-term conservation of this species is therefore to determine how the populations are connected at a European scale and to locate recolonization sites that would allow re-establishing a connection between existing populations.

The aim of our study was to assess landscape connectivity for the cinereous vulture within their former range across central and southeast Europe, and which can then be used to identify where new populations would maximally contribute to linking existing populations, so as to inform the international conservation strategy for the species (e.g. Perzanowski et al. 2019). To meet these objectives, we first analyzed habitat selection during large-scale movements by cinereous vultures using Global Positioning System (GPS) data, using integrated Step Selection Functions (Fortin et al. 2005, Signer et al. 2019). This first step allowed us to assess the effect of relevant environmental variables on movement choices made by vultures. This information was then used to model connectivity in the study area through two approaches that are different in the way movement is characterized (Marrotte and Bowman 2017) and that can lead to different predictions (McClure et al. 2016): least-cost modelling (Least Cost Path, Adriaensen et al. 2003) and circuit theory (McRae et al. 2008). The accuracy and reliability of each approach was then assessed by a validation step

based on the comparison of connectivity predictions and a set-aside dataset of GPS locations of moving vultures. Finally, we drew conclusions and recommendations for improving connectivity between the European populations of cinereous vultures.

2. Material and methods

2.1. Species and study area

In Europe, the cinereous vulture breeds mainly in medium mountain ranges under Mediterranean or Continental influence. It is an arboreal raptor that builds its nest on the top of evergreen trees located on slopes or plains (Hiraldo and Donazar 1990). Cinereous vultures are able to cover large daily distances, typically foraging over areas $>1000 \text{ km}^2$ (e.g. $965 \pm 420 \text{ km}^2$ in Greece, Vasilakis et al. 2008; 1350 km^2 in Spain). Their diet consists in carcasses of large mammals (livestock and wild ungulates) and other smaller mammals (e.g. lagomorphs, carnivores, etc., Costillo et al. 2007). At the end of their dependency period, young vultures may exhibit erratic behavior and thus travel very long distances away from their place of birth within a few days (e.g. up to 1000 km in Spanish cinereous vultures, De la Puente et al. 2011). Vultures move exclusively by soaring/gliding flights to minimize energy expenditure (Duriez et al. 2014), using thermal uplifts (the rise of hot air above a surface heated by the sun) and orographic uplifts (wind diverted upwards when facing a hill or mountain). Favorable flying conditions hence depend on characteristics of the local weather and of the landscape (e.g. topography).

The study area encompassed the historic range of cinereous vulture across western, central and southeast Europe, extending from the Iberian Peninsula to Bulgaria (Fig. 1). A total of 22 populations was considered in this area (including a new release site forecasted in Bulgaria).

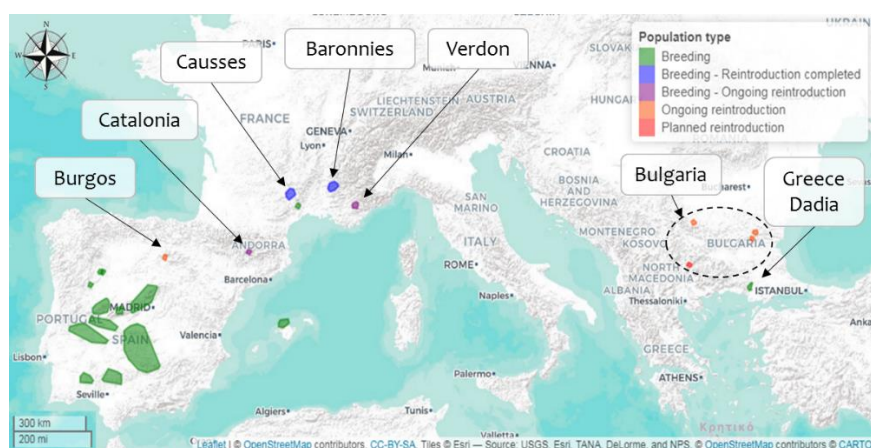


Figure 1: Extent of the study area and location of the 22 populations of European cinereous vultures considered in the study.

2.2. Movement data

Least-cost path and circuit theory modeling (as most current connectivity modeling approaches) are both based on a resistance raster of the target species, where resistance represents different types of constraints or costs to travel in the landscape. These may include the energy cost of travel, the physical resistance imposed by the landscape to travel, the risk of mortality, and/or the relative avoidance/preference of the species for different types of land cover (Zeller et al. 2012). We used GPS locations of individuals performing large-scale movements to infer the effect of environmental variables on movement choices of vultures and calculate a resistance raster on the basis of these effects.

We retrieved the GPS monitoring data of 119 cinereous vultures from five countries (Bulgaria, France, Greece, Portugal and Spain, Table 1), available on movebank: <https://www.movebank.org/>. Birds monitored by GPS are either reintroduced birds (mainly in France and Bulgaria), wild-born juveniles equipped at the nest, adult individuals captured using an aviary with a remote-controlled sliding door or a cannon-net, or injured individuals recovered at official wildlife recovery centers. The tracking devices were fixed with a non-abrasive Teflon harness with legloop method (harness at hip level) or as backpacks (harness at shoulder level) (Duriez et al. 2019). Tag weight varied from 25 to 85 grams (i.e. representing 0.3-1% of body weight).

GPS data were cleaned up (removing individuals monitored for less than 15 days, blank data, duplicate lines and outliers, i.e. steps with speed > 35m.s⁻¹) with the R package “move”.

Table 1: Movebank programs from which the data of this study are exploited.

Program on Movebank	Country	Number of tracked birds
Study - Black (Cinereous) vulture France - Ecotone transfer to O.Duriez	France	2
Black (Cinereous) vulture in France - National Action Plan	France	47
Cinereous Vulture (<i>Aegypius monachus</i>) spatial ecology and conservation	Greece	26
VCF_allCinereousVultures	Bulgaria	18
	Portugal	7
Aegypius monachus SamInfante Portugal	Portugal	2
Black Vulture in Spain-Migra Program in Spain*	Spain	17

* this program includes the birds of programs "Aegypius monachus JJiminez Andalucia" and "Aegypius monachus - Cinereous vulture Cabaneros NP" which led to a peer-reviewed publication (García-Herrera et al., 2012)

2.2.1. Identification of large-scale movements

The effect of environmental variables on animal movements can vary depending on the type of movements involved (e.g. routine movement vs. dispersal movement) (e.g. Zeller et al. 2014, Keeley et al. 2016, Maiorano et al. 2017). It is hence crucial that connectivity modeling is based on movement data of the relevant type, e.g. dispersal movements to model connectivity in a context

of range expansion. Our study aimed at modeling connectivity among populations that can be reached by individuals performing large-scale movements, such as movements performed during post-fledging or post-release emancipation, erratism or natal/breeding dispersal. We hence characterized and discriminated, for each individual, phases of large-scale movements vs. sedentary (including the routine movements an individual performs within a known and non-risky environment, Réale et al. 2007). To do so, we used a methodology developed and used by Tréhin et al. (in prep.) for a study on the post-fledging emancipation of bearded vultures (*Gypaetus barbatus*), which combines two methodological approaches by coupling a trajectory segmentation analysis (Lavielle 1999, 2005) with a net square displacement analysis (Bastille-Rousseau et al. 2016).

We first applied a segmentation method to each individual trajectory using the `segclust2D` algorithm available in R (package `segclust2D`, Patin et al. 2018). This method identifies the best segmentation of a given trajectory (i.e. time series of spatial locations) using specific variables. We fixed the number of clusters (i.e. movement categories) at two in order to discriminate sedentary from large-scale behaviors. The variable used to perform segmentation was the three-day displacement distance (“D3Days”), corresponding to the distance between the first position of a day (proxy of the location of the roost or nest) and the location three days earlier, more representative of the remoteness than if only one day was considered. However, homogeneous segment movement categories are discriminated based on relative behavioral changes in the trajectory of movement of each bird, leading to a problem of scale between individuals. To overcome this issue, we calculated the maximum D3Days over the entire monitoring period (D3Daysmax) for each individual in order to define absolute thresholds shared by all birds allowing reclassifying the segments according to three exploration statuses: sedentary, medium-distance movement and large-distance movement. Tréhin et al. (in prep.) also identified that some birds with medium- to long-distance movements were classified as sedentary under this approach because their movements were slow and spatially progressive. We therefore applied a second reclassification of all the segments based on the maximum Net Square Displacement (NSDmax): the square of the maximum distance between the positions at noon and that at noon on the first day for each day composing a segment; this variable provides information on the distance of an individual from a reference point. Based on a visual exploration of movements according to different thresholds, a segment was classified as movement when $D3Daysmax > 140$ km and $NSDmax > \sim 130$ km² - the segment was then classified as medium-distance movement - or $D3Daysmax > 300$ km and $NSDmax > \sim 300$ km² - the segment was then classified as long-distance movement (Fig. 2).

For the next steps, only those individuals which exhibited movement phases were kept and we excluded all segments classified as sedentary phases.

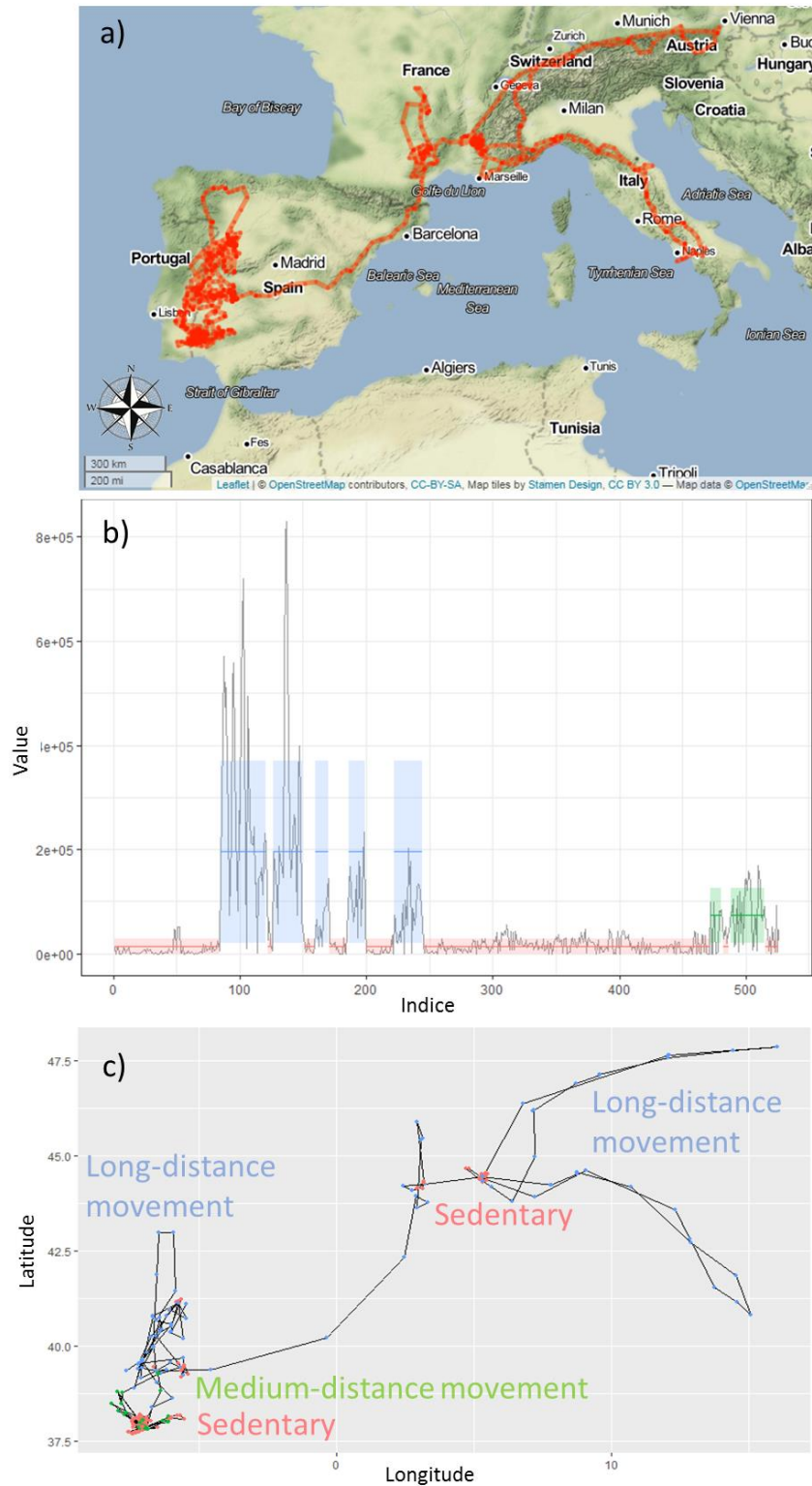


Figure 2: Example of segmentation for the individual "Abricot" (reintroduced in the French Alps). Panel a shows its trajectory. Panel b shows the D3Days variables for each segment ranked chronologically. Part c shows the trajectory with new statuses: sedentary (pink), medium-distance movement (green) and long-distance movement (blue).

2.2.2. Preparation of large-scale movement data

Because we were interested in how landscape structure influences cinereous vulture movements, we removed locations at night (vultures only travel during the day). Since the tracking programs did not share the same objectives (e.g. post-release monitoring of reintroduced individuals or study of the home range of breeding individuals), sampling rate was not standardized (varying from few seconds to several hours). Regular sampling rates are required for iSSFs, because selection is not scale invariant (Barnett and Moorcroft 2008, Signer et al. 2017), and thus, sampling rates should be similar for different animals in a given study (Signer et al. 2019). To homogenize our data set we resampled individual tracks to 1 hour with a tolerance of 10 minutes and excluded individuals with a mean fix rate > 1 hour. The majority of individuals (~85%) had a mean fix rate of 1 hour or less and these trajectories remain faithful to the path travelled when looking at high-resolution data as opposed to trajectories with fix rates of 1 hour or more. (Fig.3).

To avoid the inclusion of stopover sites, we removed from the set of large-scale movements those trajectories for which the cumulative daily distances were lower than 10 km. The remaining of the individual trajectories was segmented into bursts, which corresponded to one day. The bursts with < 2 steps were excluded from further analysis. We randomly selected 90% of the bursts to build the habitat selection models and the remaining 10% of the bursts were used for the validation of the connectivity analyses.

Tracking data management was done with the animal movement tool “amt” (Signer et al. 2019).

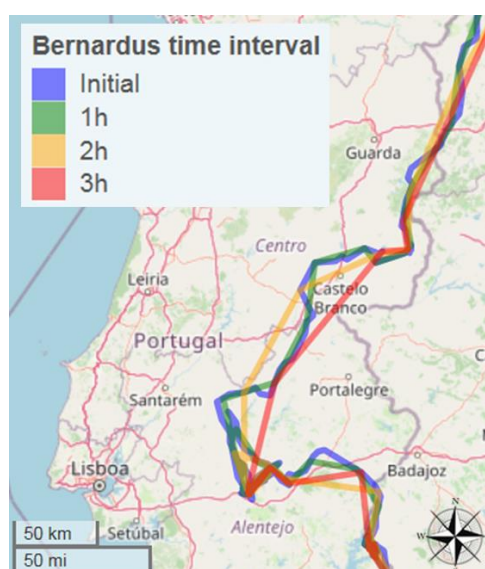


Figure 3: Bernardus trajectory according to different GPS sampling frequencies (initial time interval, i.e. 1 second; 1hour; 2 hours; 3 hours). A sampling frequency of 1h appears to catch a substantial level of details of the real trajectory.

2.3. Landscape descriptors

Movement patterns of soaring birds are shaped by the spatial and temporal availability and intensity of uplifts, which result from an interaction between local weather conditions and landscape structure. Therefore, we hypothesized that upward air movement would influence landscape resistance to movements for this species. We also hypothesized that cinereous vulture movements depend on the distribution of suitable terrestrial habitats: e.g. areas with low canopy cover, few water bodies, low human disturbance, rugged terrain and steep slopes. We hence considered a set of 10 environmental covariates related to (1) local thermal or orographic uplifts, such as local weather conditions and topography; these covariates were estimated at a resolution of 1 km; (2) landscape characteristics at a larger scale, such as topography, vegetation characteristics, water bodies and areas with human activities, that could influence the choice of trajectories by individuals; we estimated these covariates within a radius of 10 km around each pixel, given that vultures in flight have the visual acuity to perceive landscape features and resources at distances of up to 10 km (Spiegel et al. 2013, Lisney et al. 2013). These variables performed well in habitat selection analyses of large-scale movements of other vulture species (e.g. D'Elia et al. 2019).

We standardized these variables and evaluated the collinearity among them using Spearman's rank correlation coefficient. When two or more variables had correlation values above a threshold of 0.7 (Dormann et al. 2013), the variable most relevant to the biology of the species and the type of data used in these analyses was selected (Table 2, Appendix A).

Table 2: Landscape descriptors used in the iSSF models.

Variable	Description	Unit	Computing radius	Source
LOCAL_WIND	Mean wind speed at 200m elevation at local scale	m/s	1km	https://globalwindatlas.info/
LOCAL_SOLAR_april_june	Mean solar radiation between april and june at locale scale	$\text{kJ m}^{-2} \text{day}^{-1}$	1km	Fick, S.E. and R.J. Hijmans (2017) https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html
LOCAL_SLOPE_max	Maximum slope at local scale	°	1km	
LANDSCAPE_ELEVATION_mean	Mean elevation at landscape scale	m	10 km radius around each pixel	European Environment Agency (EEA) under the framework of the Copernicus programme
LANDSCAPE_TCD_mean	Mean Tree Cover Density (TCD) at landscape scale	%	10 km radius around each pixel	https://land.copernicus.eu/pan-european
LANDSCAPE_WATER_BODIES	Proportion of water bodies at landscape scale	%	10 km radius around each pixel	
LANDSCAPE_GHF_mean	Mean Global Human Footprint index at landscape scale (High value indicates high human activities)	index 0-50	10 km radius around each pixel	Venter et al. (2016) https://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/wildareas-v3-2009-human-footprint

2.4. Habitat selection during movements

To assess the influence of landscape features on cinereous vulture movements, we used integrated Step Selection Functions (iSSFs; Signer et al. 2019). iSSFs estimate the likelihood that an available spatial unit will be chosen by a moving individual as a function of environmental variables that characterize it. They are hence convenient models to build resistance rasters (Zeller et al. 2012, Thurfjell et al. 2014).

iSSFs analyze the steps of individuals, i.e. two consecutive locations of an animal. Their principle is to compare the environmental characteristics of the spatial units used by moving individuals with those they could have used (which were also available), and thus to highlight the elements of the environment that are avoided or selected by moving individuals. Available spatial units are estimated by the generation of random steps and the comparison of environmental characteristics at used vs available spatial units is made by conditional logistic regression (Fortin et al. 2005, Thurfjell et al. 2014). An iSSF takes the form:

$$\hat{w}(x) = \exp(\beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_i x_i) \quad (\text{Eq.1})$$

where β are the maximum likelihood coefficients for each landscape and movement descriptors x_i estimated from the conditional logistic regression. For each step, a score $\hat{w}(x)$ is estimated such that steps with the highest scores have higher probability of being selected (Fortin et al. 2005).

We generated 50 random steps for each observed step, with the function *random_steps* of the amt R package “amt” (Signer et al. 2019). Lengths were drawn from a gamma distribution with parameters estimated using maximum likelihood applied to the observed step-length distribution. Turning angles were distributed uniformly between $-\pi$ and π (i.e. von Mises distribution). Observed step length and turning angle distributions were generated separately for each individual. We then extracted the value of the covariates of interest at the end of each observed and random step. In addition to landscape descriptors, movement related covariates (i.e. step length, step length with logarithmic transformation and cosinus of turning angles) were also estimated and included in the full models. Including these variables allows a more accurate estimation of the parameters of environmental covariates (Avgar et al. 2016).

An iSSF model was developed for each of the vultures in order to take into account the existing inter-individual variability, as the choices in habitat selection can vary according to the personality of the individuals, their age, sex and also over time (Osipova et al. 2019, Perrig et al. 2020).

We performed a model selection for each individual in which we tested for all combinations between explanatory variables in an additive way. Only two variables were evaluated with interaction effect: the local wind speed and the local maximum slope. Then, the models were averaged with respect to their AICc weight (for each individual separately).

These analyses were performed on the R CoreTeam free software, mainly with the packages “survival” (Therneau et al., xxxx) for modeling with the *clogit* function and “MuMIn” for model selection and model averaging (Barton, 2017).

2.5. Resistance raster

iSSF models were then used to build resistance rasters. First, for each vulture, we applied the iSSF equations to the environmental variable rasters (multiplying the coefficients from the individual models to the associated variable raster and then summing the environmental rasters). This step provided individual rasters of $\text{Ln}(P/1-P)$, i.e. the logit of the relative probability of movement (P). We then applied an inverse logit function transformation to obtain rasters of the relative probabilities of movement (P) values to a range of 0-1. We then used these individual maps of habitat selection during movement to create the resistance maps. The relationship between habitat selection during movement and resistance can be considered as inverse in nature, but several forms of transformations exist. These are mainly transformations by the inverse function, by a negative linear function and by a negative exponential function (Keeley et al. 2016), each associated with different biological implications (ref). Indeed, in the cases of the inverse function and negative exponential transformation, resistance increases strongly for low and very low habitat selection values, but this resistance remains low if the moving habitat selection is medium or high (Fig. 4). In the case of a linear relationship, resistance increases linearly as habitat selection decreases. Previous studies suggest that the negative exponential relationship would be the one that gives the best estimates of resistance (Trainor et al. 2013, Keeley et al. 2016). However, in order to avoid making a strong assumption on the nature of this relationship, we used three alternative transformations: one linear and two negative exponentials. To do so, the following equation (Eq.2) was applied to the rasters of habitat selection during movement:

$$R = 100 - 99 * \frac{1 - e^{-1*HS}}{1 - e^{-c}} \quad (\text{Eq.2})$$

With R the resistance value, HS habitat selection during movement and c the parameter that allows the nature of the relationship to vary. We used $c=0.25$ (linear relationship), $c=4$ and $c=8$ (negative exponential relationships) (Fig. 4). Resulting resistance values vary between 1 and 100.

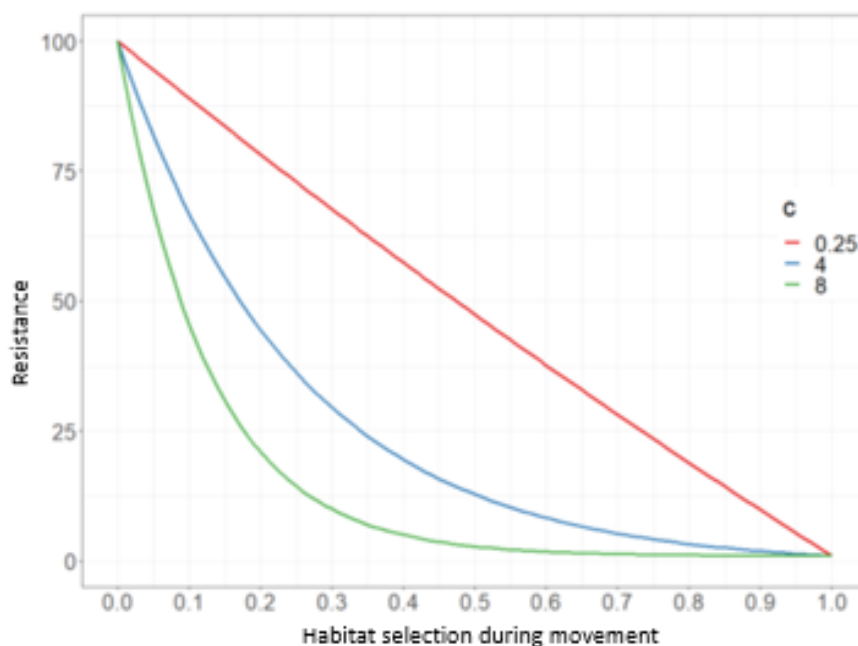


Figure 4: Relationship between resistance and habitat selection during movement as a function of the three values taken by parameter c in equation 2.

The individual resistance rasters were then combined to create a single mean resistance raster for the study area. In order to take into account the fact that the resistance estimate for an individual is more accurate in the areas it crossed, the average resistance was calculated through a spatial weighting of each individual resistance (Osipova et al. 2019). With this weighted averaging, the further an individual trajectory from a given raster cell, the lower the weight of its associated resistance value in the calculation of the average resistance in this cell. To do this, the GPS tracks of the vultures used to estimate the iSSFs were rasterized, and for each individual separately, rasters of the inverse of the distance of each pixel to the nearest point belonging to a trajectory were calculated. The distance values were then normalized over the set of individuals so that each pixel contained a value between 0 and 1 and the sum of all these rasters gave a value of 1 in each pixel. This normalization allowed the entire study area to be weighted equitably. Each individual weighting raster was then multiplied by its matching individual resistance raster and the sum of all these weighted resistance rasters provided the final average resistance map.

2.6. Functional landscape connectivity analyses

To model species movements across fragmented landscapes and to identify areas important for connectivity conservation, least-cost modelling (Least Cost Path, Adriaensen et al. 2003) and circuit

theory (McRae et al. 2008) have become increasingly popular (Marrotte and Bowman 2017). In the Least Cost Path (LCP) models, the algorithm calculates between two locations the path for which the sum of the costs (resistance) of the pixels crossed is the lowest. CircuitScape, a software based on circuit theory, was developed by McRae et al. (2008, 2016), who compared the movement of individuals in a landscape to the flow of electrons in an electrical circuit. In this model, an electric current propagates on the resistance map through the nodes that are the center of the pixels and through electrical resistors that correspond to the resistance values between two pixels. The result is a current density for each pixel in the study area. The value of current flowing through a resistor connecting two nodes is then equal to the number of individuals who, starting from the current source, e.g. a population, and moving in a random walk to reach the destination, would pass through this electrical resistor. It is therefore possible to identify areas of high connectivity when current values are high, as this indicates large flows of individuals. LCPs and circuit theory are different in the way movement is characterized (Marrotte and Bowman 2017) and can lead to different predictions (McClure et al. 2016). Most importantly, in contrast to circuit theory, the least-cost path model: (1) requires knowledge of the sources and destinations of individuals; (2) predicts that all individuals follow the same path (the one with the lowest cost), suggesting that individuals know their point of arrival, have perfect knowledge of the landscape that allows them to take this path at the lowest cost, and make the optimal choice of this best path; and (3) the generated path is 1 pixel wide, which, depending on the resolution, may be too narrow to be considered a corridor. Both methods have been widely used, and in our study we applied both of them and compared their outputs. In both cases, connectivity modeling was performed on each of the three resulting mean resistance maps (one for each equation transforming habitat selection maps into resistance maps), among the 22 polygons representing the positions of populations in Europe (Rousteau et al. in prep).

The Least Cost Path approach was carried out with Linkage Mapper in ArcGIS 10.6.1 software (McRae BH and Kavanagh DM 2011). The Linkage Pathways tool in Linkage Mapper provides not only the least-cost path between two population patches, but also the Least-cost path Map, which represents, for each pixel on the map, how much more expensive a path connecting two populations and passing through that pixel is than following the least-cost path. This implementation allows to overcome the third inconvenient of the LCPs outlined above, i.e. their unpractical narrowness. Linkage Mapper was used with the default options, the network layout method based on cumulative costs and Euclidean distances. Only "nearest neighbor" patches were connected together.

To perform the connectivity analysis based on circuit theory, the CircuitScape v5.0 software (McRae et al. 2016) implemented in Julia 1.3.1 18 (Anantharaman et al. 2019) was used. Each pixel was connected to the eight adjacent pixels and the "pairwise" mode was used, where each of the 22 identified population patches were connected to each other.

2.7. Validation of connectivity models

The results of connectivity models are rarely confronted with empirical data for validation, whereas this step seems essential to verify the predictions of the models and to be able to take relevant and reliable conservation measures. To test and compare the reliability of the different results of the connectivity models used in this study (2 modelling methods * 3 methods for converting habitat selection rasters into resistance rasters), two validation methods developed by McClure et al. (2016) were used. We also applied both validation methods to the results we got when running CircuitScape and Linkage Mapper on a homogeneous (null) resistance raster (i.e. equal resistance value across the entire map). This was to verify that the connectivity outputs reflect heterogeneity in the resistance rasters, and hence are the results of an effect of environmental variables on large-scale movements (vs. an effect of Euclidean distance alone).

2.8. Value at observed points

The first method determines the extent to which model results are in agreement with observed locations of moving individuals. If a model correctly predicts the movements of individuals, then GPS locations should be located in areas with the highest predicted connectivity values. To implement this analysis, the units of the connectivity maps obtained from the two models were modified to make them comparable. Connectivity values were converted to percentile values so that each map was divided into 100 equal parts, e.g. the 95th percentile groups included the 5% of the highest connectivity values in the map. Next, we calculated the percentile values of the GPS points set aside for validation (10% of the total bursts).

We used mixed linear regression to compare the values of the percentiles of the GPS points among the different types of models (least-cost path or circuit theory) and the type of transformation (the three resistance maps and the homogeneous map (null model)), tested in interaction. Finally, the nested structure of the data was accounted for by adding GPS point identity, nested within individual identity, as a random effect. All the analyses were performed using the lme4 package (Bates et al. 2015) in R 3.6.3.

2.9. Random path comparison

The second validation approach was to verify that the models predicted vulture movements better than random movements. The percentile values of pixels containing a GPS location were therefore compared with the percentile values of pixels containing randomly drawn positions. For each individual, the maximum convex polygon of its GPS locations (in the validation dataset) was calculated. Then a circle centered on the centroid of the polygon and which diameter was the greatest distance between two GPS locations of the considered individual was drawn. Then a set of points, equal to the number of points in the validation dataset, was drawn inside each circle and the percentile value of the pixels in which these points were located was extracted.

We used a mixed linear regression to compare the percentile value of the observed vs. random locations, with the type of model (CircuitScape or Linkage Mapper), the type of transformation used to obtain the resistance map, and the nature of the points (observed vs. random) as explanatory variables. The triple interaction between these three fixed effects was tested. Individual identity was integrated as a random effect.

For both validation methods, a selection of models based on the AICc was conducted by comparing the AICc, with the AICc function of the MuMIn package and retaining the model with the lowest AICc. A threshold of $\Delta AICc > 2$ was used to consider two models as significantly different.

The summary of the different steps of our methodology is presented in Figure 5.

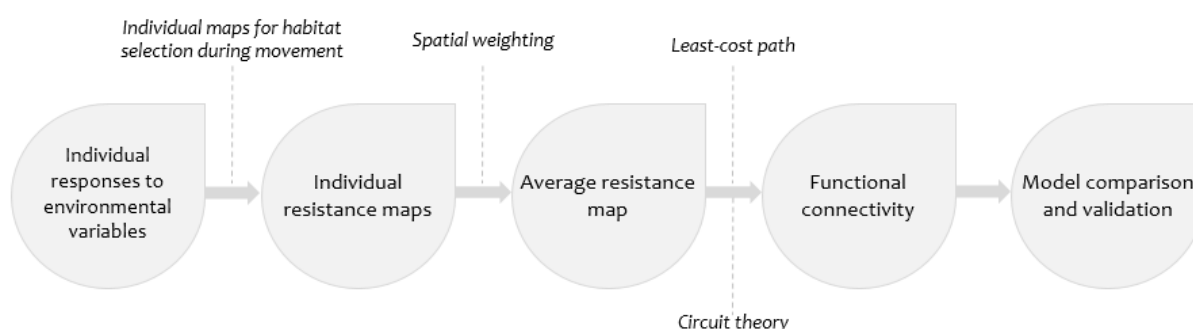


Figure 5: Summary diagram of the approach to modeling connectivity between cinereous vulture populations in Europe.

3. Results

3.1. Habitat selection – Training data

Connectivity modeling analyses were based on the exploration phases of 49 cinereous vultures (France n=25, Bulgaria n=13, Portugal n=7 and Spain n=1; Fig. 6 and Appendix B). The monitoring of

these birds covered the period 2015-2020 with an average monitoring of 207 days (± 214 days) per individual. This dataset represented a total of 46 586 GPS points, 720 steps (± 702 steps) and 65 bursts (± 62 bursts).

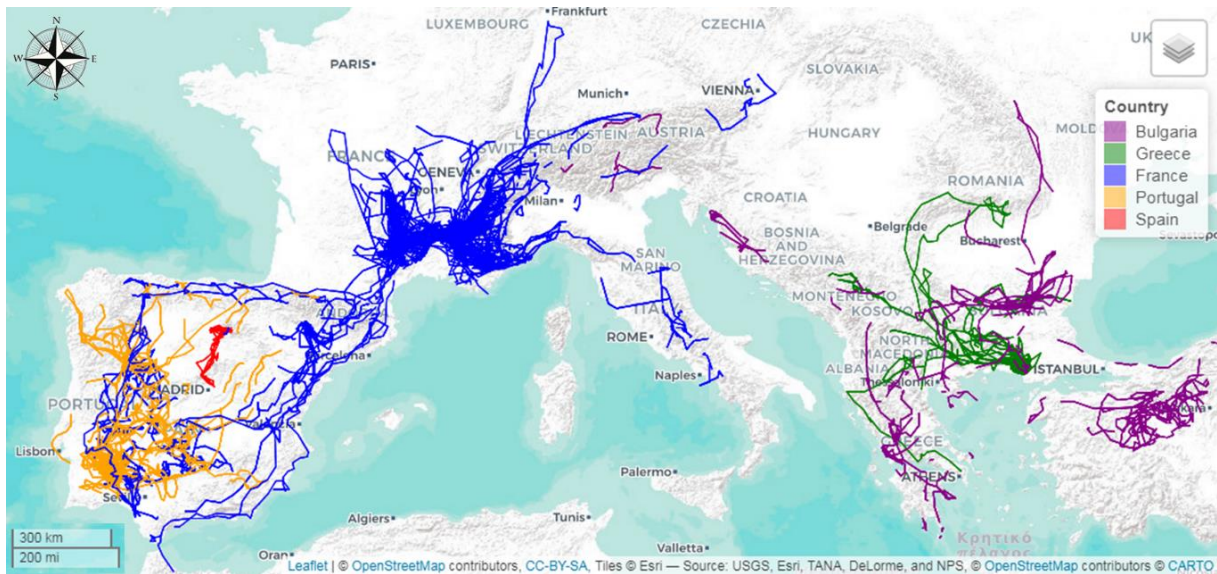


Figure 6: Representation of the movements (bursts) of the 49 cinereous vultures used in habitat selection analyses (iSSFs models).

3.2. Environmental features influencing vulture movements

The iSSF models revealed high inter-individual variability in habitat preferences (Fig. 7, Appendix C). At the local scale, maximum slope (LOCAL_SLOPE_max) was a significant explanatory variable with a positive estimate for most individuals (73% of individuals), and wind speed (LOCAL_WIND) was significant with a positive estimate for almost half of the individuals (47% of individuals). The interaction was not significant in the majority of cases. During large-scale movements, vultures hence usually favor areas with high wind speed and steep slopes. At the landscape scale (10 km radius), areas with high human activities (LANDSCAPE_GHF_mean) were significantly avoided by 37 % of individuals. The other selected variables did not have a major influence on the large-scale movements of the cinereous vultures.

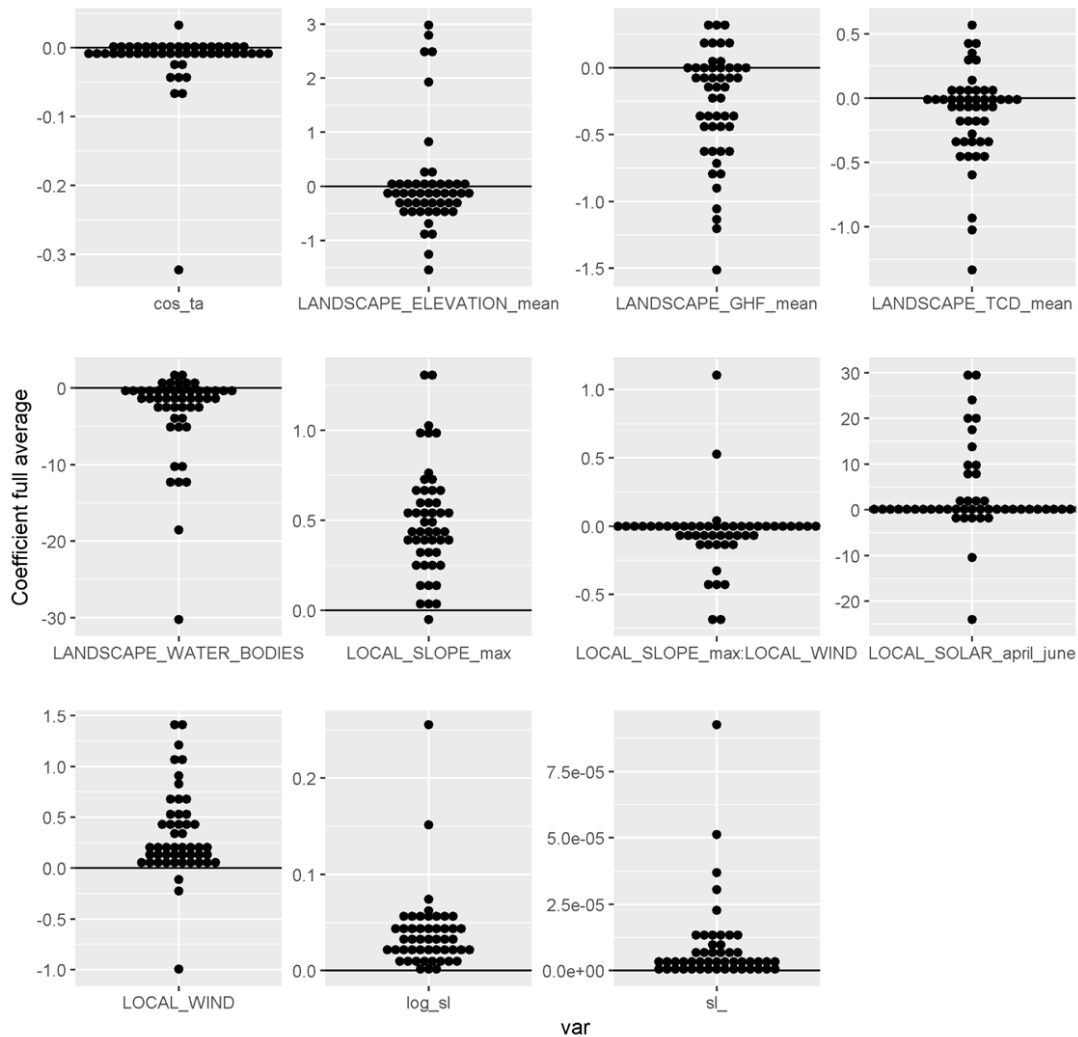


Figure 7: Conditional selection coefficients of landscape and movement predictors (var) from individual iSSF models. Each point represents an individual. A null coefficient means that the variable is not significant for the individual. A positive coefficient means that the variable is selected by the individual while moving while a negative coefficient means that the variable is avoided by an individual while moving.

3.2. Resistance of the landscape to large-scale movements

Given the inter-individual variability in the iSSF models, a high degree of heterogeneity was also found among individual maps of habitat selection during large-scale movements. The resistance map combining all individuals revealed that the most resistant areas to movements were large water bodies such as the sea or large lakes, as well as highly urbanized areas (Fig. 8). The least resistant areas were mountainous or hilly areas.

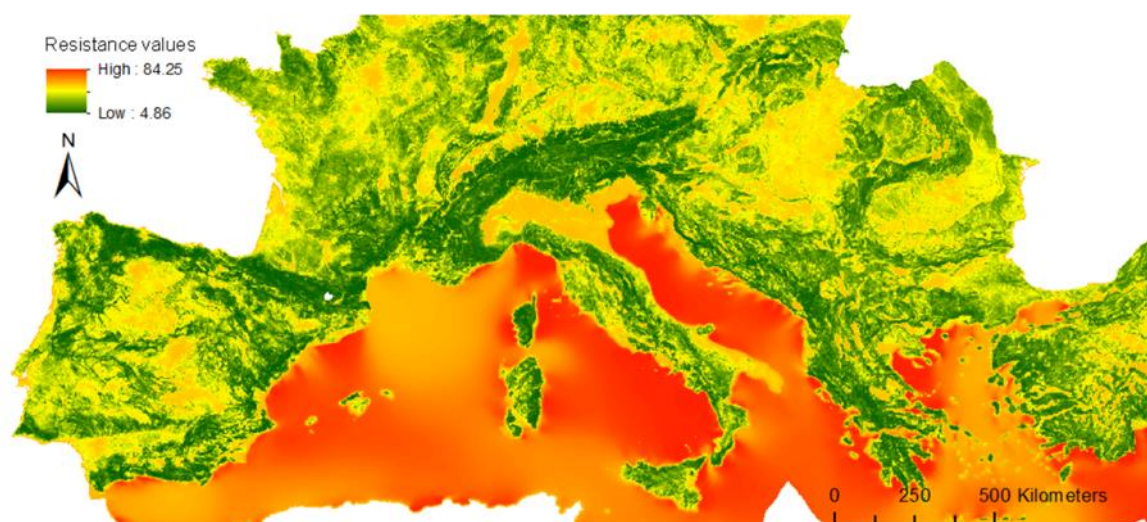


Figure 8: Map of landscape resistance to cinereous vulture large-scale movements. Map obtained from a negative linear relationship between habitat selection during movement and resistance.

The nature of the relationship used to transform habitat selection maps into resistance had a significant influence on the heterogeneity of resistance values in the overall map (Fig. 4, Appendix D). The linear relationship allowed maximum heterogeneity in the resistance values to be maintained. In the case of exponential relationships, the resistance values were homogenized. This was because the exponential assigns a low resistance value to the majority of medium or high habitat selection values, and very low habitat selection values take on high resistance values.

3.3. Connectivity analyses

3.3.1. Least-cost paths

Corridor widths were greater when connectivity modeling was performed on maps obtained with a negative exponential transformation (Fig. 9 and Appendix E). According to this modelling method, populations in Greece and Bulgaria with France are connected by a corridor running along the southern part of the Alps. In Spain, the corridors seem to converge towards the Pyrenees and along the Pyrenees to reach the populations located in the Grands Causses.

3.3.2. Circuit theory

For the analyses carried out using CircuitScape, for the three types of transformations used, connectivity values were high between relatively close populations, and current intensity values were diffuse between remote populations. The areas with high connectivity were larger when the analyses were performed on maps obtained with a negative exponential transformation (Fig. 10 and Appendix F). Overall, the results were consistent with those obtained using the least-cost path

method, with areas of high or medium current intensity being located in the same places as the corridors predicted by the previous method (Fig. 7). Thus, an area of medium connectivity connected the French and Balkanic populations via the Alps. The Pyrenees were an area of relatively high connectivity between the French and Spanish populations. Current intensity was quite high throughout the northern part of Spain. However, with this method, population of Mallorca did not appear to be connected to the mainland.

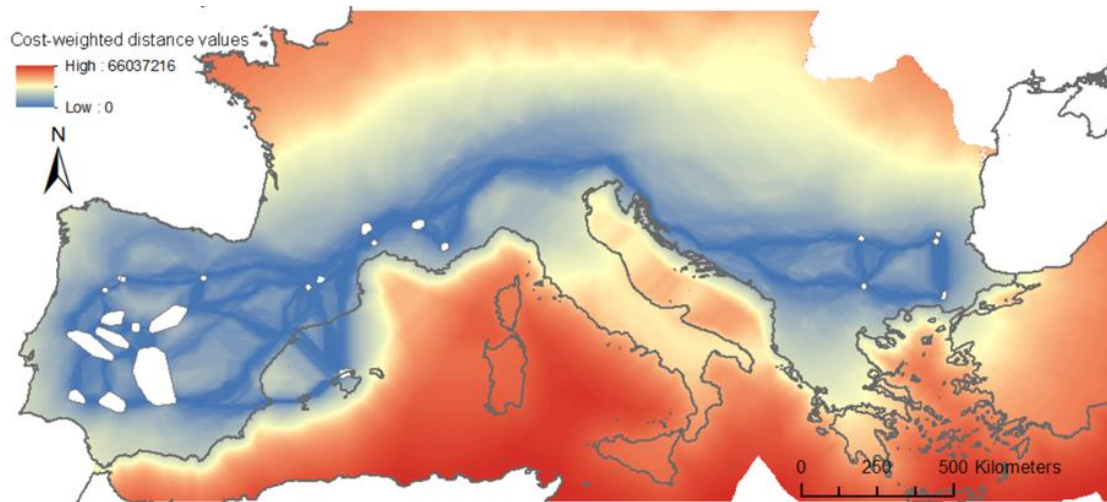


Figure 9: Least-cost paths connecting cinereous vulture populations. Analysis based on calculations made in Linkage Mapper, on a resistance map obtained from a negative linear relationship between habitat selection during large-scale movements and resistance. The colour gradient indicates cumulative cost distances with lower cost values in blue. The values are relative, representing how much more expensive it is to pass through a given pixel than to follow the least-cost path connecting two populations. Corridors correspond to the dark blue areas. At the periphery of the corridors, since the cumulative costs are higher, it is less likely that an individual will travel to the periphery rather than to the center of the corridor.

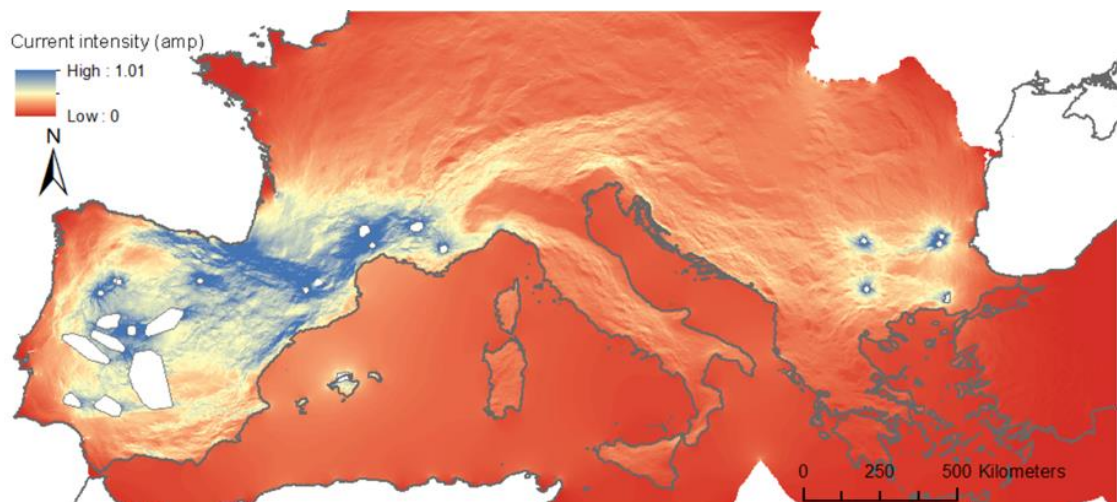


Figure 10: Connectivity map among cinereous vulture populations, based on circuit theory modeling. Analysis performed in CircuitScape, on resistance maps obtained from a negative linear relationship between habitat selection during large-scale movements and resistance. The color gradients at each point on the map represent the intensity of the simulated electric current, with higher intensities in blue.

3.4. Model Comparison and Validation

According to the first model validation method, which compared percentiles of predicted connectivity values at observed GPS locations among modeling approaches, both connectivity analysis models predicted paths significantly better than the null model (homogeneous resistance map). The difference was more pronounced in the case of the analysis performed with Linkage Mapper (Fig. 11). Model selection based on the AICc retained the interaction between the type of model and the transformation (Table G1 in Appendix G). Finally, it can be seen that the model based on least-cost paths was on average slightly better (mean percentile 88.25 ± 2.41) than the model based on circuit theory (mean percentile 85.21 ± 2.77) for predicting vulture movements for the three resistance maps used.

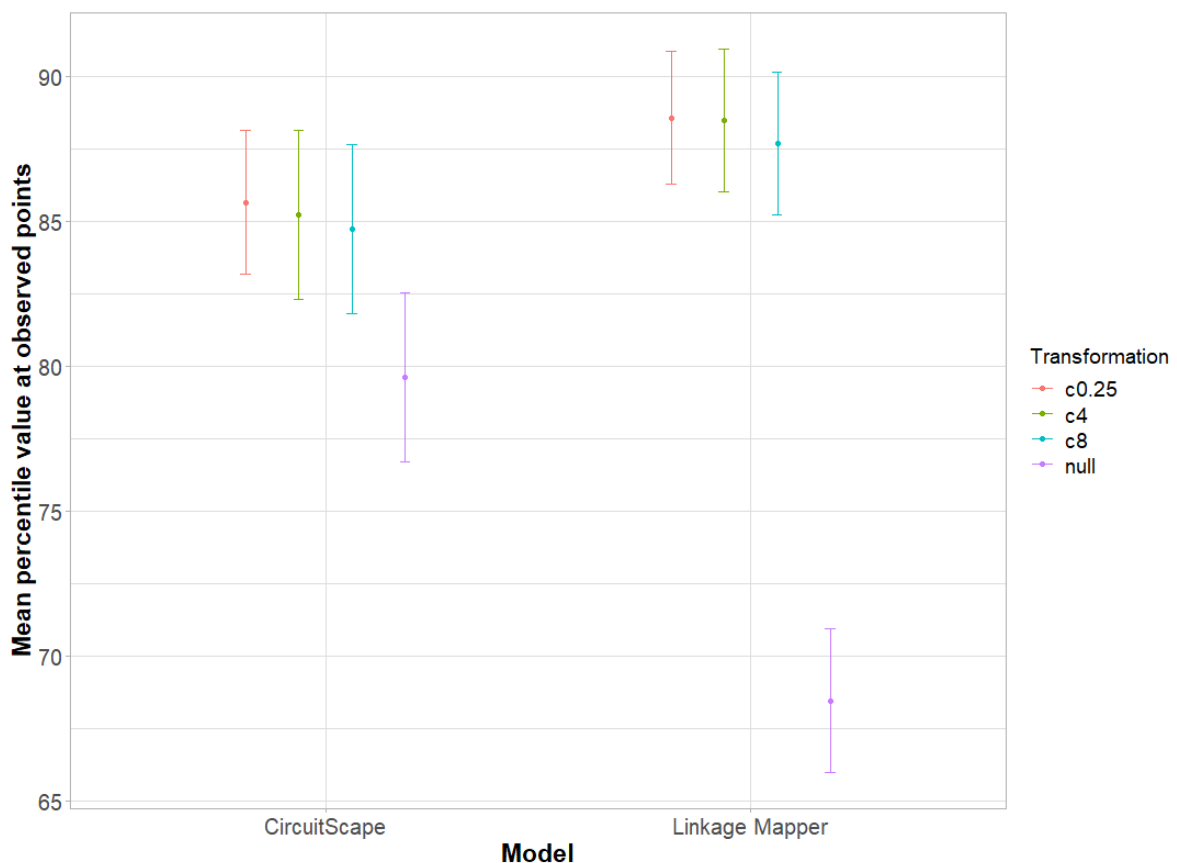


Figure 11: Predicted means and standard errors of the connectivity percentile values modeled by the two connectivity approaches (CircuitScape and Linkage Mapper), at the observed GPS points, as a function of the nature of the transformation used to obtain the resistance map. Null corresponds to a completely homogeneous resistance map. See Table H1 in Appendix H for detailed results.

The second comparison method verified that the concordance between the predicted corridors and the location of GPS points was not simply due to chance. Model selection based on the AICc did not retain the triple interactions but selected the three double interactions (type of model x type of transformation, type of model x nature of the points, nature of the points x type of

transformation; Table G2 in Appendix G). For both connectivity modeling approaches, the percentile values at the observed points were significantly higher than the percentile values at the randomly generated points (Linkage Mapper: 89.77 ± 2.28 vs. 78.95 ± 2.87 respectively; CircuitScape: 86.73 ± 3.08 vs. 77.91 ± 4.52 respectively) (Fig.12). This indicated that the models predicted vulture movements better than random movements. As with the first method of model validation, the least-cost path-based model was slightly better than the circuit theory-based model for predicting trajectories. + parler de l'effet du type de transformation, en interaction avec méthode connectivité

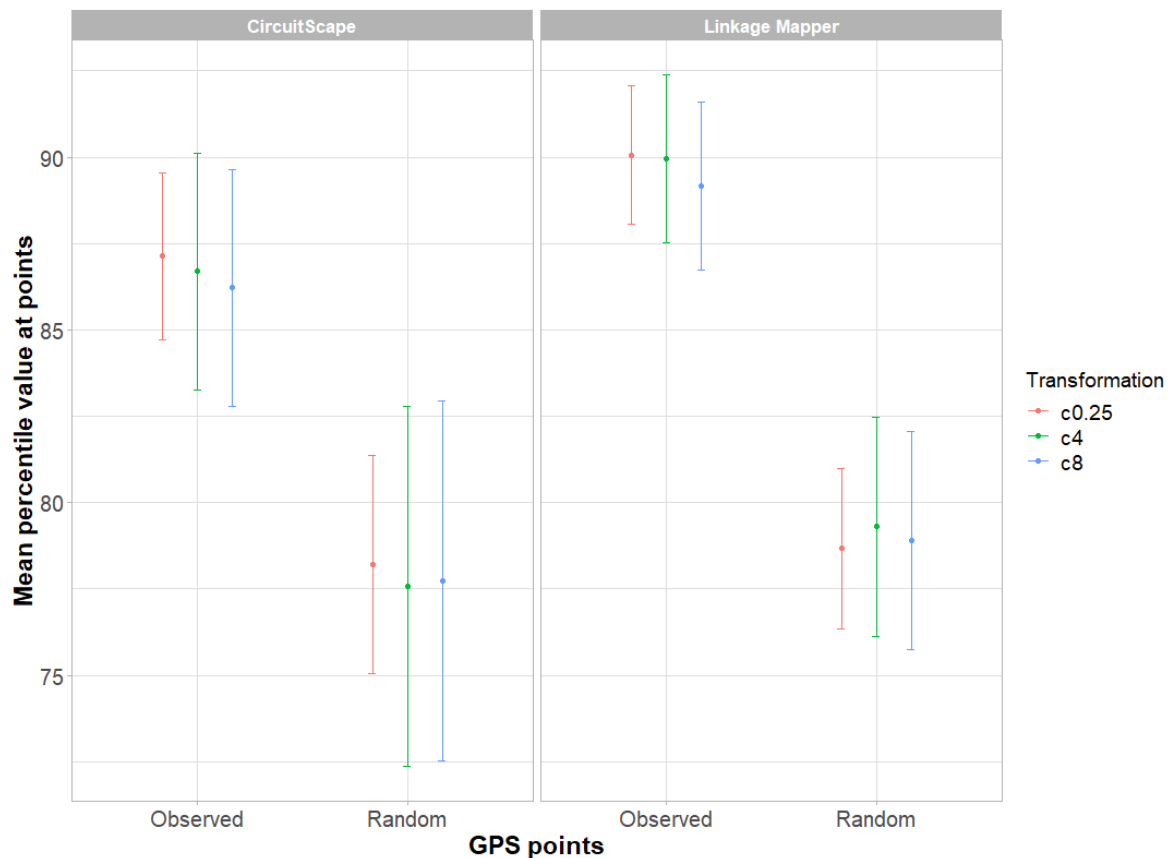


Figure 12: Means and standard errors of the percentile value of connectivity maps at observed or randomly drawn GPS points depending on the type of model used, CircuitScape or Linkage Mapper, and the transformation to obtain the resistance map. See Table H2 in Appendix H for detailed results.

4. Discussion

Connectivity modelling between populations is a field of research that has grown in importance in recent years, particularly because of conservation issues related to the dynamics of metapopulations, through the dispersal of individuals between populations. Connectivity between northern Spain and the French populations was quite high, which is consistent with the numerous

observations of Catalan vultures joining the French colonies or vice versa since the reintroduction of vultures in Catalonia (Ministère de l'Écologie, 2011). In contrast, connectivity between western European populations, especially the French ones, and the population in Greece was relatively low. These results are consistent with the rarity (or absence) of cases of cinereous vultures moving from France to the Balkans or vice versa. The greater connectivity associated with the mountain ranges was expected as conditions there are favorable for vulture movements. For example, among bearded vultures reintroduced in the Pyrenees and the Alps, movements along these massifs are regularly observed (Margalida et al. 2013). Among other variables, steep slopes are most favorable to the movements of the cinereous vultures. This is also what was recently highlighted in the California condor (D'Elia et al. 2019).

An essential component of connectivity modeling is the resistance rasters, that synthesize the effects of environmental variables on movements, and on which movement modeling is then performed. In our study, the resistance raster was based on an analysis of habitat selection of cinereous vultures performing large-scale movements. We tested and compared three relationships to convert habitat selection coefficients to resistance values. The results of connectivity modelling were very similar for the three relationships tested, although the validation approach suggested that the connectivity map derived from the linear relationship was slightly better (albeit not significantly). More qualitatively, the connectivity analyses performed on the linear resistance map better described the known movements between the French populations. Indeed, the connection between the Grands Causses and the Verdon populations was predicted to be made through the Baronnies, which is consistent with the observation of several cases of ringed vultures moving from the Grands Causses to the Verdon, passing through the Ardèche and then further north near the Baronnies (Duriez, pers. com.). In addition, several individuals originating from the Causses and the Verdon breed in the Baronnies and few birds from the Baronnies breed in the Verdon (Ministère de l'Écologie 2011). Our results are hence different from those in previous studies, which concluded that the estimation of resistance is more appropriate using a negative exponential relationship, especially for analyses based on GPS location data (Trainor et al. 2013, Keeley et al. 2016, Zeller et al. 2018). The exponential transformation attributes a low resistance to a large part of the landscape, therefore vultures could more easily cross less travel-friendly landscapes, which offers more possibilities on the location of potential corridors and thus greater connectivity.

Both methods of connectivity modeling were more effective in predicting cinereous vulture movements than a null model (which predicts movements that are not environment-dependent).

In addition, the second validation method showed that the fit between observed vulture trips and model predictions was not simply due to chance. These results are important because they validate the performance of models in predicting connectivity between populations. While they seem necessary to ensure that model predictions are consistent with observed data (McClure et al. 2016) and hence reliable for the implementation of measures to protect or restore connectivity, these validation methods are still seldom used in connectivity studies. This is probably due to the fact that it was, until recently, still difficult to get location data of moving individuals. The great development of this type of datasets should however make it possible to generalize the implementation of this step of validation of connectivity predictions.

The least-cost corridor approach appeared to be slightly better than that based on circuit theory for modelling the cinereous vulture connectivity. This is an interesting result because this method assumes that the moving animal knows its destination and has a perfect knowledge of the landscape, allowing it to follow the most efficient path. On the contrary, the circuit theory model assumes that the moving animal is naive, i.e. that it does not know the environment in which it moves. The adequacy of this assumption of landscape omniscience depends on the type of movement behavior that is modeled. For example, it is probably inaccurate for dispersing individuals, which generally move through unknown territories beyond their birth site (beyond the range of the exploration movements that they potentially made before dispersal). An example where the assumption of landscape omniscience could be realistic is migration. For example, it was shown that for reindeer, the model based on the least-cost path was more efficient than the model based on circuit theory in predicting the routes between wintering areas and fawn birth areas (Panzacchi et al. 2016). In the case of the cinereous vultures performing large-scale movements between populations, this better performance of the LCP approach was not predicted. It should be noted, however, that the least-cost path method used here, although based on the least-cost path algorithm, does not simply give a single path because it provides a spatially continuous representation of the cost of all possible paths linking two populations. This characteristic partly soothes out the assumption of landscape omniscience. The good performance of the cumulative cost distance method was previously made by Zeller et al. (2018).

Few studies have investigated connectivity between populations on such a large scale as the one presented in this study. One consequence of the large size of the study area is that individual vultures did not visit the entire study area, requiring the use of spatial weighting of individual resistance estimates. Estimating a good resistance map is an important step in connectivity studies since downstream analyses rely on it. The weighting method used here is effective in taking into

account the fact that a vulture did not travel through the entire study area and therefore the resistance estimate for that individual is best in the area it frequented. However, other methods could have been used but are much more complex to implement. For example, it would be interesting in the future to test a spatial weighting of the resistance maps according to the similarity of the landscape in which an individual moved. The size of the study area also triggered limitations for conducting connectivity analyses because computation times depend on the size of the rasters used. In the future, it would be interesting to test a third modeling method called Randomized Shortest Path (RSP) (Saerens et al. 2009, Panzacchi et al. 2016), which allows to create intermediate models between least-cost path and circuit theory. This model modulates the stochasticity in the movements of individuals by means of a probability parameter of following the least-cost path. Another potential improvement to our landscape connectivity modeling would be to also include the effect of non- environmental variables. For example, it is known that cinereous vultures follow griffon vultures on long journeys (Duriez, pers. com.). There is also a social attraction of erratic individuals towards vultures knowing the locations of feeding stations (Buckley 1997, Harel et al. 2017), and this factor may also influence vulture trajectories.

The aim of our study was to model connectivity among current European populations of cinereous vultures in order to decide where would be the most suitable sites for the reintroduction of new colonies of cinereous vultures that would act as stepping-stones among the current western and Greek populations. Based on our connectivity maps, sites located in the Italian Alps or in the region of Slovenia and Croatia might be good candidates. This area is already home to colonies of griffon vultures, which could facilitate the reintroduction of cinereous vultures. Moreover, such a site could create a bridge between the French population and those of Greece and Bulgaria. In the context of reintroduction planning, coupling habitat studies (Rousteau et al. in prep.) with connectivity studies has proven to be very useful in prioritizing reintroduction sites (e.g. D'Elia et al., 2019; Perzanowski et al., 2020). To make more reliable and accurate recommendations onto where to locate this type of “stepping-stone” reintroduced colonies, it however appears important to complement this connectivity modeling by quantitative approaches. For example, a powerful approach is based on graph theory, such as implemented in Graphab (Foltête et al. 2012). Graph theory would allow to identify the relative effect of alternative reintroduction sites in the overall connectivity of a network and hence assess the most suitable sites to maximize connectivity between populations (Ziolkowska et al. 2012).

The consideration of animal behavior for the success of wildlife reintroductions has been widely recognized in recent decades (Reading et al. 2010, Goldenberg et al. 2019). An animal's behavior is

a mediator between the animal and its environment, enabling it to adapt and improve its performance in a constantly changing environment (Berger-Tal and Saltz 2014). Reintroductions involve individuals bred in captivity (ex-situ conservation) or taken from wild populations (in-situ conservation) being placed in an environment totally unknown to them (Bell, 2014). In these new environments, obtaining information is essential for survival (Berger-Tal and Saltz 2014). Therefore, after their release, reintroduced animals should make exploratory movements aimed at constructing a spatial representation of the new environment in order to allow efficient resource use, avoidance of predators, location of mating, etc. (Bell, 2014; Berger-Tal and Avgar 2012). Dispersal from a release site after reintroduction may also be influenced by variations in habitat quality (Bennett et al. 2012), local population density, age and the translocation process etc. (Le Gouar et al. 2012). Without necessarily implying an increase in mortality, these movements may lead to local reintroduction failures and compromise the overall success of metapopulation restoration (Le Gouar et al., 2008; Mihoub et al., 2011). Therefore, a better understanding of the factors triggering post-release movements and habitat selection is essential to inform on the short-term settlement probabilities of focal reintroduced populations within the metapopulation, as well as in the longer term to assess the potential for future connections with other populations and the viability of the metapopulation as a whole. The iSSF models we used to study habitat selection by cinereous vultures on the move are highly appropriate in this context. Further analysis and comparison of intrinsic factors (e.g., age, sex, reintroduction/wildlife) would allow to identify whether categories of individuals move differently.

References

- Adriaensen, F., J. P. Chardon, G. De Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulinck, and E. Matthysen. 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64:233–247.
- Anantharaman, R., K. Hall, V. Shah, and A. Edelman. 2019. Circuitscape in Julia: High Performance Connectivity Modelling to Support Conservation Decisions. arXiv:1906.03542 [q-bio].
- Andevski, J., Tavares, J., Williams, N. P., Moreno-Opo, R., Botha, A. and Renell, J. 2017. Flyway Action Plan for the Conservation of the Cinereous Vulture (2017). CMS Raptors MOU Technical Publication No. 6. Coordinating Unit of the CMS Raptors MOU, Abu Dhabi, United Arab Emirates.
- Armstrong, D., and H. Ford. 2019. Using reintroduction to compensate for isolation in fragmented landscapes. Pages 155–165.
- Avgar, T., J. R. Potts, M. A. Lewis, and M. S. Boyce. 2016. Integrated step selection analysis: bridging the gap between resource selection and animal movement. *Methods in Ecology and Evolution* 7:619–630.
- Barnett, A. H., and P. R. Moorcroft. 2008. Analytic steady-state space use patterns and rapid computations in mechanistic home range analysis. *Journal of Mathematical Biology* 57:139–159.

- Barov, B., Derhé, M. 2011. Review of the Implementation of Species Action Plans of Threatened Birds in the European Union (2004–2010). Cambridge: BirdLife International.
- Barton, K. (2017). *MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1.*
- Bastille-Rousseau, G., J. R. Potts, C. B. Yackulic, J. L. Frair, E. H. Ellington, and S. Blake. 2016. Flexible characterization of animal movement pattern using net squared displacement and a latent state model. *Movement Ecology* 4:15.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67.
- Bell BD, 2014. Behavioral based management: Conservation translocations. In: Berger-Tal O, Saltz D ed. *Conservation Behavior: Applying Behavioral Ecology to Wildlife Conservation and Management.* Cambridge: Cambridge University Press, in press
- Bennett, A. F. 2003. Linkages in the landscape : the role of corridors and connectivity in wildlife conservation.
- Bennett, V. A., V. A. J. Doerr, E. D. Doerr, A. D. Manning, D. B. Lindenmayer, and H.-J. Yoon. 2012. Habitat Selection and Post-Release Movement of Reintroduced Brown Treecreeper Individuals in Restored Temperate Woodland. *PLoS ONE* 7:e50612.
- Berger-Tal, O., and T. Avgar. 2012. The Glass is Half-Full: Overestimating the Quality of a Novel Environment is Advantageous. *PLOS ONE* 7:e34578.
- Berger-Tal, O., and D. Saltz. 2014. Using the movement patterns of reintroduced animals to improve reintroduction success. *Current Zoology* 60:515–526.
- Birdlife International. 2020. Cinereous Vulture (*Aegypius monachus*) - BirdLife species factsheet. <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/cinereous-vulture-aegypius-monachus/refs>.
- Botha A, Andevski J, Bowden CGR, Gudka M, Safford RJ, Tavares J, Williams NP. 2017. Multi-species Action Plan to Conserve African-Eurasian Vultures. Coordinating Unit of the CMS Raptors MOU. *CMS raptors MOU technical publication 5. United Nations Environment Programme, Abu Dhabi, United Arab Emirates.*
- Buckley, N. J. 1997. Experimental Tests of the Information-Center Hypothesis with Black Vultures (*Coragyps atratus*) and Turkey Vultures (*Coragyps atratus*) and Turkey Vultures (*Cathartes aura*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41:267–279.
- Castellón, T. D., and K. E. Sieving. 2006. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology* 20:135–145.
- Caughley, G. 1994. Directions in Conservation Biology. *The Journal of Animal Ecology* 63:215.
- Costillo, E., C. Corbacho, R. Morán, and A. Villegas. 2007. THE DIET OF THE BLACK VULTURE AEGYPIUS MONACHUS IN RESPONSE TO ENVIRONMENTAL CHANGES IN EXTREMADURA (1970 - 2000):8.
- Cramp, S., and K. E. L. Simmons. 1980. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa : Stanley Cramp : 9780198548904.*
- De la Puente, J., A. Bermejo, J. C. Moral, A. Ruiz, I. Zuberogoitia, and J. E. Martínez. 2011. Juvenile dispersion, dependence period, phylopatry and breeding maturity age of the cinereous vulture. *Ecology and Conservation of European Forest-Dwelling Raptors*:270–280.

- D'Elia, J., J. Brandt, L. J. Burnett, S. M. Haig, J. Hollenbeck, S. Kirkland, B. G. Marcot, A. Punzalan, C. J. West, T. Williams-Claussen, R. Wolstenholme, and R. Young. 2019. Applying circuit theory and landscape linkage maps to reintroduction planning for California Condors. *PLOS ONE* 14:e0226491.
- Del Moral, J. C. (Eds.) 2017. *El buitre negro en España, población reproductora en 2017 y método de censo*. SEO/BirdLife. Madrid.
- Devictor, V., R. Julliard, J. Clavel, F. Jiguet, A. Lee, and D. Couvet. 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 17:252–261.
- Didham, R. K. 2010. *Ecological Consequences of Habitat Fragmentation*. Page eLS. American Cancer Society.
- Donazar, J. A., G. Blanco, F. Hiraldo, E. Soto-Largo, and J. Oria. 2002. Effects of Forestry and Other Land-Use Practices on the Conservation of Cinereous Vultures. *Ecological Applications* 12:1445–1456.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. G. Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell, and S. Lautenbach. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36:27–46.
- Duriez, O., R. Harel, and O. Hatzofe. 2019. Studying Movement of Avian Scavengers to Understand Carrion Ecology. Pages 255–274.
- Duriez, O., A. Kato, C. Tromp, G. Dell'Omo, A. L. Vyssotski, F. Sarrazin, and Y. Ropert-Coudert. 2014. How Cheap Is Soaring Flight in Raptors? A Preliminary Investigation in Freely-Flying Vultures. *PLOS ONE* 9:e84887.
- Fischer, J., and D. B. Lindenmayer. 2002. Small patches can be valuable for biodiversity conservation: two case studies on birds in southeastern Australia. *Biological Conservation* 106:129–136.
- Fischer, J., and D. B. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265–280.
- Foltête, J.-C., C. Clauzel, and G. Vuidel. 2012. A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. *Environmental Modelling and Software* 38:316–327.
- Fortin, D., H. L. Beyer, M. S. Boyce, D. W. Smith, T. Duchesne, and J. S. Mao. 2005. WOLVES INFLUENCE ELK MOVEMENTS: BEHAVIOR SHAPES A TROPHIC CASCADE IN YELLOWSTONE NATIONAL PARK. *Ecology* 86:1320–1330.
- Goldenberg, S. Z., M. A. Owen, J. L. Brown, G. Wittemyer, Z. M. Oo, and P. Leimgruber. 2019. Increasing conservation translocation success by building social functionality in released populations. *Global Ecology and Conservation* 18:e00604.
- Haddad, N., D. Bowne, A. Cunningham, B. Danielson, D. Levey, S. Sargent, and T. Spira. 2003. Corridor Use by Diverse Taxa. *Ecology* 84:609–615.
- Hanski, I., and O. Ovaskainen. 2003. Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology* 64:119–127.
- Harel, R., O. Spiegel, W. M. Getz, and R. Nathan. 2017. Social foraging and individual consistency in following behaviour: testing the information centre hypothesis in free-ranging vultures. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284:20162654.

- Hiraldo, F., and J. A. Donazar. 1990. Foraging time in the Cinereous Vulture *Aegypius monachus*: seasonal and local variations and influence of weather. *Bird Study* 37:128–132.
- Keeley, A., P. Beier, and J. Gagnon. 2016. Estimating landscape resistance from habitat suitability: effects of data source and nonlinearities. *Landscape Ecology* 31.
- La Morgia, V., E. Malenotti, G. Badino, and F. Bona. 2011. Where do we go from here? Dispersal simulations shed light on the role of landscape structure in determining animal redistribution after reintroduction. *Landscape Ecology* 26:969–981.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241:1455–1460.
- Lavielle, M. 1999. Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. *Stochastic Processes and their Applications* 83:79–102.
- Lavielle, M. 2005. Using penalized contrasts for the change-point problem. *Signal Processing* 85:1501–1510.
- Le Gouar, P., J.-B. Mihoub, and F. Sarrazin. 2012. Dispersal and habitat selection: behavioural and spatial constraints for animal translocations. *Reintroduction biology: integrating science and management*:138–164.
- Lisney, T. J., K. Stecyk, J. Kolominsky, G. R. Graves, D. R. Wylie, and A. N. Iwaniuk. 2013. Comparison of eye morphology and retinal topography in two species of New World vultures (Aves: Cathartidae). *Anatomical Record (Hoboken, N.J.: 2007)* 296:1954–1970.
- McRae BH, Kavanagh DM. 2011. Linkage Mapper Connectivity Analysis Software. The Nature Conservancy, Seattle, WA. Available from <http://www.circuitscape.org/linkagemapper>.
- Maiorano, L., L. Boitani, L. Chiaverini, and P. Ciucci. 2017. Uncertainties in the identification of potential dispersal corridors: The importance of behaviour, sex, and algorithm. *Basic and Applied Ecology C*:66–75.
- Margalida, A., M. Carrete, D. Hegglin, D. Serrano, R. Arenas, and J. A. Donazar. 2013. Uneven Large-Scale Movement Patterns in Wild and Reintroduced Pre-Adult Bearded Vultures: Conservation Implications. *PLOS ONE* 8:e65857.
- Marrotte, R. R., and J. Bowman. 2017. The relationship between least-cost and resistance distance. *PLOS ONE* 12:e0174212.
- McClure, C. J. W., J. R. S. Westrip, J. A. Johnson, S. E. Schulwitz, M. Z. Virani, R. Davies, A. Symes, H. Wheatley, R. Thorstrom, A. Amar, R. Buij, V. R. Jones, N. P. Williams, E. R. Buechley, and S. H. M. Butchart. 2018. State of the world's raptors: Distributions, threats, and conservation recommendations. *Biological Conservation* 227:390–402.
- McClure, M. L., A. J. Hansen, and R. M. Inman. 2016. Connecting models to movements: testing connectivity model predictions against empirical migration and dispersal data. *Landscape Ecology* 31:1419–1432.
- McRae, B. H., B. G. Dickson, T. H. Keitt, and V. B. Shah. 2008. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology* 89:2712–2724.
- McRae, B., V. Shah, and A. Edelman. 2016. Circuitscape: modeling landscape connectivity to promote conservation and human health.

- Mihoub, J.-B., K. Princé, O. Duriez, P. Lécuyer, B. Eliotout, and F. Sarrazin. 2014. Comparing the effects of release methods on survival of the Eurasian black vulture *Aegypius monachus* reintroduced in France. *Oryx* 48:106–115.
- Ministère de l'Écologie. *2e Plan National d'Actions en faveur du Vautour moine Aegypius monachus 2011-2016*. Août 2011.
- Morán-lópez, R., J. M. Sánchez, E. Costillo, C. Corbacho, and A. Villegas. 2006. Spatial variation in anthropic and natural factors regulating the breeding success of the cinereous vulture (*Aegypius monachus*) in the SW Iberian Peninsula. *Biological Conservation* 130:169–182.
- Moreno-Opo, R., and A. Margalida. 2014. Conservation of the Cinereous Vulture *Aegypius monachus* in Spain (1966–2011): a bibliometric review of threats, research and adaptive management. *Bird Conservation International* 24:178–191.
- Newbold, T., L. N. Hudson, A. P. Arnell, S. Contu, A. D. Palma, S. Ferrier, S. L. L. Hill, A. J. Hoskins, I. Lysenko, H. R. P. Phillips, V. J. Burton, C. W. T. Chng, S. Emerson, D. Gao, G. Pask-Hale, J. Hutton, M. Jung, K. Sanchez-Ortiz, B. I. Simmons, S. Whitmee, H. Zhang, J. P. W. Scharlemann, and A. Purvis. 2016. Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science* 353:288–291.
- Osipova, L., M. M. Okello, S. J. Njumbi, S. Ngene, D. Western, M. W. Hayward, and N. Balkenhol. 2019. Using step-selection functions to model landscape connectivity for African elephants: accounting for variability across individuals and seasons. *Animal Conservation* 22:35–48.
- Panzacchi, M., B. V. Moorter, O. Strand, M. Saerens, I. Kivimäki, C. C. S. Clair, I. Herfindal, and L. Boitani. 2016. Predicting the continuum between corridors and barriers to animal movements using Step Selection Functions and Randomized Shortest Paths. *Journal of Animal Ecology* 85:32–42.
- Patin, R., M.-P. Étienne, É. Lebarbier, S. Chamaillé-Jammes, and S. Benhamou. 2018. Identifying stationary phases in multivariate time-series for highlighting behavioural modes and home range settlements. [bioRxiv:444794](https://doi.org/10.1101/444794).
- Perrig, P., S. Lambertucci, J. Cruz, P. Alarcón, P. Plaza, A. Middleton, G. Blanco, J. Sánchez-Zapata, J. Donázar, and J. Pauli. 2020. Identifying conservation priority areas for the Andean condor in southern South America. *Biological Conservation* 243:108494.
- Perzanowski, K., B. Bleyhl, W. Olech, and T. Kuemmerle. 2019. Connectivity or isolation? Identifying reintroduction sites for multiple conservation objectives for wisents in Poland. *Animal Conservation*.
- Peters, W., M. Hebblewhite, M. Cavedon, L. Pedrotti, A. Mustoni, F. Zibordi, C. Groff, M. Zanin, and F. Cagnacci. 2015. Resource selection and connectivity reveal conservation challenges for reintroduced brown bears in the Italian Alps. *Biological Conservation* 186:123–133.
- Poirazidis, K., V. Goutner, T. Skartsi, and G. Stamou. 2004. Modelling nesting habitat as a conservation tool for the Eurasian black vulture (*Aegypius monachus*) in Dadia Nature Reserve, northeastern Greece. *Biological Conservation* 118:235–248.
- Reading, R., D. Kenny, J. Azua, T. Garrett, M. Willis, and T. Purevsuren. 2010. Ecology of Eurasian Black Vultures (*Aegypius monachus*) in Ikh Nart Nature Reserve, Mongolia. *Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei / Exploration into the Biological Resources of Mongolia*, ISSN 0440-1298.

- Réale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall, and N. J. Dingemanse. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 82:291–318.
- Saerens, M., Y. Achbany, F. Fouss, and L. Yen. 2009. Randomized Shortest-Path Problems: Two Related Models. *Neural Computation* 21:2363–2404.
- Signer, J., J. Fieberg, and T. Avgar. 2017. Estimating utilization distributions from fitted step-selection functions. *Ecosphere* 8:e01771.
- Signer, J., J. Fieberg, and T. Avgar. 2019. Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecology and Evolution* 9:880–890.
- Spiegel, O., W. Getz, and R. Nathan. 2013. Factors Influencing Foraging Search Efficiency: Why Do Scarce Lappet-Faced Vultures Outperform Ubiquitous White-Backed Vultures? *The American naturalist* 181:E102-15.
- Stoyanov, E., H. Peshev, G. Stoyanov, I. Ivanov, D. Parvanov, and A. Grozdanov. 2020. Past and Present State of the Cinereous Vulture (*Aegypius monachus*) and Feasibility Analysis for its Reintroduction in Bulgaria 2019:30–43.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein, and G. Merriam. 1993. Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos* 68:571–573.
- The avian scavenger crisis: Looming extinctions, trophic cascades, and loss of critical ecosystem functions. 2016. . *Biological Conservation* 198:220–228.
- Thurfjell, H., S. Ciuti, and M. S. Boyce. 2014. Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology* 2:4.
- Trainor, A. M., J. R. Walters, W. F. Morris, J. Sexton, and A. Moody. 2013. Empirical estimation of dispersal resistance surfaces: a case study with red-cockaded woodpeckers. *Landscape Ecology* 28:755–767.
- Vasilakis, D. P., K. S. Poirazidis, and J. N. Elorriaga. 2008. Range use of a Eurasian black vulture (*Aegypius monachus*) population in the Dadia-Lefkimi-Soufli National Park and the adjacent areas, Thrace, NE Greece. *Journal of Natural History* 42:355–373.
- Zeller, K. A., M. K. Jennings, T. W. Vickers, H. B. Ernest, S. A. Cushman, and W. M. Boyce. 2018. Are all data types and connectivity models created equal? Validating common connectivity approaches with dispersal data. *Diversity and Distributions* 24:868–879.
- Zeller, K. A., K. McGarigal, P. Beier, S. A. Cushman, T. W. Vickers, and W. M. Boyce. 2014. Sensitivity of landscape resistance estimates based on point selection functions to scale and behavioral state: Pumas as a case study. *Landscape Ecology* 29:541–557.
- Zeller, K., K. McGarigal, and A. Whiteley. 2012. Estimating landscape resistance to movement: A review. *Landscape Ecology* 27.
- Ziolkowska, E., K. Ostapowicz, T. Kuemmerle, K. Perzanowski, V. Radeloff, and J. Kozak. 2012. Potential habitat connectivity of European bison (*Bison bonasus*) in the Carpathians. *Biological Conservation* 146:188–196.

Appendices

Appendix A. Description of landscape predictors

Appendix B. Tracking data used in iSFFs models

Appendix C. Conditional selection coefficients of landscape predictors from individual iSFFs models

Appendix D. Maps of landscape resistance to cinereous vulture movements using other relationships between resistance and habitat selection during movement

Appendix E. Least-cost paths connecting cinereous vulture populations, from Linkage Mapper

Appendix F. Connectivity maps from CircuitScape

Appendix G. Selection tables of model validation methods

Appendix H. Detailed results of the selected models for the model validation methods

Acknowledgements

We would like to thank our partners who provided the data for this work. We would also like to thank the Vulture Conservation Foundation (VCF) for making it possible to retrieve the data internationally and to produce the data sharing approval documents.

Funding

The work presented in this report was carried out in the framework of funding proposed by Antwerp Zoo Foundation (AZF) and in partnership with the National Museum of Natural History (MNHN).

Data availability

All GPS data used in this study are available from Movebank.

Author contributions

All authors designed the study. OD and LP conducted the data sharing agreement. TR performed data preparation and habitat selection analyses (iSFFs only) and VC executed connectivity analyses and statistical analyses for model validation methods with contributions from AC, OD and JBM. VC and TR wrote the manuscript with contributions from AC, OD, JBM, LP and FR. All authors read and approved the final manuscript.

Appendix A. Description of landscape predictors

The variables were built at 1km resolution in Lambert azimuthal equal area (LAEA) projection (epsg: 3035) using R software ("R version 4.0.0 (2020-04-24)"). See Table A1 for a summary of landscape predictors.

Local features for soaring and gliding flight

At the local scale (1 km resolution per pixel), we have recreated the topographic and climatic variables that favor thermal and orographic uplifts. Mountainous terrain can create rising air for soaring vultures, as winds are deflected off cliffs and steep slopes (i.e., slope lift).

Landscape features for navigation

At the landscape scale (10 km radius around each 1 km pixel), we have reconstructed the variables used to guide the vultures during their movements with the hypothesis that relief areas with little tree cover density are conducive to movement and that areas with a high proportion of human activity and a high proportion of water bodies are unfavorable to movement.

Landscape descriptors construction steps

Overall, the environmental rasters were aggregated at 1km resolution if necessary and then resampled or reprojected (if the reference projection was different from the LAEA projection) to match the reference grid covering the study area. We then masked the areas outside the study area. For all the variables that did not have data in the Mediterranean Sea and other water bodies, we replaced NAs by zero to study the connectivity between continental Europe and the Mediterranean islands. Finally, we synchronized all NA between all the landscape descriptors rasters recreated.

Table A1: List of landscape descriptors and sources

Variable	Description	Unit	Source resolution	Source projection	Source
LOCAL_WIND	Mean wind speed at 200m elevation at local scale	m/s	0.0025	WGS84	https://globalwindatlas.info/
LOCAL_SOLAR_april_june	Mean solar radiation between april and june at locale scale	$\text{kJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$	~1km ²	WGS84	Fick, S.E. and R.J. Hijmans (2017) https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html
LOCAL_SLOPE_max	Maximum slope at local scale	°	25m	LAEA	
LOCAL_ELEVATION_max	Maximum elevation at local scale	m	25m	LAEA	
LANDSCAPE_ELEVATION_mean	Mean elevation at landscape scale	m	25m	LAEA	
LOCAL_TRI_max	Maximum Terrain Ruggedness Index (TRI) at local scale	index (the higher the value, the steeper the area)	25m	LAEA	European Environment Agency (EEA) under the framework of the Copernicus programme https://land.copernicus.eu/pan-european
LANDSCAPE_TRI_mean	Mean Terrain Ruggedness Index at landscape scale	index (the higher the value, the steeper the area)	25m	LAEA	
LANDSCAPE_TCD_mean	Mean Tree Cover Density (TCD) at landscape scale	%	100m	LAEA	
LANDSCAPE_WATER_BODIES	Proportion of water bodies at landscape scale	%	100m	LAEA	
LANDSCAPE_GHF_mean	Mean Global Human Footprint index at landscape scale (High value indicates high human activities)	index 0-50 (the the higher the value, the more the area is subject to human activities)	1km	Mollweide projection	Venter et al. (2016) https://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/wildar/eas-v3-2009-human-footprint

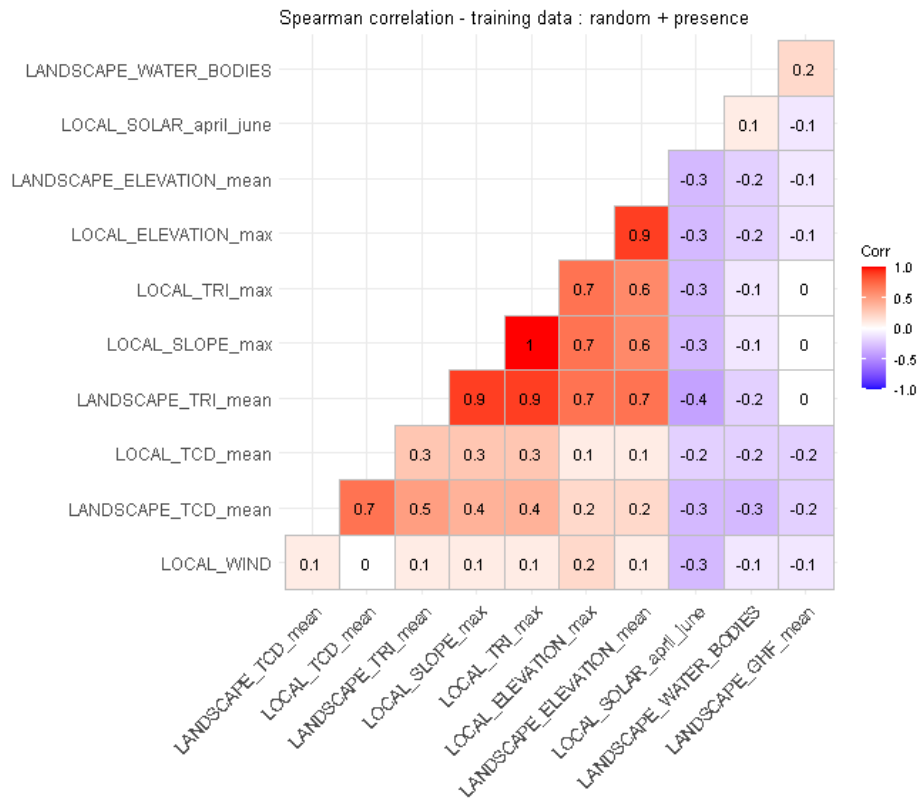


Figure A1: Spearman correlation coefficient between the 10 landscape descriptors.

Topographic variables at local and landscape scales are highly correlated with one another (Fig. A1). Among them, we kept one variable at the landscape scale (LANDSCAPE_ELEVATION_mean) because the degraded trajectories at one point per hour are more representative of the variables that will be used for navigation (i.e. at the landscape level). At the local scale, we kept the maximum slope (LOCAL_SLOPE_max) since it is a variable that undergoes the least transformation (TRI is derived from elevation by the *terrain* function) and that it is easily interpretable and measurable.

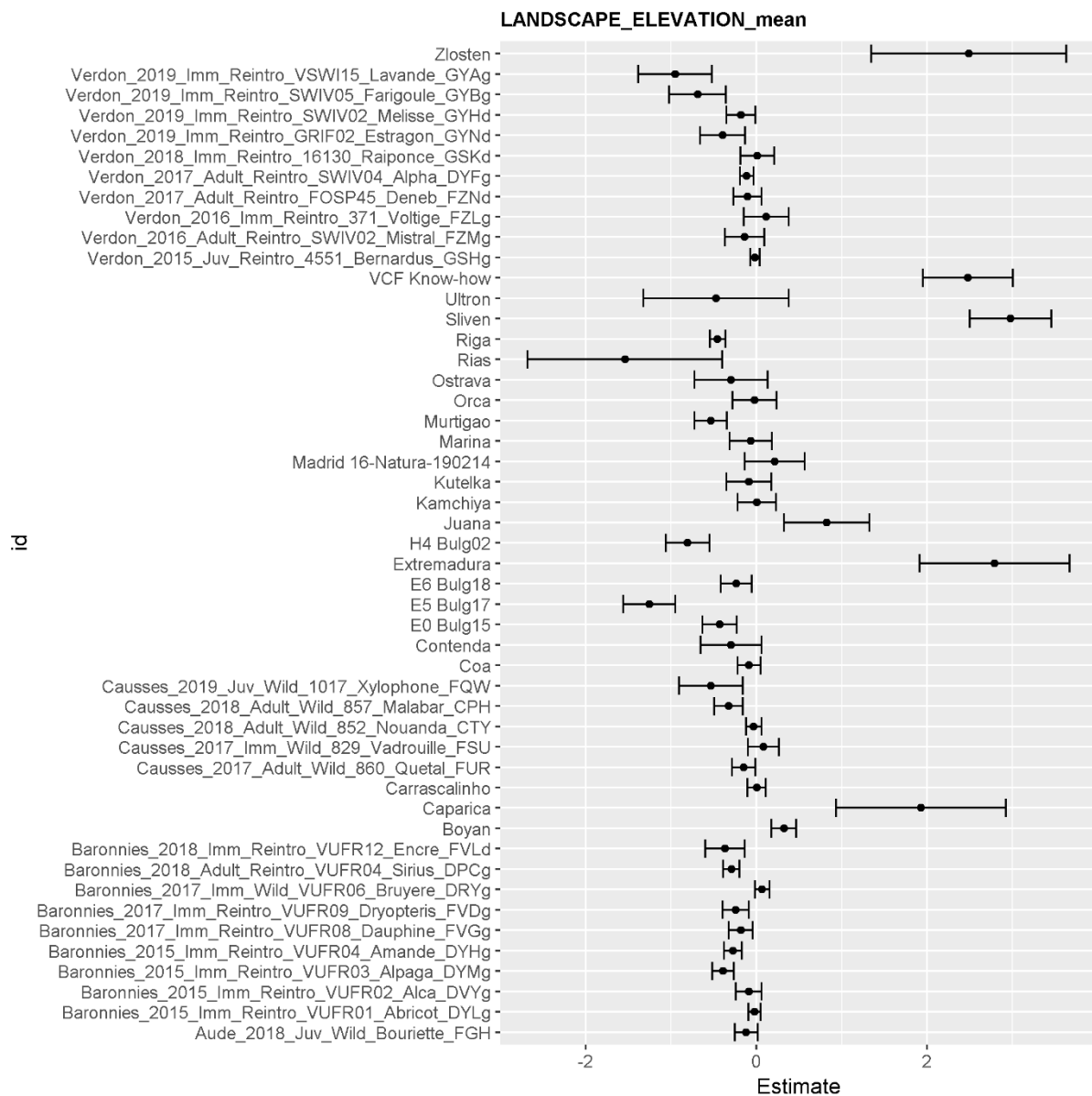
Appendix B. Tracking data used in iSSFs models

Table B1: List of the 49 cinereous vultures tracked by GPS whose data were used in the analyses of habitat selection during movement (iSSFs. Juv = 1st year old, Imm = 2nd year to 5th year old, Ad = ≥6th year old and more.

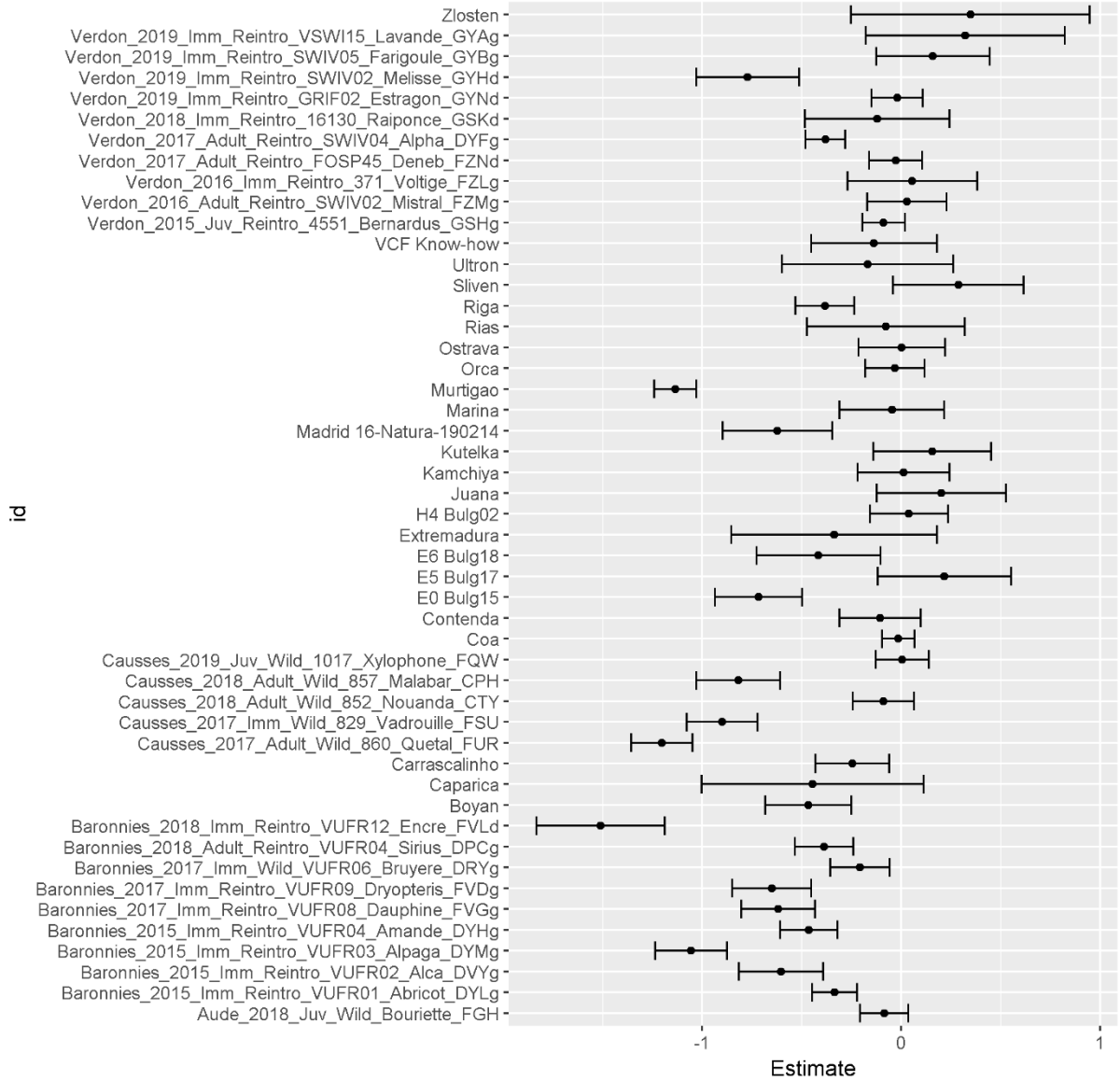
birds	release country	deployment	latest date	number of burst used	number of steps used	release status	age class at deployment	sex	Transmitter model
Baronnies_2015_Imm_Reintro_VUFR02_Alca_DVYg	France	10/01/2015	01/03/2016	55	575	aviary	imm	male	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Baronnies_2015_Imm_Reintro_VUFR01_Abricot_DYlg	France	10/01/2015	21/06/2016	114	1257	aviary	imm	male	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Baronnies_2015_Imm_Reintro_VUFR04_Amande_DYHg	France	10/01/2015	02/06/2018	124	1355	aviary	imm	female	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Verdon_2015_Juv_Reintro_4551_Bernardus_GSHg	France	21/09/2015	24/05/2017	123	1356	aviary	juv	female	e-obs Bird solar panel GPS-GSM, ACC (85g)
Verdon_2016_Adult_Reintro_SWIV02_Mistral_FZMg	France	21/01/2016	03/05/2017	10	73	aviary	imm	female	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Verdon_2016_Imm_Reintro_371_Voltige_FZlg	France	21/01/2016	30/01/2020	12	98	aviary	imm	female	Microwave GPS/GSM 20-70 (70g)
Verdon_2017_Adult_Reintro_FOSP45_Deneb_FZNd	France	26/02/2017	12/05/2017	31	290	aviary	ad	male	Ecotone Duck 4 GPS-GSM (25g)
Baronnies_2017_Imm_Reintro_VUFR08_Dauphine_FVGg	France	23/01/2017	29/05/2018	100	988	aviary	imm	female	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Causses_2017_Imm_Wild_829_Vadrouille_FSU	France	13/03/2017	09/04/2018	56	657	wild	imm	unknown	Microwave GPS/GSM 20-70 (70g)
Baronnies_2017_Imm_Reintro_VUFR09_Dryopteris_FVDg	France	23/01/2017	30/01/2020	107	1151	aviary	imm	female	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Verdon_2017_Adult_Reintro_SWIV04_Alpha_DYFg	France	26/02/2017	30/01/2020	192	1834	aviary	ad	female	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Baronnies_2017_Imm_Wild_VUFR06_Bruyere_DRYg	France	03/01/2017	18/08/2019	218	2099	wild	imm	female	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
E5 Bulg17	Greece	19/10/2017	30/03/2020	30	338	wild	juv	male	Ecotone GSM-GPS
E0 Bulg15	Greece	17/11/2017	30/03/2020	81	917	wild	imm	female	Ecotone GSM-GPS
Causses_2017_Adult_Wild_860_Quetal_FUR	France	28/12/2017	30/01/2020	159	2006	wild	ad	male	Microwave GPS/GSM 20-70 (70g)
H4 Bulg02	Greece	07/11/2017	30/03/2020	34	398	wild	juv	female	Ecotone GSM-GPS
Riga	Bulgaria	15/08/2018	29/03/2020	136	1671	hacking	juv	unknown	Ornitela 2G 30g (OT-30)
Boyan	Bulgaria	25/07/2018	29/03/2020	154	1786	hacking	juv	unknown	Ornitela 2G 30g (OT-30)
Aude_2018_Juv_Wild_Bouriette_FGH	France	30/10/2018	30/01/2020	107	1097	wild	juv	unknown	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Ostrava	Bulgaria	25/07/2018	14/02/2019	16	129	hacking	juv	unknown	Ornitela 2G 30g (OT-30)
Coa	Portugal	17/11/2018	24/09/2019	50	726	wild	juv	unknown	Ornitela 3G 50g
Verdon_2018_Imm_Reintro_16130_Raiponce_GSKd	France	17/11/2018	27/12/2018	12	77	aviary	imm	female	Ornitela Omtrack-50 3G (50g)
Murtigao	Portugal	05/07/2018	26/12/2019	318	3697	wild	juv	male	Ornitela 3G 50g
Causses_2018_Adult_Wild_857_Malabar_CPH	France	02/11/2018	13/07/2019	54	668	wild	ad	female	Microwave GPS/GSM 20-70 (70g)
Verdon_2019_Imm_Reintro_GRIF02_Estragon_GYNd	France	24/03/2019	28/04/2019	21	194	aviary	imm	male	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Juana	Bulgaria	15/03/2019	29/03/2020	40	395	aviary	imm	female	Ornitela 2G 30g (OT-30)
Verdon_2019_Imm_Reintro_SWIV05_Farigoule_GYBg	France	24/03/2019	30/01/2020	16	157	aviary	imm	female	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Kutelka	Bulgaria	21/03/2019	29/03/2020	9	96	aviary	imm	female	Ornitela 2G 30g (OT-30)
Verdon_2019_Imm_Reintro_VSW115_Lavande_GYAg	France	24/03/2019	27/01/2020	34	374	aviary	imm	female	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Baronnies_2015_Imm_Reintro_VUFR03_Alpaga_DYVg	France	10/01/2015	29/01/2020	92	988	aviary	imm	female	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Verdon_2019_Imm_Reintro_SWIV02_Melisse_GYHd	France	24/03/2019	30/01/2020	53	533	aviary	imm	female	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
E6 Bulg18	Greece	19/10/2017	30/03/2020	54	608	wild	ad	female	Ecotone GSM-GPS
Carrascalinho	Portugal	23/01/2019	29/03/2020	79	956	wild	imm	male	Ornitela 3G 50g
Madrid 16-Natura-190214	Spain	16/05/2019	30/01/2020	47	563	wild	ad	female	unknown
Baronnies_2018_Imm_Reintro_VUFR12_Encre_FVld	France	16/11/2018	26/11/2019	71	781	aviary	imm	female	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Baronnies_2018_Adult_Reintro_VUFR04_Sirius_DPQg	France	11/12/2018	19/01/2020	86	852	aviary	ad	male	Ecotone Griffon GPS-GSM (50g)
Causses_2018_Adult_Wild_852_Nouanda_CTY	France	07/12/2018	12/10/2019	48	579	wild	ad	female	Microwave GPS/GSM 20-70 (70g)
Orca	Portugal	19/12/2018	06/01/2020	10	121	wild	juv	male	Ornitela 3G 50g
Causses_2019_Juv_Wild_1017_Xylophone_FQW	France	27/08/2019	30/01/2020	13	123	wild	juv	male	Microwave GPS/GSM 20-70 (70g)
Ultron	Bulgaria	06/08/2019	29/03/2020	18	153	hacking	juv	male	Ornitela 2G 30g (OT-30)
Sliven	Bulgaria	23/05/2018	29/03/2020	56	566	aviary	imm	female	Ornitela 3G 50g (OT-50)
Caparica	Portugal	30/10/2019	29/03/2020	20	226	wild	juv	unknown	Ornitela 3G 50g
VCF Know-how	Bulgaria	17/04/2019	29/03/2020	36	376	aviary	imm	female	Ornitela 3G 50g (OT-50)
Contenda	Portugal	04/07/2019	29/03/2020	43	511	wild	juv	female	Ornitela 3G 50g
Zlosten	Bulgaria	15/03/2019	29/03/2020	14	130	aviary	imm	male	Ornitela 2G 30g (OT-30)
Kamchiya	Bulgaria	17/04/2019	29/03/2020	22	234	aviary	imm	female	Ornitela 2G 30g (OT-30)
Rias	Portugal	06/02/2020	21/04/2020	11	110	wild	imm	unknown	Ornitela 3G 50g
Marina	Bulgaria	17/04/2019	29/03/2020	19	188	aviary	imm	female	Ornitela 3G 50g (OT-50)
Extremadura	Bulgaria	17/04/2019	29/03/2020	21	225	aviary	imm	unknown	Ornitela 3G 50g (OT-50)

Appendix C. Conditional selection coefficients of landscape predictors from individual iSSFs models

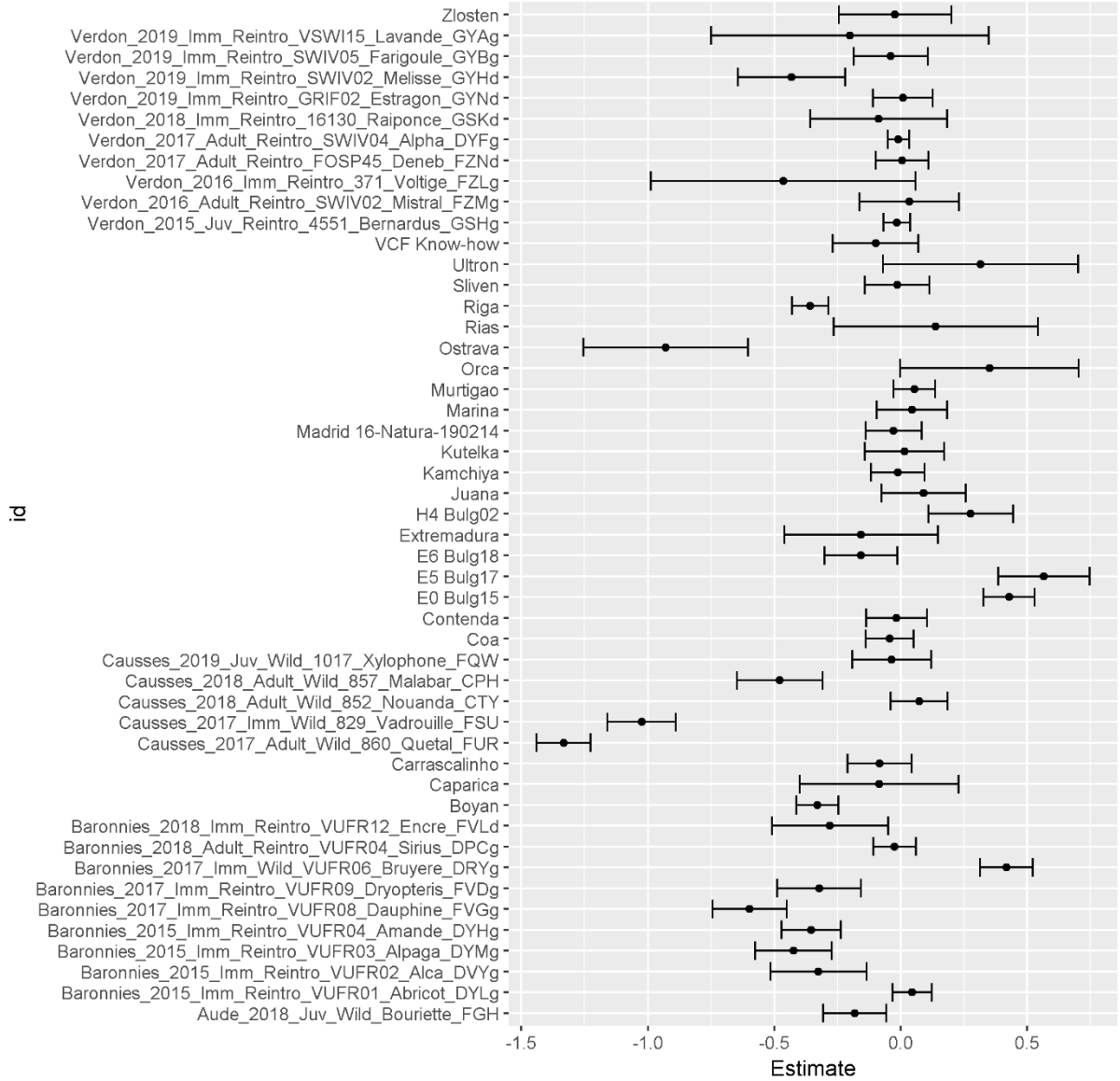
In this appendix are represented the estimated conditional selection coefficients and their confidence intervals, for each environmental variable and for each cinereous vulture, to present the individual variability of cinereous vultures in habitat selection during large-scale movements.



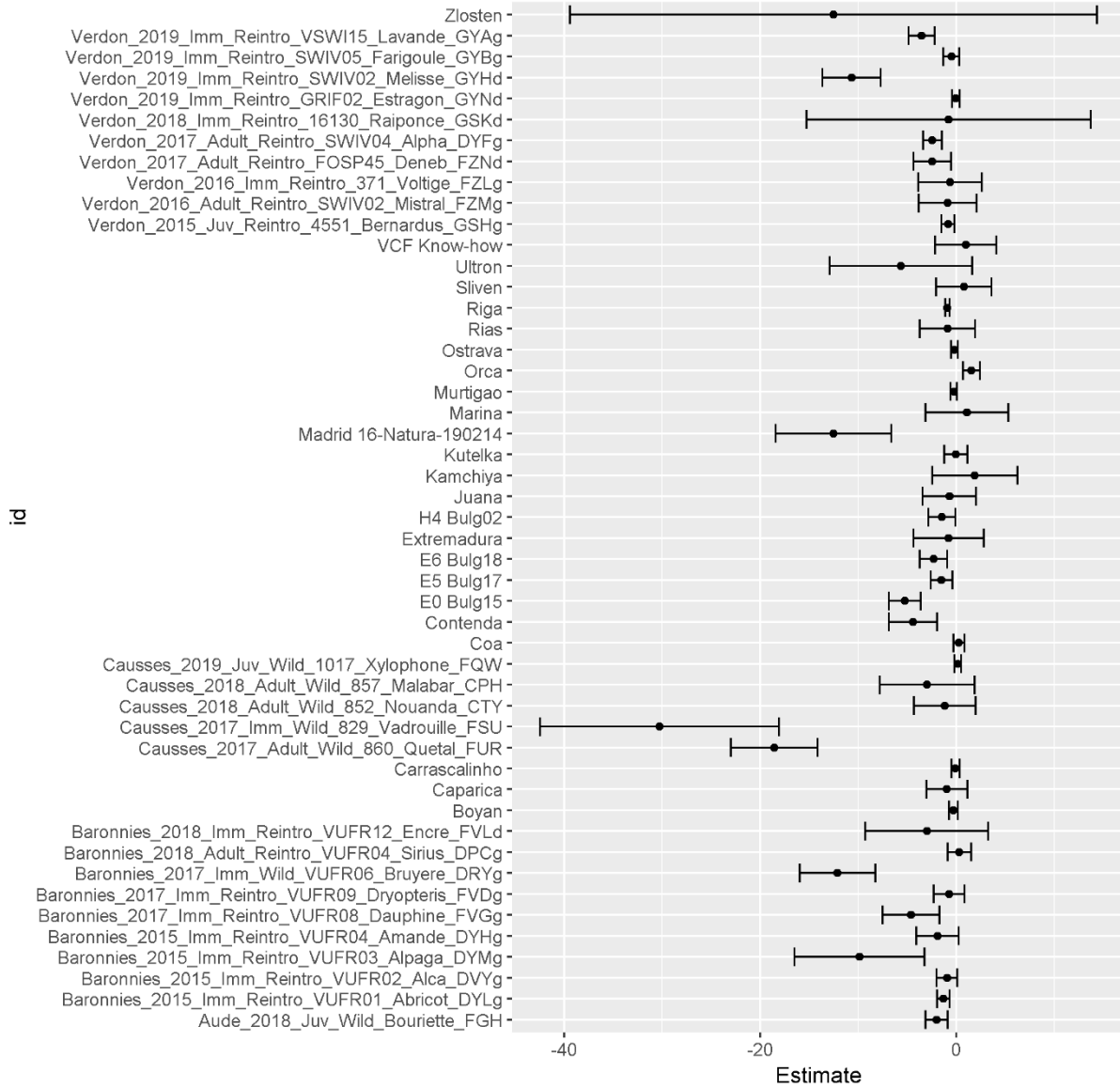
LANDSCAPE_GHF_mean

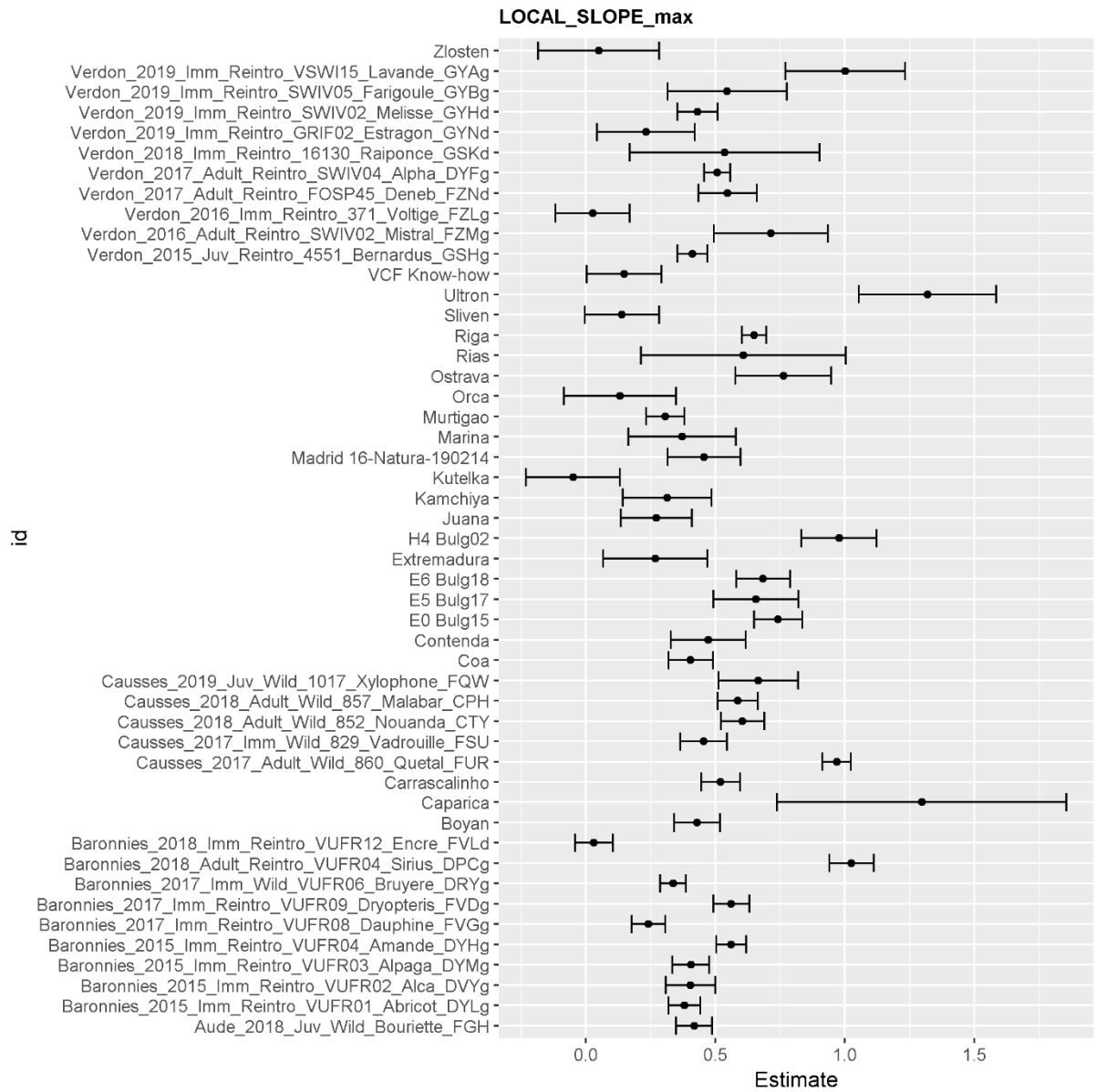


LANDSCAPE_TCD_mean

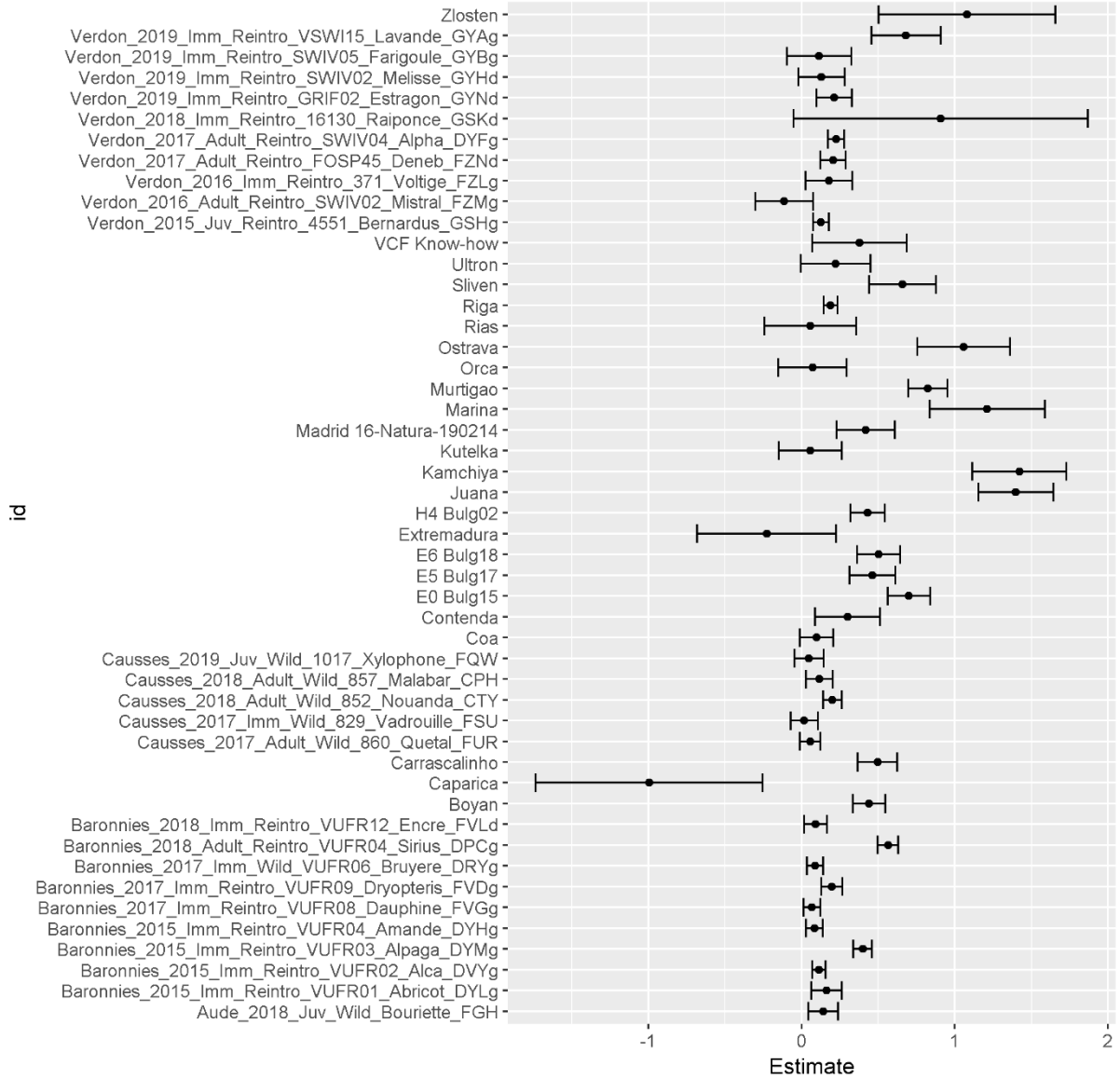


LANDSCAPE_WATER_BODIES

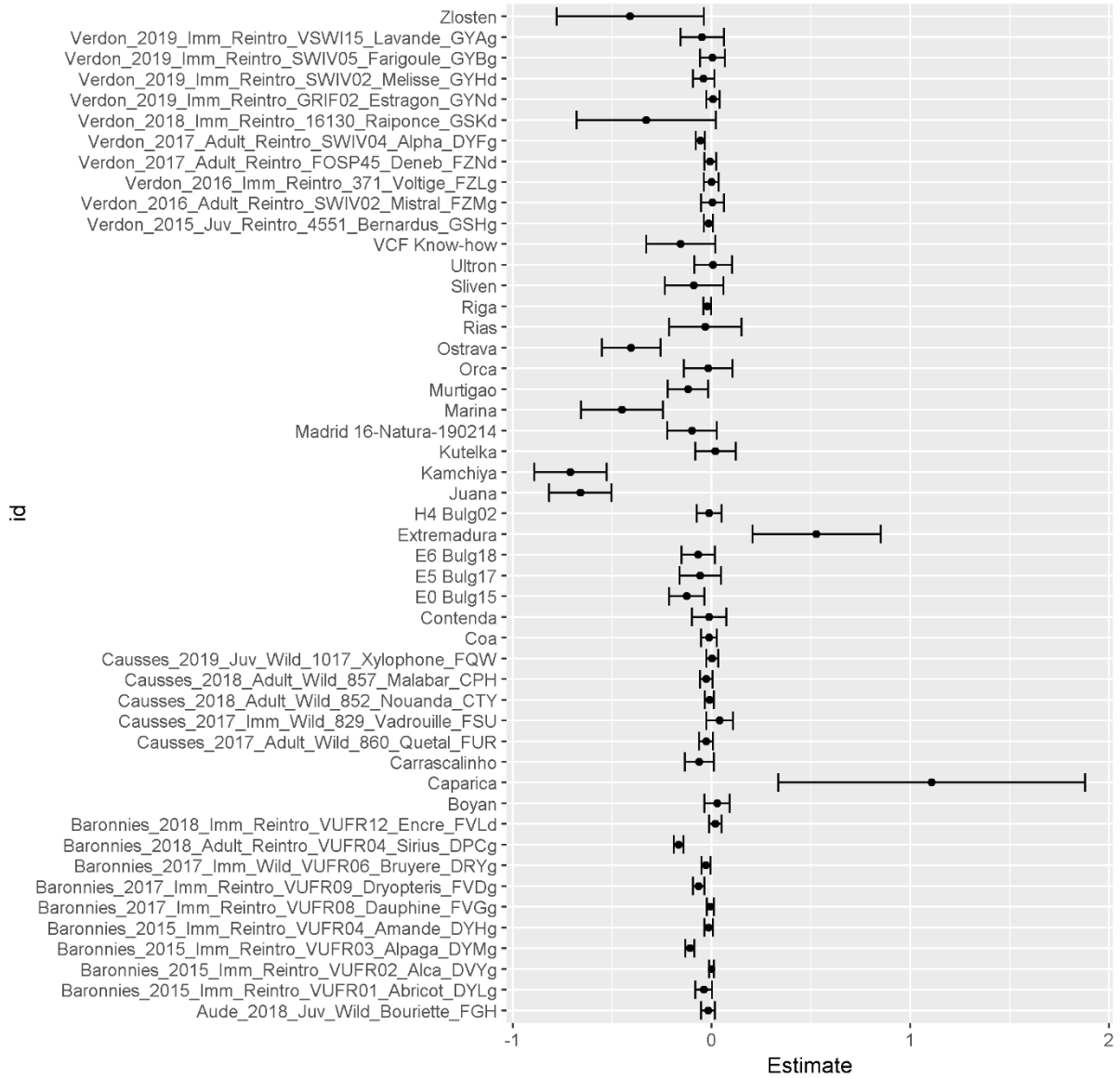




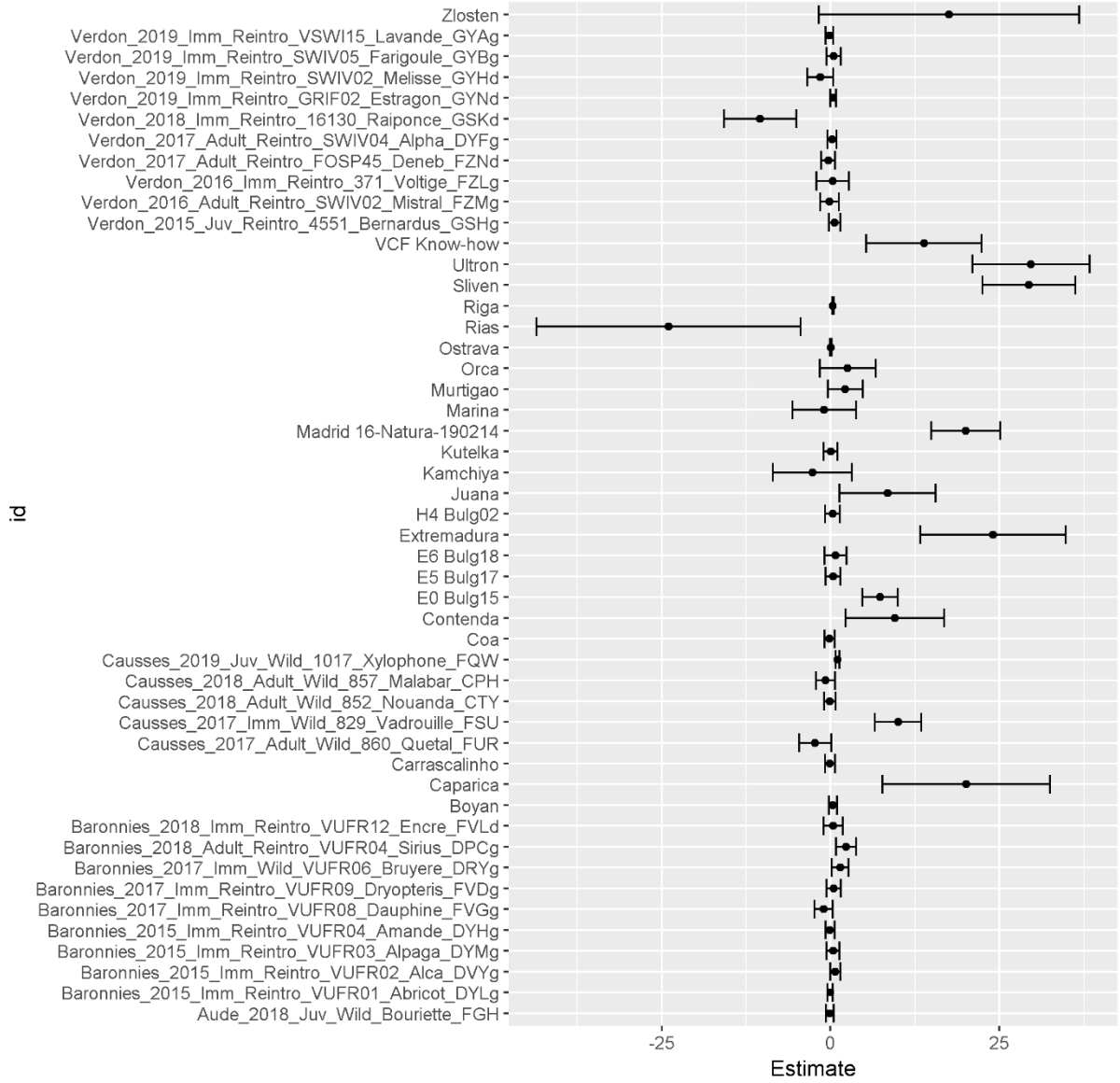
LOCAL_WIND

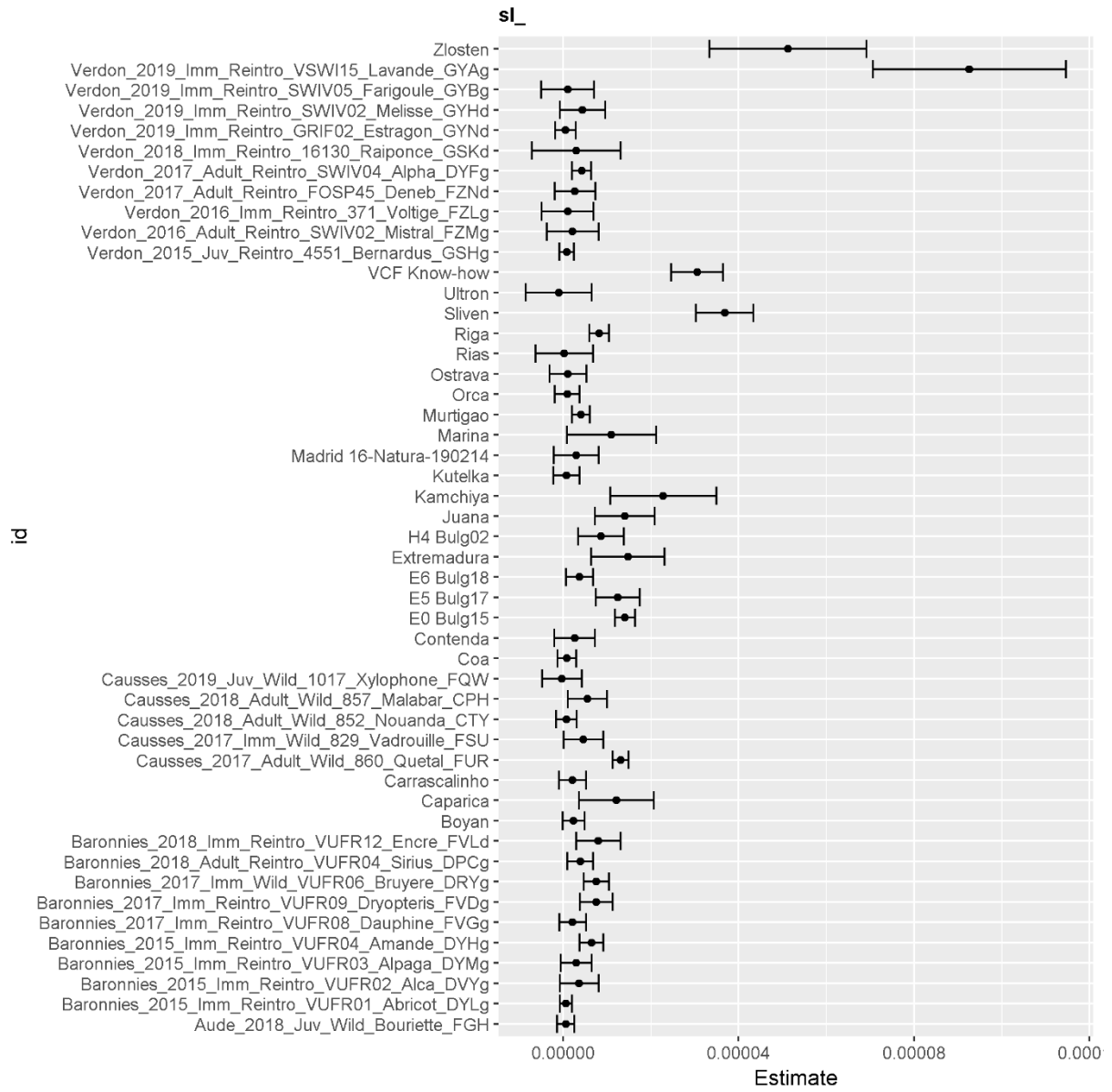


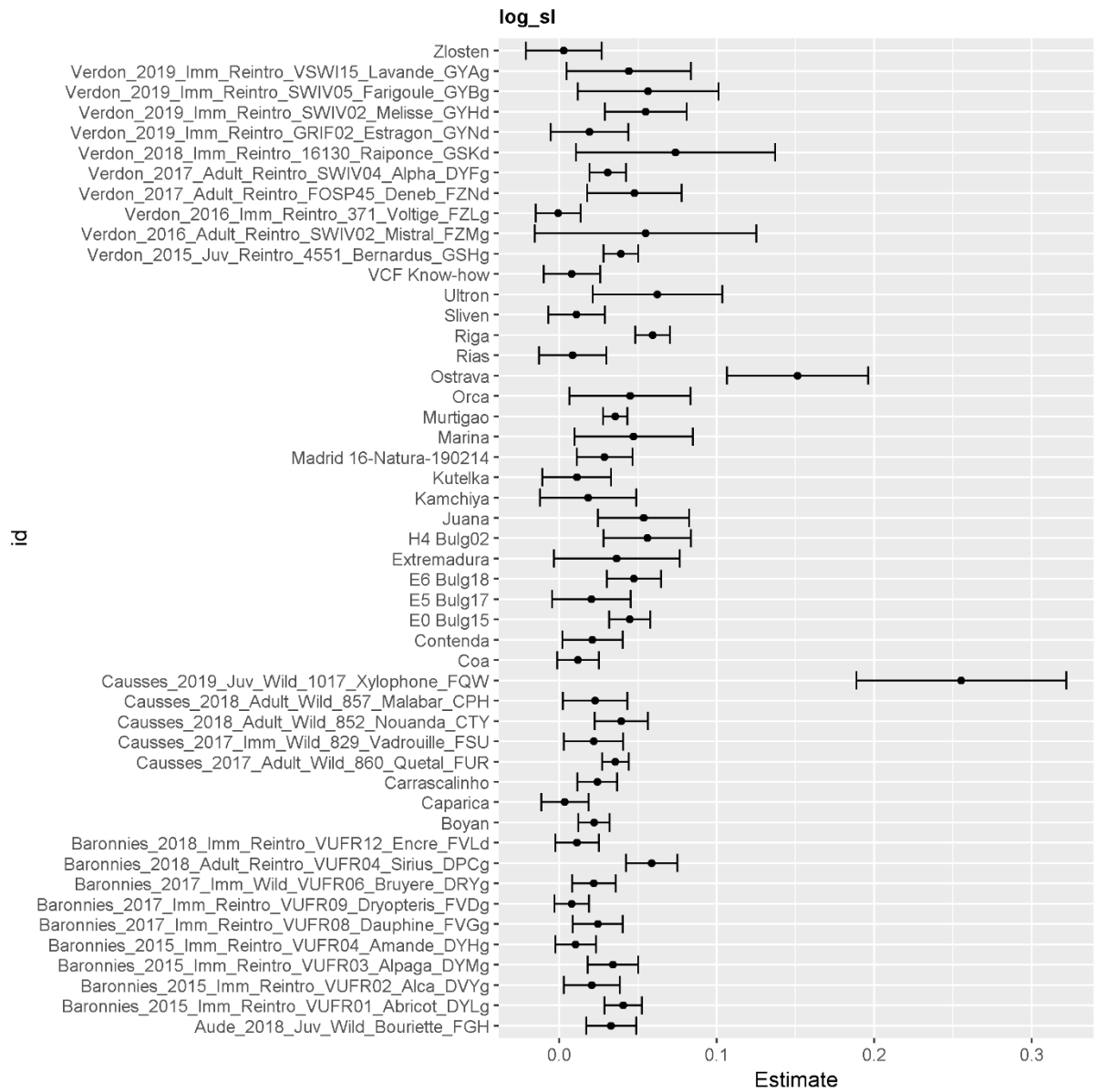
LOCAL_SLOPE_max:LOCAL_WIND

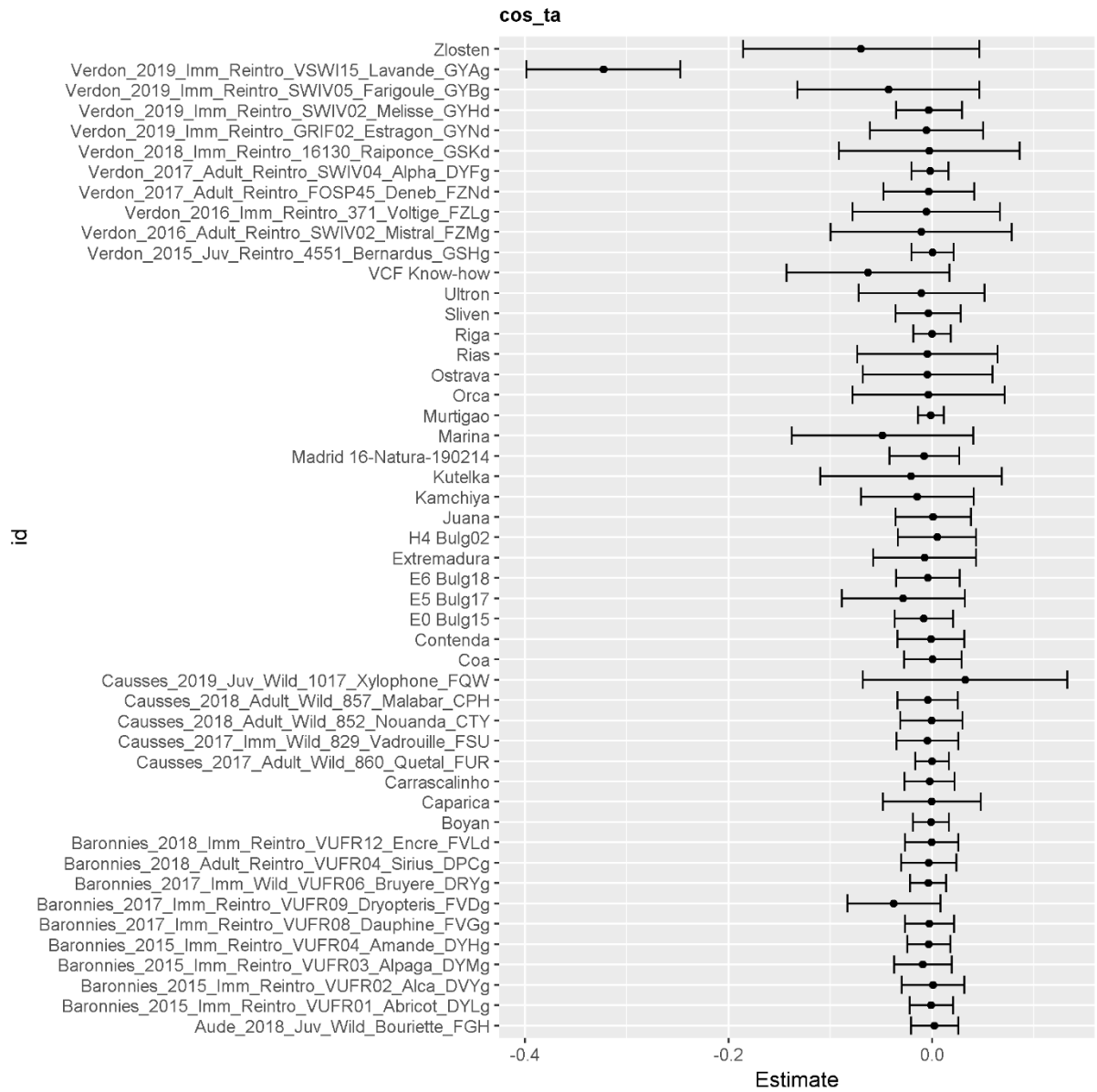


LOCAL_SOLAR_april_june









Appendix D. Maps of landscape resistance to cinereous vulture movements using other relationships between resistance and habitat selection during movement

In this appendix, we present maps of landscape resistance to cinereous vulture large-scale movements based on a negative exponential relationship between habitat selection during movement and resistance with $c=4$ (Fig. D1) and with $c=8$ (Fig. D2).

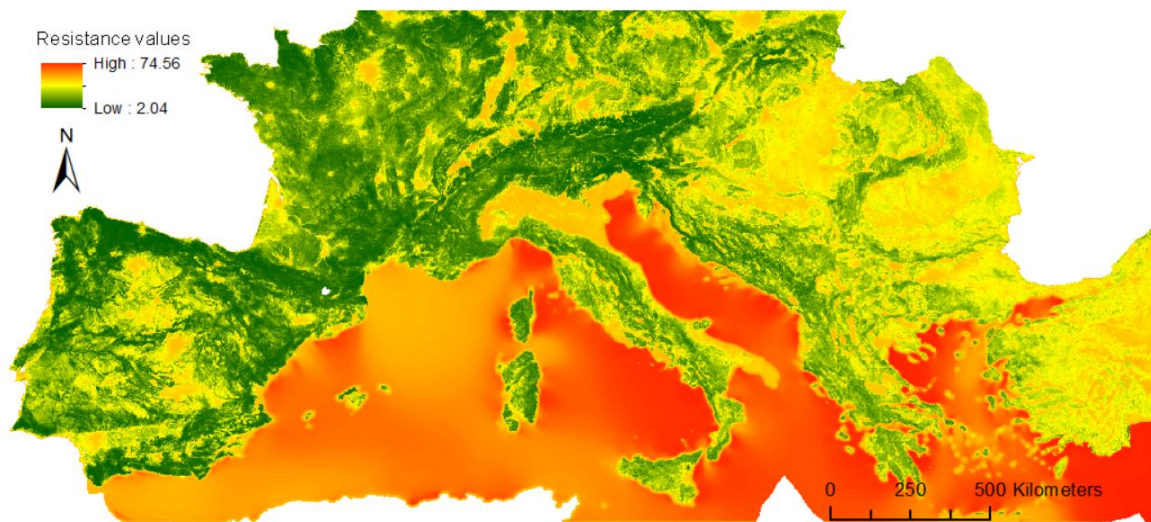


Figure D1: Map of landscape resistance to cinereous vulture large-scale movements. Map obtained from a negative exponential ($c=4$) relationship between habitat selection during large-scale movements and resistance.

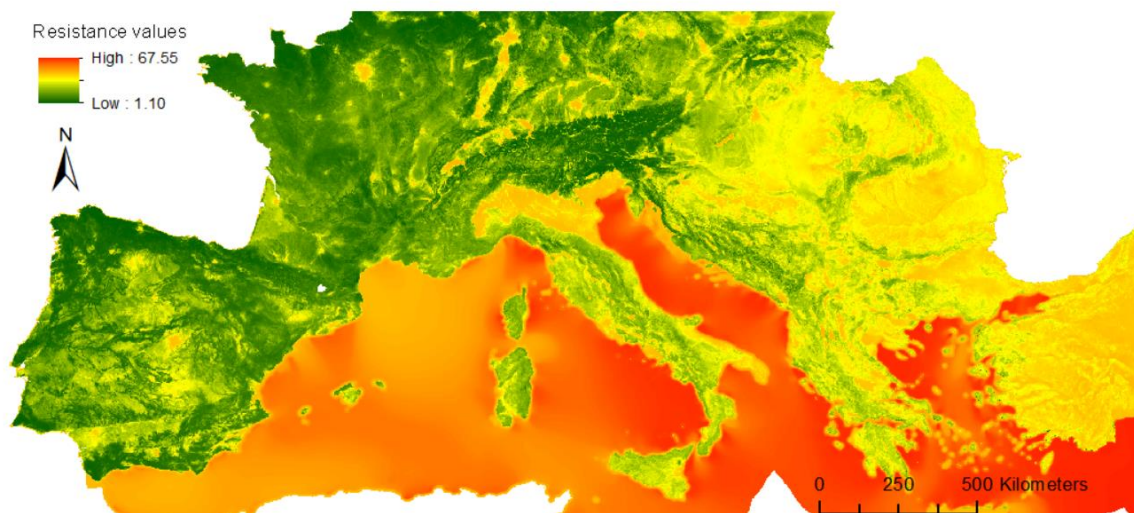


Figure D2: Map of landscape resistance to cinereous vulture large-scale movements. Map obtained from a negative exponential ($c=8$) relationship between habitat selection and resistance.

Appendix E. Least-cost paths connecting cinereous vulture populations, from Linkage Mapper

In this appendix, we presented maps of least-cost paths connecting cinereous vulture populations based on resistance maps obtained from a negative exponential relation between habitat selection during movement and resistance with $c=4$ (Fig. E1) and with $c=8$ (Fig. E2).

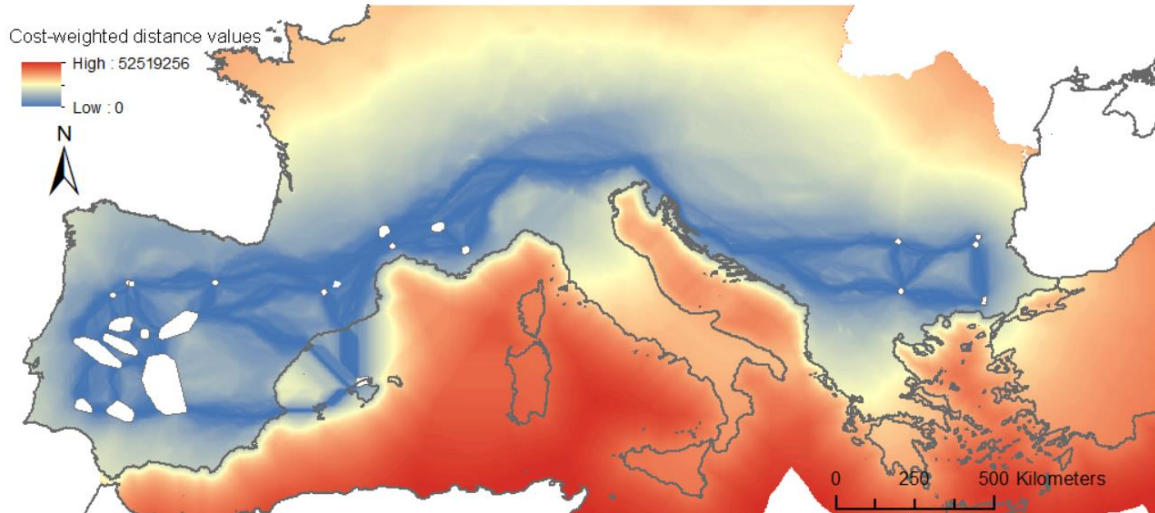


Figure E1: Least-cost paths connecting cinereous vulture populations, from Linkage Mapper. Analysis based on resistance maps obtained from a negative exponential relation between habitat selection during movement and resistance with $c=4$.

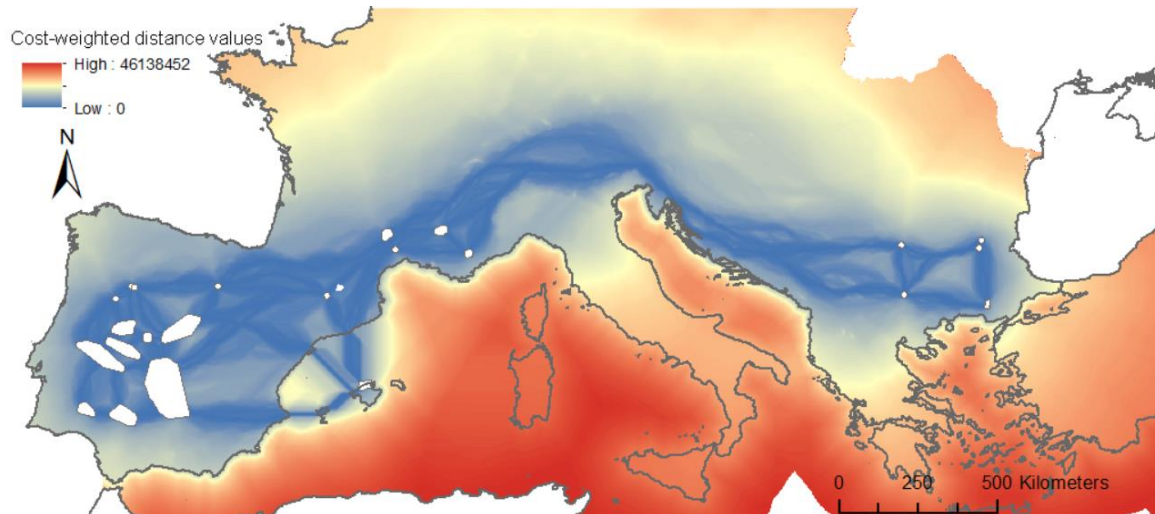


Figure E2: Least-cost paths connecting cinereous vulture populations, from Linkage Mapper. Analysis based on resistance maps obtained from a negative exponential relation between habitat selection during movement and resistance with $c=8$.

Appendix F. Connectivity maps from CircuitScape

In this appendix, we presented connectivity maps from CircuitScape based on resistance maps obtained from a negative exponential relation between habitat selection during movement and resistance with $c=4$ (Fig. E1) and with $c=8$ (Fig. E2).

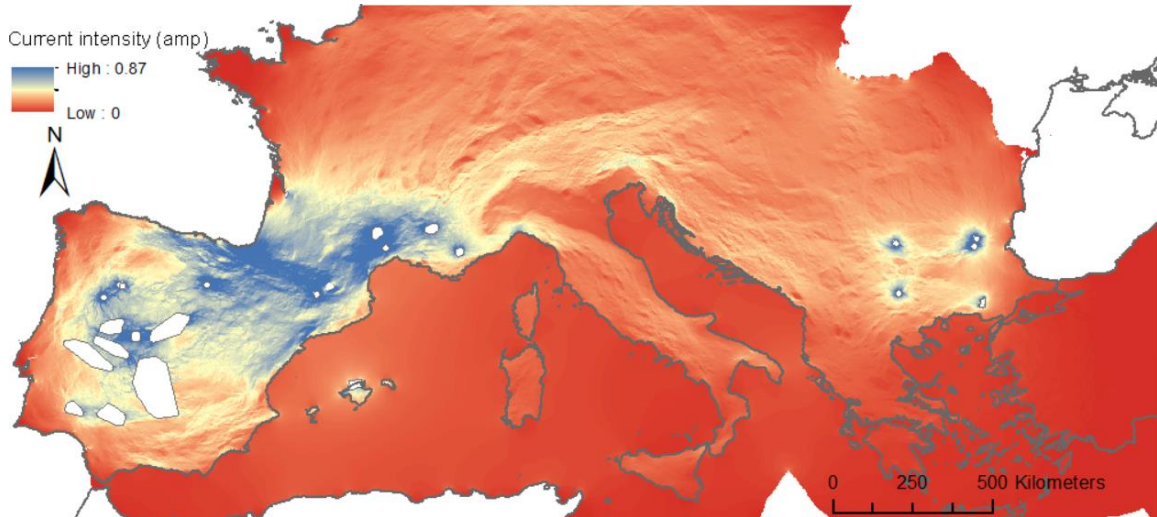


Figure F1: Connectivity map from CircuitScape. The color gradients at each point on the map represent the intensity of the simulated electric current with a higher intensity in blue. Analysis based on resistance maps obtained from a negative exponential relationship between habitat selection during movement and resistance with $c=4$.

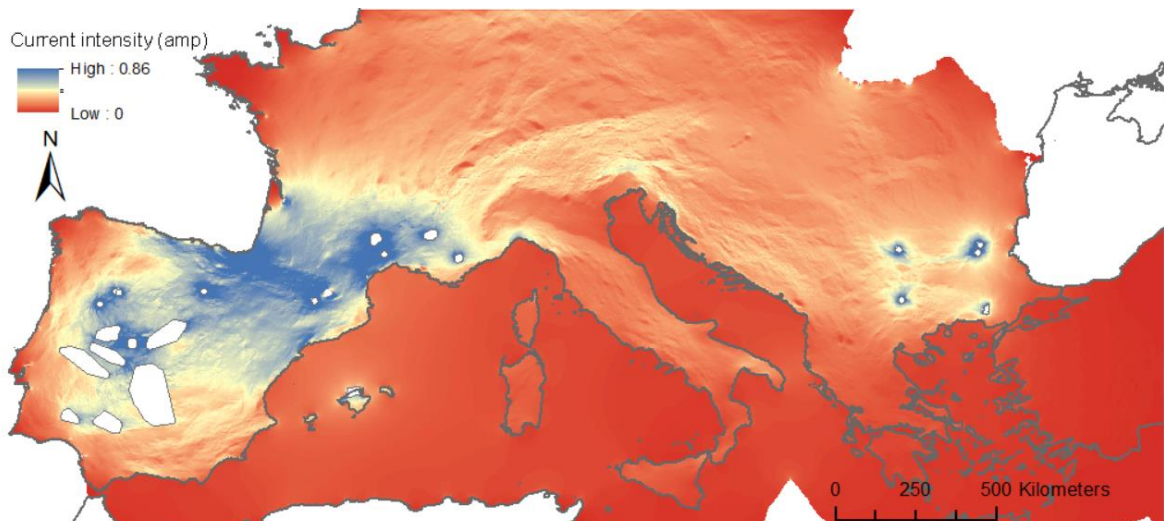


Figure F2: Connectivity map from CircuitScape. The color gradients at each point on the map represent the intensity of the simulated electric current with a higher intensity in blue. Analysis based on resistance maps obtained from a negative exponential relationship between habitat selection during movement and resistance with $c=8$.

Appendix G. Selection tables of statistical models of connectivity modeling validation

Table G1: Summary of model selection based on the AICc (corrected Akaike's information criterion) to select the mixed model explaining the percentile values at observed GPS locations depending on the type of connectivity model and the nature of the transformation to obtain the resistance maps. The individual's identifier and the interaction of individual identifier with GPS point identifier were added as random effects on the intercept. np= number of parameters; $\Delta AICc$ = difference in AICc between the model with the lowest AICc (in bold) and the other.

Rank	Model	np	AICc	$\Delta AICc$
Model 1	Connectivity model*Transformation	11	186913	0
Model 2	Connectivity model + Transformation	8	190929	4016.0
Model 3	Transformation	7	190950	4036.7
Model 4	Connectivity model	5	200417	13503.8

Table G2: Summary of model selection based on the AICc to select the mixed model explaining percentile values of locations, depending on the type of locations (Point types = observed or random), the type of connectivity model and the nature of the transformation used to obtain the resistance maps. The individual's identifier was added as a random effect on the intercept.

Rank	Model	np	AICc	$\Delta AICc$
Model 1	Connectivity model*Transformation + Connectivity model*Point types + Transformation*Point types	12	2051381	0
Model 2	Connectivity model*Transformation*Point types	14	2051382	1.0
Model 3	Connectivity model*Transformation + Connectivity model*Point types + Transformation*Point types	10	2051385	4.0
Model 4	Connectivity model*Point types + Transformation*Point types	10	2051395	14.0
Model 5	Transformation + Connectivity model*Point types	8	2051399	18.0
Model 6	Connectivity model*Transformation + Transformation*Point types	11	2051442	61.0

Appendix H. Detailed results of the selected statistical models of connectivity modeling validation

Table H1: Means and standard errors (se) of the parameters for the selected model explaining the percentile values at observed GPS locations according to the type of connectivity model and the nature of the transformation to obtain the resistance maps. CI: Confidence Interval.

Parameter	Estimate (se)	t value	CI -	CI +
Intercept (Linkage Mapper:c=0.25)	88.577 (2.286)	38.746	84.056	93.104
CircuitScape	-2.914 (0.185)	-15.716	-3.278	-2.551
c=4	-0.093 (0.185)	-0.5	-0.456	0.271
c=8	-0.888 (0.185)	-4.788	-1.251	-0.524
null	-20.108 (0.185)	-108.43	-20.471	-19.745
CircuitScape:c=4	-0.349 (0.262)	-1.332	-0.863	0.165
CircuitScape:c=8	-0.029 (0.262)	-0.109	-0.543	0.485
CircuitScape:null	14.079 (0.262)	53.684	13.565	14.593

Table H2: Means and standard errors (se) of the parameters for the selected model explaining the percentile values of locations, according to the type of location (observed or random), the type of connectivity model and the nature of the transformation used to obtain the resistance maps. CI: Confidence Interval.

Parameter	Estimate (se)	t value	CI -	CI +
Intercept (Linkage Mapper:c=0.25:GPS points)	90.098 (2.000)	45.047	86.144	94.052
Random points	-11.421 (0.307)	-37.228	-12.022	-10.819
c=4	-0.093 (0.415)	-0.223	-0.906	0.721
c=8	-0.888 (0.415)	-2.14	-1.701	-0.075
CircuitScape	-2.914 (0.415)	-7.022	-3.728	-2.101
Random points:c=4	0.524 (0.433)	1.21	-0.324	1.372
Random points:c=8	1.289 (0.433)	2.978	0.441	2.137
Random points:CircuitScape	2.345 (0.433)	5.418	1.497	3.193
c=4:CircuitScape	-0.349 (0.587)	-0.595	-1.5	0.801
c=8:CircuitScape	-0.029 (0.587)	-0.049	-1.18	1.122
Random points:CircuitScape:c=4	-0.337 (0.612)	-0.55	-1.536	0.863
Random points:CircuitScape:c=8	-0.705 (0.612)	-1.151	-1.904	0.495

