



HAL
open science

Démographie et réduction des nuisances des corneilles urbaines : une coexistence est-elle possible?

Perrine Lequitte–Charransol

► **To cite this version:**

Perrine Lequitte–Charransol. Démographie et réduction des nuisances des corneilles urbaines : une coexistence est-elle possible?. Biodiversité et Ecologie. Sorbonne Université, 2023. Français. NNT : 2023SORUS221 . tel-04215586

HAL Id: tel-04215586

<https://theses.hal.science/tel-04215586v1>

Submitted on 22 Sep 2023

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.



SORBONNE UNIVERSITE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2023

N°attribué par la bibliothèque



THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE SORBONNE UNIVERSITE

Spécialité : Sciences de l'évolution

Présentée et soutenue publiquement par

Perrine Lequitte-Charransol

Le 12 septembre 2023

**Démographie et réduction des nuisances des corneilles
urbaines : une coexistence est-elle possible ?**

Sous la direction de : **Monsieur Jiguet, Frédéric, Professeur et Monsieur Robert,
Alexandre, Professeur**

JURY :

Mme Bonnaud, Elsa	Maitre de conférences, Université Paris-Saclay, Gif Sur Yvette (091)	Rapportrice
M. Mathevet, Raphaël	Directeur de Recherche, Centre d'Ecologie Evolutive et Fonctionnelle, Montpellier (034)	Rapporteur
M. Chiron, François	Maitre de Conférences, Université Paris-Saclay, Gif Sur Yvette (091)	Examinateur
Mme Gilbert, Caroline	Professeure, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, Paris (075)	Examinatrice
Mme Machon, Nathalie	Professeure, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (075)	Examinatrice
M. Jiguet, Frédéric	Professeur, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (075)	Directeur de thèse
M. Robert, Alexandre	Professeur, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (075)	Co-directeur de thèse (invité)

Remerciements

Je tiens à remercier l'ensemble des membres de mon jury, **Mme Caroline Gilbert**, **Mme Elsa Bonnaud**, **Mme Nathalie Machon**, **M. Raphaël Mathevet** et **M. François Chiron** pour avoir accepté d'évaluer mon travail de thèse.

Je suis très reconnaissante envers mes directeurs de thèse. Un grand merci à **Alexandre Robert** pour sa gentillesse et le temps consacré à m'apprendre les méthodologies, à me détailler les plans de discussion, me prodiguer des conseils et relire mes écrits. Merci à **Frédéric Jiguet** pour m'avoir initiée au baguage, et pour ses conseils avisés.

Merci aux membres de mon comité de thèse, **M. Uriel Hazan**, **Mme Aurélie Coulon**, **M. Adrien Frantz**, **M. Aurélien Besnard**, **Mme Maud Mouchet** pour vos conseils avisés.

Merci à **Eric le Saux** pour la réalisation du sexage moléculaire et pour m'avoir expliqué les protocoles.

Un immense merci à **Marie-Lan** et **Adrien** pour vos précieux conseils, pour m'avoir aidée à préparer entretiens et congrès, prêter des livres très instructifs et pour avoir relu et corrigé mes lettres de motivations et articles. Merci également à **Marie-Lan** de m'avoir transmis toutes ses connaissances sur les corneilles du jardin des plantes, pour tous les accessoires « Museum National d'Histoire des Corneilles » et pour les nombreux diners « corneillistes ».

Merci à **Diane** et **Thomas** pour vos précieux conseils sur la rédaction du manuscrit et l'organisation de la soutenance, et la relecture de mes travaux. Je vous suis également reconnaissante de m'avoir conviée lors de vos expérimentations sur les corneilles du jardin des Plantes.

Bien entendu, je remercie affectueusement mes petits parents. **Maman** pour avoir corrigé un nombre conséquents de résumés, lettres de motivations et autres écrits, et pour m'avoir supportée dans tous les moments difficile et avoir toujours été à mes côtés malgré toutes mes bêtises et états d'âme. Merci à **Papa** pour les innombrables réparations de mes vélos, indispensable pour se défouler dans les périodes stressantes.

Merci à **Lucie** pour tes paroles gentilles et ta bienveillance en dépit de nos chamailleries.

Merci à **Mouton** pour le ravitaillement et les lessives.

Merci à **Clément** et **Jean** pour vos conseils, votre écoute et votre soutien dans les moments difficiles. Votre bonne humeur et votre entrain en toute circonstance était une réelle source de motivation.

Merci à **Ludovic** pour tes conseils pour la rédaction du manuscrit et pour les pauses très agréables.

Je remercie **Nicolas** pour nos discussions très instructives au bord de la piscine, et pour ton soutien dans les moments difficiles.

Merci à **Romain** et **Simon** pour m'avoir supportée trois ans dans votre bureau, et pour les heures passées à tenter de me débloquer pour analyser des données sur R.

Merci à **Camille Zamant** pour ton sens de l'écoute et ta bienveillance.

Je remercie également **Jérôme** pour m'avoir obligée à faire preuve de pédagogie, en me posant toujours la même question « quelle est la différence entre un corbeau et une corneille ? »

Merci à **Yanis** et **Maxime** pour les moments de défoulement et de détente, et merci à **Laurent** pour m'avoir supportée et écoutée pendant toutes ces années.

Merci à **Héloïse** pour ton partage d'expérience sur la thèse.

Enfin, je remercie tous les membres du CESCO pour votre bienveillance, votre gaité et votre réactivité pour m'aider à résoudre mes problèmes.

Résumé

L'abondance d'une espèce varie dans le temps et l'espace en fonction de processus intrinsèques aux populations, de leur structuration spatiale et de l'hétérogénéité de leur environnement. La question de la régulation locale des espèces dans un gradient d'urbanisation nécessite une compréhension fine de leur démographie, de leurs besoins écologiques et de leurs patrons de mouvements et de dispersion.

La Corneille noire (*Corvus corone*) est un oiseau opportuniste dont les effectifs ont augmenté depuis les années 1990 à Paris, où elle est accusée de causer des dégâts. La question d'une régulation des populations de corneilles s'est posée. Cependant, pour s'assurer de l'efficacité d'une telle mesure, il est nécessaire d'étudier au préalable la dynamique de leurs populations. C'est pourquoi, le but de cette thèse est d'estimer différents paramètres démographiques des populations parisiennes, puis de s'en servir pour construire des modèles démographiques.

Le premier paramètre que j'ai évalué est le sex-ratio. L'espèce étant sexuellement monomorphe, j'ai eu recours au sexage moléculaire pour déterminer le sexe de 45 mâles et 48 femelles. J'ai ensuite cherché à prédire ce sexe à l'aide des mesures morphométriques de ces individus. La fonction d'assignation ainsi obtenue détermine le sexe avec 88% de bon classement, et a donc permis de sexer 542 autres corneilles capturées au Jardin des Plantes de 2016 à 2021. Le sex-ratio est équilibré, bien que légèrement en faveur des femelles, et varie en fonction des années.

Le second paramètre est la survie, que j'ai estimée à Paris grâce à des modèles de capture-marquage-recapture, en conditions usuelles et pendant le confinement consécutif à la pandémie de Covid-19, qui s'est traduit par des changements environnementaux drastiques en milieu urbain (réduction des dérangements mais également des ressources alimentaires d'origine anthropique disponibles pour les oiseaux). Pour les adultes, une probabilité de survie apparente sur une période de trois mois a été estimée à 0.96 [0.91 ; 0.98] entre l'été et l'automne, 0.90 [0.86 ; 0.93] entre l'automne et l'hiver, 0.92 [0.87 ; 0.95] entre l'hiver et le printemps et 0.91 [0.86 ; 0.94] entre le printemps et l'automne. Pour les individus de première année, elle a été estimée à 0.81 [0.74 ; 0.87] entre l'été et l'automne, 0.90 [0.85 ; 0.94] entre l'automne et l'hiver, à 0.55 [0.34 ; 0.75] entre l'hiver et le printemps. La survie des corneilles de première année a chuté pendant le confinement, en particulier entre l'été et l'automne 2020, sa valeur tombant à 0.59 [0.38;0.78], contre 0.85 [0.77;0.91] durant les périodes sans confinement. Cette diminution de la survie des corneilles de première année peut s'expliquer au moins en partie par la réduction des restes alimentaires d'origine anthropique durant la période de confinement.

Le troisième élément à prendre en compte est le succès reproducteur, que j'ai évalué à l'aide d'un suivi des nids dans Paris. J'ai enfin utilisé tous ces paramètres pour implémenter des modèles

démographiques, dont le taux de croissance était inférieur à 1. Les populations de corneilles de Paris devraient donc voir leurs effectifs diminuer en l'absence d'immigration.

Enfin, j'ai étudié l'impact d'une mesure de réduction des nuisances causées par les corneilles : l'endommagement des pelouses. A l'aide d'une expérience de tonte différenciée, j'ai observé que les corneilles arrachent moins l'herbe haute que sur les pelouses rases. Il est donc possible de limiter les dégâts des corvidés à l'aide de mesures adaptées.

Ma thèse suggère donc premièrement que dans un milieu très anthropisé, la démographie des corneilles est liée aux ressources alimentaires d'origine anthropique, deuxièmement que la dynamique locale est probablement fortement conditionnée par les mouvements d'individus vers Paris et troisièmement que les nuisances peuvent être réduites par des méthodes non létales. La gestion des corneilles pourrait par conséquent se focaliser sur la réduction des dégâts et de l'attractivité (réduction des ressources disponibles) plutôt que sur la destruction d'individus.

Abstract

Species' abundance varies in time and space as a function of processes intrinsic to the populations, their spatial structuring and the heterogeneity of their environment. The question of local regulation of species in an urbanization gradient requires a detailed understanding of their demography, their ecological needs and their patterns of movement and dispersal.

The carrion crow (*Corvus corone*) is an opportunistic bird species that exhibits an increasing trend since the 1990s in Paris, where it is accused of causing damage. The question of crow populations' regulation has arisen. However, to ensure the effectiveness of such a measure, it is necessary to study their population's dynamics. The aim of this thesis is to estimate demographic parameters of the Parisian populations of carrion crow, and then to use them to build demographic models.

The first parameter I evaluated was the sex ratio. As this species is sexually monomorphic, I used molecular sexing to determine the sex of 45 males and 48 females. I then sought to predict the sex using morphometric measurements of these individuals. The resulting assignment function determined the sex with an accuracy of 88%, and was therefore used to sex the 542 other crows captured at the Jardin des Plantes site from 2016 to 2021. The sex ratio was balanced, although slightly in favour of females, and varied significantly between years.

The second parameter was survival, which I estimated in Paris using capture-mark-recapture models, under usual conditions and during the lockdown following the covid 19 pandemic, which drastically reduced the anthropogenic food resources available to the birds. For adults, a seasonal apparent survival probability was estimated at 0.96 [0.91; 0.98] between Summer and Autumn, 0.90 [0.86; 0.93] between Autumn and Winter, 0.92 [0.87; 0.95] between Winter and Spring and 0.91 [0.86; 0.94] between Spring and Autumn. For juveniles, it was estimated at 0.81 [0.74; 0.87] between Summer and Autumn, 0.90 [0.85; 0.94] between Autumn and Winter, and 0.55 [0.34; 0.75] between Winter and Spring. Survival of first-year crows fell during lockdown, particularly between Summer and Autumn 2020. Indeed, survival probability was 0.59 [0.38;0.78] in 2020, whereas its value was 0.85 [0.77;0.91] in other years over the same season. Therefore, the survival of first-year crows seems to be dependent on anthropogenic food remains.

The third element to be taken into account is reproductive success, which I assessed using nest monitoring in Paris. I used these parameters to implement demographic models, whose growth rate was below 1. The Parisian carrion crow populations should therefore decrease in number in the absence of immigration.

Finally, I investigated the impact of a management measure to reduce carrion crows damages on lawn. Using a differentiated mowing experiment, I noticed that crows tear up tall grass less than short lawns. It is therefore possible to limit the damage caused by corvids with appropriate measures.

My thesis therefore suggests firstly that in a highly anthropised environment, the demography of crows is linked to anthropogenic food resources, secondly that local dynamics is probably strongly conditioned by the movement of individuals to Paris and thirdly that damage can be reduced. The management of crows could therefore focus on reducing damage and attractiveness (reduction of available resources) rather than on the destruction of individuals.

Table des matières

Remerciements	1
Résumé	3
Abstract	5
Table des matières	7
1. Introduction	9
1.1. Impact de l’homme sur la biodiversité et sur la corneille noire	9
1.2. Nuisances dues aux corvidés	11
1.2.1. Types de nuisances	11
1.2.2. Causes des nuisances	12
1.2.3. Mesures de réduction des nuisances dues aux corvidés	14
1.2.4. Rôle écologique des corvidés	20
1.3. Dispersion et déplacements	21
1.3.1. Définition de la dispersion	21
1.3.2. Capacité de déplacement des corneilles : milieu rural <i>versus</i> milieu urbain	22
1.4. Problématiques	23
2. Matériel et méthodes	25
2.1. Présentation du modèle d’étude : la corneille noire (<i>Corvus corone</i>)	25
2.1.1. Description	25
2.1.2. Comportement alimentaire	27
2.1.3. Comportements reproducteur et social	29
2.1.4. Capacités cognitives	32
2.2. Données et méthodes principales	34
2.2.1. Jeu de données	34
2.2.2. Capture-Marquage-recapture	34
3. Chapitre 1 : Sex-ratio des corneilles noires du Jardin des plantes	37
3.1. Introduction	37
3.2. Sexing first-calendar-year Carrion Crows <i>Corvus corone</i> from biometrics reveals variation between years in post-fledging sex ratio	38
3.3. Perspectives	49
4. Chapitre 2 : Survie des corneilles noires en environnement urbain	51
4.1. Introduction	51
4.2. COVID-19 lockdown depleted the survival of young but not adult urban carrion crows <i>Corvus corone</i>	53
4.3. Perspectives	73

5. Chapitre 3 : Construction des modèles démographiques.....	75
5.1. Introduction	75
5.2. Méthodes	76
5.2.1 Estimation des paramètres.....	76
5.2.2. Relevé des paramètres de la littérature.....	80
5.2.3. Réalisation des modèles démographiques.....	80
5.3. Résultats	82
5.3.1. Survie	82
5.3.2. Reproduction	83
5.3.3. Paramètres de la littérature	85
5.3.4. Modèles démographiques.....	86
5.4. Discussion	87
6. Chapitre 4 : Etude d'une mesure de gestion pour diminuer les dégâts dus aux corneilles noires	89
6.1. Introduction	89
6.2. Restricted mowing reduces grass uprooting by urban crows	90
6.3. Perspectives	97
7. Discussion	99
7.1. Conclusion.....	99
7.2. Ecologie urbaine et conflits homme-faune sauvage (Human Wildlife Conflict : HWC).....	100
7.3. Coexistence homme-nature et bien-être animal	101
7.4. Démographie des populations : modèle des métapopulations et de niche écologique	102
7.5. Perspectives	103
Table des illustrations.....	105
Liste des tableaux	107
Bibliographie.....	109

1. Introduction

1.1. Impact de l'homme sur la biodiversité et sur la corneille noire

L'homme a considérablement modifié son milieu et est actuellement à l'origine d'un effondrement sans précédent de la biodiversité. Les oiseaux sont particulièrement impactés, avec une diminution des effectifs de nombreuses espèces. En cause : la disparition et la fragmentation de leur habitat en raison de l'intensification des activités agricoles et de l'artificialisation du milieu, la pollution de l'environnement notamment par les pesticides, ou encore la diminution des ressources alimentaires. Les espèces spécialistes paient un lourd tribut, particulièrement en milieu agricole (-29,5% entre 2001 et 2019 d'après le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC), (Fontaine et al., 2020.)). A l'inverse, l'étalement urbain profite aux espèces généralistes, qui trouvent dans ces nouveaux environnements des ressources alimentaires abondantes et prédictibles, ainsi que des endroits pour nicher (figure 1). Elles parviennent ainsi à maintenir leurs effectifs, voire même à accroître leur population. A titre d'exemple, nous pouvons citer le pipit farlouse, inféodé aux cultures, qui a perdu deux tiers de ses effectifs depuis 2001, suite à la disparition des prairies et au réchauffement climatique. Dans le même temps, le pigeon ramier a vu sa population s'accroître de 100% grâce à l'augmentation des champs de colza, maïs et tournesol, et peut-être grâce aux hivers plus chauds (Fontaine et al., 2020) (figure 2).

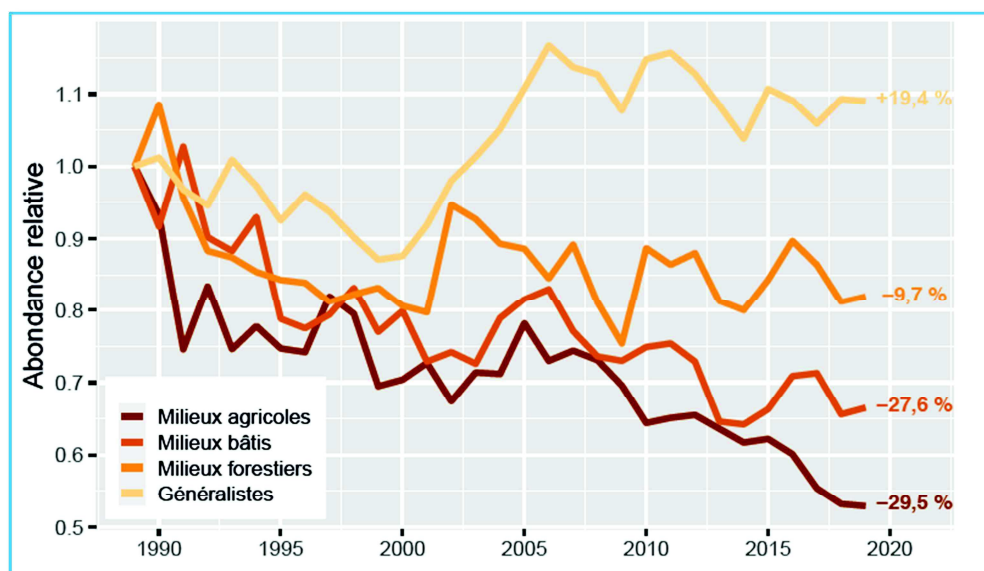


Figure 1 : Evolution de l'abondance relative des oiseaux, selon leur groupe de spécialisation.

75 espèces ont été utilisées pour construire les indicateurs d'abondance relative en fonction de leur milieu de spécialisation. (Source : Fontaine et al., 2020)

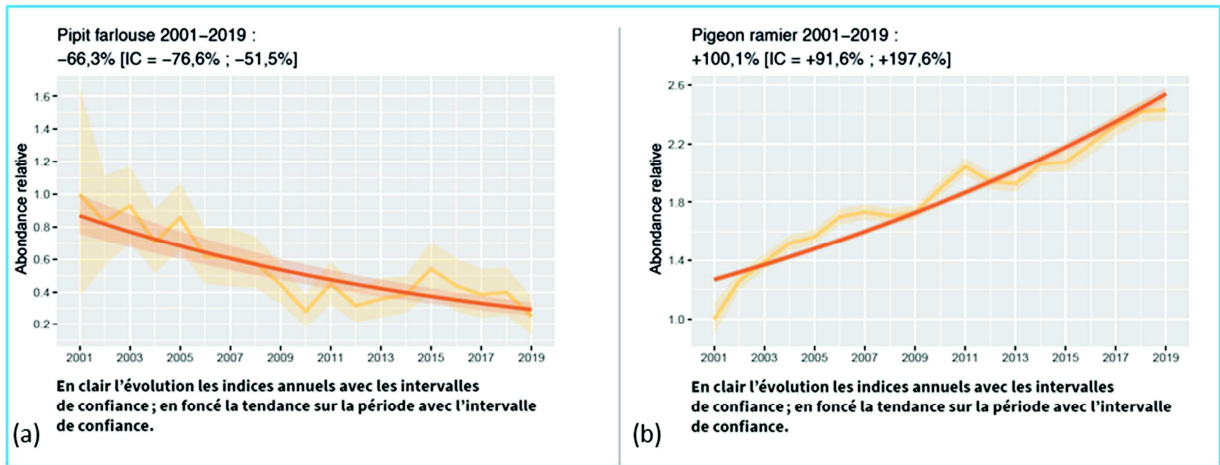


Figure 2 : Evolution de l'abondance relative de deux espèces d'oiseaux

(a) le pipit farlouse, espèce spécialiste des milieux agricoles. (b) le pigeon ramier, espèce opportuniste. (Source : Fontaine et al., 2020)

Ma thèse s'ancre dans ce contexte d'écologie de la conservation et d'urbanisation croissante associé à une destruction de l'habitat, qui, en plus d'être un facteur de l'effondrement de la biodiversité, rapproche les animaux des villes (Frank et al., 2019). Ceci peut créer des conflits entre la faune sauvage et les humains, ces deux espèces n'ayant pas l'habitude de se côtoyer dans un tel environnement. La résolution des conflits homme-nature peut prendre différentes formes. Si des actions de régulation des populations sont souvent tentées, il est également possible de coexister. La coexistence va au-delà d'une simple co-occurrence qui fait référence à deux espèces vivant dans le même espace au même moment (Harihar et al., 2013). Dans le cas de la coexistence, chaque espèce doit accepter la présence de l'autre et veiller à ne pas la déranger. Il s'agit donc d'une co-occurrence bienveillante, qui implique le partage des ressources et de l'espace.

La corneille noire (*Corvus corone*), oiseau généraliste et opportuniste, a vu ses effectifs augmenter de 2001 à 2019, toujours d'après le STOC (Fontaine et al., 2020). Elle se fait particulièrement remarquer en ville, où une densification de sa population est observée depuis une trentaine d'années, de manière concomitante à la modification de la gestion des poubelles sur le domaine public suite à plusieurs séries d'attentats dans les grandes villes. En effet, ces oiseaux ont maintenant un accès plus aisé aux restes de nourriture jetés dans ces poubelles, souvent réduites à de simples sacs en plastique transparent. Ces corvidés se rassemblent parfois en grands groupes dans les parcs urbains, pouvant compter jusqu'à plusieurs centaines d'individus. Il s'agit majoritairement de rassemblements d'individus immatures, pouvant alors causer des nuisances plus visibles comme vider les poubelles, arracher les fleurs des parterres ou dégrader les pelouses, à la recherche de vers ou de larves d'insectes. Dans certains de ces parcs, des mesures de réduction des nuisances ont été mises en place, telles que poser des couvercles sur les poubelles ou des filets de protection sur les plantations. Pourtant, certains maires d'arrondissements parisiens continuent de demander des autorisations de

destruction de corneilles, sans que l'on sache à ce jour si elles seraient efficaces pour réduire les impacts délétères. Effectivement, la corneille noire est classée « susceptible d'occasionner des dégâts » (code de l'environnement) dans de nombreux départements (pas dans Paris), sa régulation est donc autorisée par tir au fusil depuis la date de clôture de la chasse jusqu'au 31 juillet, mais elle peut également être piégée, et ses nids détruits, tout au long de l'année (Bouts, 2022).

1.2. Nuisances dues aux corvidés

1.2.1. Types de nuisances

En raison des dégâts qu'elles occasionnent, les corneilles noires sont classées « susceptibles d'occasionner des dégâts » (anciennement « nuisible ») selon l'arrêté du 30 juin 2015 du Code Rural et de la Pêche Maritime dans 84 départements de France (Thomé, 2019). Ces dommages ont toujours existé, mais deviennent plus visibles depuis quelques années à cause de l'augmentation des effectifs, surtout en ville, et de l'urbanisation croissante. Elles causent des dommages aussi bien en ville (nuisances sonores, fientes), qu'à la campagne, où elles sont accusées de manger les semis, les œufs des autres oiseaux et les petits mammifères.

La notion de « dommages » a été définie par Feare en 1974 (Feare, 1974), alors qu'il constatait les dégâts causés par des corbeaux dans des champs. Selon lui, ce terme désigne la perte de revenus d'un agriculteur, en raison des corbeaux qui se nourrissent dans son champ et sont à l'origine de coûts dus à la diminution des récoltes et aux moyens mis en œuvre pour l'empêcher. Une nuisance est définie comme « tout facteur qui constitue un préjudice, une gêne pour la santé, le bien-être, l'environnement » (Larousse, n.d.), et peut donc être utilisé comme un synonyme de dommage.

Les dommages occasionnés par les corvidés ont été étudiés dans divers pays. Depuis longtemps, les corneilles noires sont accusées d'abîmer les pousses de blé en Suisse, en mangeant les graines en germination (Naef-Daenzer, 1983). Plus récemment, en Autriche (vallée du Rhin autrichienne), a été constatée une augmentation du nombre de corneilles à proximité des décharges d'ordures ménagères et des sites d'agriculture intensive, sources de nourriture pour ces oiseaux. Elles y endommagent les cultures, et répandent les déchets, en y cherchant de quoi se nourrir (Preininger et al., 2019). De même, au Japon, à Sapporo, les corneilles (*C. corone* et *C. macrorhyncus*) fouillent les poubelles, abîment les fruits et céréales et sont agressives vis-à-vis des hommes qui passent près de leur nid (Takenaka, 2003). Elles sont également accusées d'impacter les populations des autres oiseaux, en les chassant et en mangeant leurs œufs. Le problème n'est toutefois pas aussi simple, les corneilles pouvant

également limiter les effectifs des prédateurs, et agir comme des régulateurs (Marzluff et al., 2001). Cependant, il a été prouvé que les grands corbeaux (*Corvus corax*), bien que natifs du désert de Mojave, s’y sont fortement développés ces dernières années, et sont en partie responsables du déclin des tortues du désert (*Gopherus agassizii*) (Kristan et al., 2004). En revanche, des études ont montré que les pies bavardes (*Pica pica*), les corneilles noires et les corbeaux (*Corvus spp.*) n’ont aucune influence sur le succès reproducteur et l’abondance de petits passereaux dont ils sont de potentiels prédateurs, donc ne limitent pas leur population (Chiron and Julliard, 2007; Madden et al., 2015).

Le même type de problématique est soulevé au Jardin des plantes : les corneilles y arrachent les pelouses et les fleurs, fouillent les poubelles, éparpillent les déchets, et certaines ont été accusées d’agressivité envers l’homme. C’est dans ce contexte qu’une étude des corneilles urbaines a été mise en place au Muséum National d’Histoire Naturelle (UMR 7204, CESCO) en collaboration avec la mairie de Paris, depuis 2015, pour mieux comprendre la dynamique de leur population, et ainsi pouvoir réduire efficacement leurs nuisances.

1.2.2. Causes des nuisances

Depuis quelques années, l’augmentation des corvidés en ville est à l’origine d’une recrudescence de conflits avec les humains (Pokorny et al., 2014; Yoda, 2019), principalement dus à la formation de grands groupes d’immatures, non encore territoriaux. Quelles sont les raisons qui poussent les corvidés à venir en environnement urbain ?

Il semblerait que la présence de zones de nourriture stables et prédictibles attire ces oiseaux. C’est le cas par exemple des zones de décharges et d’élevage, où les animaux domestiques sont nourris (Preininger et al., 2019). Les corvidés sont, en outre, capables de tirer profit de n’importe quel milieu, en partie grâce à leur régime généraliste, omnivore et opportuniste. Or, la déforestation et l’urbanisation (disparition de champs) ont des effets négatifs sur la diversité et viabilité des espèces natives et spécifiques d’une niche écologique, mais certaines espèces, dites “synanthropiques”, s’accommodent parfaitement de ce nouvel environnement, voire en tirent profit. C’est par exemple le cas de la corneille américaine, qui vit davantage dans les espaces herbeux et les arbustes que sur sols nus ou dans des forêts et exploite à son profit les habitats dispersés (association de surfaces imperméables et de végétation) créés par l’urbanisation. Ceci promeut l’augmentation des effectifs de cet oiseau aux Etats-Unis d’Amérique (US, Puget Sound region) (Withey and Marzluff, 2009). De même, les corneilles mantelées de Hongrie (*Corvus corone cornix L.*) préfèrent nicher dans les forêts ouvertes et les parcs, évitent les massifs forestiers fermés et les environnements trop artificiels. Elles présentent en outre une grande flexibilité dans le choix du site de nidification, qui peut expliquer leur nombre en expansion en ville (Kövér et al., 2015).

Au Japon également, une forte augmentation des populations de corneilles noires (*Corvus corone*) et de corbeaux à large bec (*C. macrorhynchos*), espèces natives de ce pays, a été constatée ces dernières années. L'urbanisation est là encore incriminée. D'autres facteurs pourraient entrer en jeu, tel le changement climatique, comme c'est le cas en Afrique par exemple. Cependant, son rôle n'est pas clairement établi au Japon et pourrait même y freiner la croissance des populations de corneilles. En effet, les modifications météorologiques se traduisent dans ce pays par des pluies, plus abondantes qui favorisent la pullulation de moustiques (*Culex* sp.), d'où une augmentation de la diffusion du virus de la fièvre du Nil occidental (West Nile) qui limiterait la taille de la population de corvidés (Yoda, 2019).

Dans le désert de Mojave, les activités humaines sont également responsables, du moins en partie, de la prolifération des corbeaux communs (Kristan et al., 2004). Le développement des routes, en accroissant la circulation automobile, est en effet à l'origine de la mort de nombreux mammifères, percutés par les voitures. Leurs cadavres, ainsi que les restes alimentaires d'origine anthropique, fournissent de la nourriture aux corbeaux, leur permettant ainsi d'accroître leur succès reproducteur. Il est à noter, toutefois, que les corbeaux de cette région ne nichent pas préférentiellement aux abords des routes, cette source de nourriture n'étant pas assez prédictible. Cette prédictibilité est en revanche assurée dans la plupart des villes grâce aux poubelles et zones de décharges, ainsi qu'aux promeneurs se distrayant en nourrissant les oiseaux.

Un paradoxe a toutefois été relevé par plusieurs études. Bien que les effectifs de corvidés urbains évoluent considérablement à la hausse, leur succès reproducteur n'est pas meilleur qu'à la campagne.

Ainsi, les corneilles urbaines de Lausanne ont un succès reproducteur plus faible que les corneilles rurales de Saint-Saphorin-sur-Morges (Suisse) : elles pondent moins d'œufs, leurs poussins grandissent et grossissent moins vite et sont plus légers à l'envol que ceux des corneilles rurales (Richner, 1989).

De même, aux Etats-Unis d'Amérique, la densité des populations de corneilles d'Amérique augmente plus rapidement dans les lieux urbanisés, sûrement parce qu'elles y ont besoin de moins d'espace. A la campagne, elles utilisent un vaste territoire pour s'alimenter, alors qu'en ville elles disposent de nourriture d'origine humaine en abondance (Marzluff et al., 2001). Cependant, leur succès reproducteur y est plus faible qu'en milieu rural. Des hypothèses ont été formulées pour expliquer la mauvaise reproduction des corneilles. Peut-être la nourriture de mauvaise qualité (aliments gras, sucrés, très transformés et éloignés des besoins « naturels » des corvidés) a-t-elle une influence négative sur la reproduction. Les nombreuses relations intraspécifiques pendant la reproduction, dues à la grande concentration d'individus sur un petit territoire, sont également susceptibles de diminuer la productivité des corneilles. La présence de prédateurs des nids, comme les rats-laveurs (*Procyon lotor*), pourrait aussi intervenir dans la diminution du nombre de poussins à l'envol. Les corneilles

urbaines survivent également moins bien que les corneilles rurales, ce qui pourrait être dû aux nombreux risques non naturels présents en ville, comme par exemple les collisions avec les voitures ou les fenêtres, qui s'ajoutent aux prédateurs qui, comme les corneilles, prolifèrent en milieu urbain. Par ailleurs, il est possible que les corneilles s'intoxiquent en consommant des proies contenant des toxines, présentes dans leur alimentation.

Le taux de reproduction des corneilles urbaines ne permettant pas d'expliquer leur augmentation en ville, il a été supposé que cet accroissement était dû à des flux de corneilles rurales, qui ont un meilleur succès reproducteur, vers la ville où elles trouveraient de la nourriture abondante et prédictible (Marzluff et al., 2001). Il pourrait s'agir d'un piège écologique, terme qui désigne une situation dans laquelle un habitat de faible qualité est plus attractif qu'un milieu de haute qualité, pour diverses raisons. Les individus s'installent donc dans cet habitat défavorable, au dépend de leur fitness (résultante des taux de reproduction et de survie) (Patten and Kelly, 2010).

Ainsi, ce sont principalement les activités humaines qui sont à l'origine de l'augmentation du nombre de corneilles en milieu urbain, et ceci est à prendre en compte dans les mesures de gestion des dégâts causés par les corvidés.

1.2.3. Mesures de réduction des nuisances dues aux corvidés

1.2.3.1. Régulation des populations de corvidés

1.2.3.1. Méthodes létales

Dès 1948, des solutions ont été recherchées pour réduire les dommages causés par les corbeaux freux (*Corvus frugilegus*) sur les cultures anglaises (Feare, 1974). Si des actions nationales n'étaient pas justifiées, des mesures étaient en revanche définies localement, en fonction de la situation. En 1974, des tentatives de protection des champs de céréales ont ainsi été mises en œuvre en Écosse. Par exemple, des régulations du nombre de corbeaux freux par tir au fusil ont été entreprises, avec peu de succès car il était difficile de tuer les corbeaux adultes. Les chasseurs ont donc plutôt essayé d'abattre les jeunes au moment où ils sortent du nid sans savoir parfaitement voler. L'avantage de cette technique était l'absence de coût pour l'agriculteur, les chasseurs étant souvent bénévoles. Toutefois, son efficacité était faible, le nombre de corbeaux tués une année n'impliquant pas forcément une diminution du nombre de nids l'année suivante. Ce manque d'efficacité est peut-être lié à la faible élasticité du taux de croissance à la survie juvénile, comme attendu chez les oiseaux longévifs. En effet, l'élasticité estime le changement relatif dans le taux de croissance d'une population pour une modification relative dans un paramètre vital (survie ou reproduction) (Benton

and Grant, 1999). Or, chez les oiseaux à longue durée de vie, la survie adulte influence d'avantage le taux de croissance de la population que la survie juvénile ou le taux de reproduction (Sæther and Bakke, 2000). Une autre explication qui peut expliquer le manque d'efficacité de ce type de régulation locale est liée à la dispersion (immigration locale) vers le site de régulation, si ce site est attractif pour les corvidés.

Les techniques létales sont toujours utilisées de nos jours, afin de tenter de diminuer les effectifs de corvidés, la plus courante étant le tir au fusil (Clergeau, 2000)

Toutefois, d'après un article récent (Preininger et al., 2019), deux années de chasse en Autriche n'ont pas permis de réduire le nombre de corneilles noires, et semblent même avoir eu l'effet inverse à certains endroits, comme illustré sur les figures 3 et 4. D'après les auteurs, il faudrait d'abord limiter les sources de nourriture d'origine humaine, afin que les corneilles se désintéressent de ces sites.

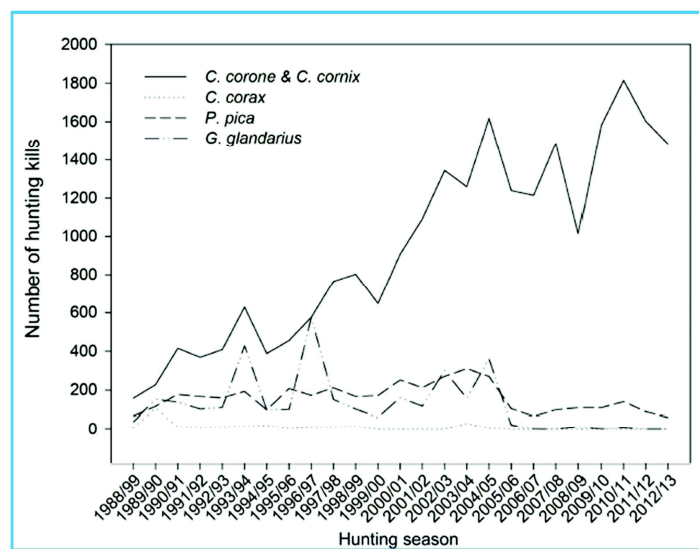


Figure 3 : Nombre de prises de corvidés (*Corvus corone*, *C. cornix*, *C. corax*, *Pica pica*, et *Garrulus glandarius*) pendant la saison de chasse annuelle de 1988 à 2013 à Vorarlberg, Autriche

Number of Huntings kills : nombre d'oiseaux tués ; *Hunting season* : saison de chasse (Preininger et al., 2019)

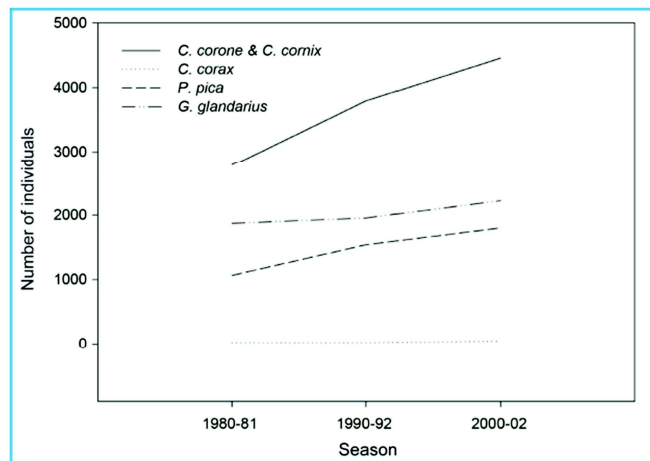


Figure 4 : Evolution de la taille des populations de quatre espèces de corvidés (*Corvus corone*, *C. cornix*, *C. corax*, *Pica pica* et *Garrulus glandarius*)

Les recensements ont été réalisés en 1980-81, 1990-92, 2000-02. Les représentations graphiques proviennent des données du «Brutvogelatlas » (Atlas des oiseaux nicheurs) ; Number of individuals : nombre d'individus ; Season : saison (Preiningner et al., 2019)

1.3.3.1.1. Méthodes non létales

En parallèle de l'élimination ciblée des corvidés, des techniques peuvent être mises en place pour tenter d'en réduire leur nombre sans toutefois les tuer : elles visent à les éloigner des sites où leur présence est problématique, en les effrayant, ou en les déplaçant.

La stratégie d'effarouchement était déjà employée par les agriculteurs écossais en 1974 afin de protéger leurs récoltes des corbeaux freux (Feare, 1974). Cependant, son efficacité variait en fonction de l'attrait que présentait le site pour les corvidés (il était difficile d'éloigner les corbeaux d'un champ très prisé) et de la présence d'autres zones intéressantes à proximité. Dans ce cas, l'effarouchement des corbeaux freux sur le premier site n'avait pour effet que de les déplacer dans un autre champ productif à proximité ; les mesures employées ne permettaient pas de les faire partir loin. Ces méthodes de dispersion ont été décrites par Feare (1974). Si les épouvantails étaient rarement utilisés, et l'exposition de corbeaux morts ne fonctionnait pas, comme cela a été confirmé sur des corneilles noires (Naef-Daenzer, 1983), les sacs de polyéthylènes étaient la méthode la plus courante. Cependant, ils n'éloignaient les corbeaux que pendant une journée, et ceux-ci se reportaient souvent sur une autre partie du champ. Les tirs réguliers aux sites d'alimentation étaient peu pratiqués par les agriculteurs car les recharges de fusils coûtaient cher et fonctionnaient mal, les corvidés retournant dans le champ 30 minutes après le tir d'effarouchement. Ils auraient peut-être été efficaces s'ils avaient été réitérés à chaque retour de corbeaux, mais cela aurait monopolisé une personne, diminuant d'autant la main d'œuvre aux champs. Les pistolets à gaz étaient, pour leur part, souvent employés car ils étaient particulièrement efficaces sur le moment. Toutefois, les oiseaux revenaient au bout de deux jours et

semblaient s'accoutumer aux détonations passés quelques jours. Enfin, les ballons remplis d'hydrogène n'étaient que rarement utilisés et leur efficacité n'a pas été testée.

Ainsi, dès le milieu du XX^e siècle les agriculteurs se sont rendu compte de la difficulté d'éloigner les corbeaux de leurs champs.

Vers 1990, les habitants des villes de Californie ont testé des solutions simples (comme crier, taper dans les mains ou des pieds, utiliser des leurres) pour éloigner les corneilles d'Amérique, et lutter contre les nuisances sonores et leurs fientes, mais sans succès. Par ailleurs, les mesures de régulation habituelles (tir au fusil, piégeage, empoisonnement, effarouchement avec un canon ou de la pyrotechnie) n'étaient pas acceptables par l'opinion publique ou non autorisées par la loi. Des scientifiques ont donc essayé d'effrayer les corneilles américaines des villes de Davis et Woodland (Californie) à l'aide d'enregistrements de cris d'un prédateur de corneilles et de sa victime, diffusés au niveau de dortoirs de corneilles. Ces sons dispersaient les corneilles immédiatement, mais uniquement à court terme, de nombreux corvidés revenant au bout de trois jours. Selon les chercheurs, une dispersion à long terme peut être obtenue une fois que les corneilles ont appris qu'aucun site n'est sûr, ce qui demande de diffuser les cris à tous les dortoirs, et s'avère donc très long. En outre, cette méthode déplace le problème, puisque les corvidés rejoignent alors d'autres dortoirs de la zone urbaine. Là encore, cette technique ne parvient pas à éloigner les corneilles sur de grandes distances et durablement. Enfin, la dernière limite de leur emploi est l'habitation des corneilles, qui ne sont plus effrayées lorsque les cris de détresse sont émis pendant une période trop longue (Goronzel and Salmon, 1993).

Les cris de détresse semblent donc effrayer temporairement les corvidés, à la ville comme à la campagne, comme cela avait été montré sur des corneilles noires en Suisse (Naef-Daenzer, 1983), mais ils sont difficiles à mettre en place à large échelle.

Les techniques non létales représentent, en particulier, une alternative à l'élimination des corvidés lorsqu'ils appartiennent à une espèce protégée. C'est le cas notamment du grand corbeau sur lequel deux méthodes de régulation non létales (la délocalisation et l'effarouchement par tirs au fusil) ont été testées à Saint Flour, où leur nombre avait augmenté à cause de la proximité d'une décharge. D'une part, le déplacement des individus n'a pas fonctionné en raison d'un comportement de « *homing* » (retour) des corbeaux, qui les pousse à retourner sur leur territoire (83 % des corbeaux marqués sont retournés dans le champ en l'espace de 3 ans). D'autre part, le dérangement non-létal (tirs) n'a diminué la densité de corbeaux que pendant quelques heures, ceux-ci revenant rapidement dans les champs. Cet échec est sûrement dû aux déplacements des corbeaux sur de grandes distances, comme l'a révélé le suivi d'individus équipés de GPS (Marchand et al., 2018).

De même, au Japon, tous les oiseaux sont protégés y compris les corneilles, c'est pourquoi des actions ne sont entreprises que par les officiers envoyés par l'Etat, et uniquement en cas de plainte des

citoyens. La principale mesure est la destruction des nids qui gênent, mais elle est peu efficace, car les corneilles le reconstruisent ensuite (si la destruction a lieu avant la ponte), et souvent dans des endroits inaccessibles aux hommes ou dissimulés (Yoda, 2019).

Ainsi, la régulation des corvidés ne fonctionne pas bien, car, avant de l'entreprendre, il faut agir sur les activités humaines, notamment en limitant la disponibilité de restes de nourriture d'origine anthropique. De plus, il est nécessaire de bien comprendre les mouvements des oiseaux, afin que ces mesures soient efficaces.

Ces méthodes de réduction des nuisances ont également été étudiées chez d'autres taxons, comme les mammifères terrestres. Il est apparu que les conflits entre les humains et les grands carnivores sont résolus plus efficacement par les méthodes non létales que par les translocations d'individus ou les mesures de régulation létales. Ces deux dernières techniques s'avèrent même souvent inefficaces voire mettent en péril les populations de grands carnivores, sans assurer une coexistence sur le long terme (Lorand et al., 2022). Avant d'entreprendre une action de régulation des populations, il faut donc étudier le fonctionnement démographique de cette espèce pour s'assurer de l'efficacité (ou non) d'une telle méthode.

1.3.3.2. Actions sur les activités humaines

Les activités humaines, en modifiant l'environnement, ont un impact sur la sélection d'habitat des espèces, donc potentiellement sur la densité d'individus à un endroit donné. En effet, la sélection d'habitat, en particulier chez les oiseaux, influence la survie, la fitness et finalement la dynamique des populations. Ainsi, les pressions de sélections poussent souvent les oiseaux à choisir des habitat de haute qualité pour se nourrir en minimisant les risques de prédation et de compétition (Jourdan et al., 2021). La sélection d'habitat est également conditionnée par la disponibilité des proies (Bühler et al., 2023), mais les oiseaux sont parfois amenés à faire des compromis entre disponibilité des ressources et conditions environnementales (Jourdan et al., 2021)

Dans ce contexte, il apparaît que les individus se maintiennent dans un habitat où la nourriture est abondante et les risques de prédation minimales. Il semble ainsi que pies, geais, choucas et corneilles sont attirés par la présence de poubelles, où la nourriture est facilement accessible (Szala et al., 2020). Pour diminuer le nombre de corvidés en ville, il serait donc judicieux d'agir sur leur environnement, et en particulier sur la disponibilité des ressources, afin de réduire l'attractivité des zones où elles se concentrent.

Ainsi, dans le désert de Mojave, il faudrait améliorer les clôtures routières pour diminuer la mortalité des mammifères sur les axes de circulation, qui fournit de la nourriture aux corbeaux communs. Il serait également profitable de couvrir les zones de déchets, afin de réduire les ressources disponibles pour les corbeaux (Kristan et al., 2004).

De même, à Vorarlberg (Autriche), les dommages causés aux cultures sont dus à la présence de décharges qui attirent les corneilles, favorisant une forte densité de corvidés. Afin de limiter le nombre d'oiseaux, il faudrait donc diminuer l'accès à ces ressources incluant la réduction des celles-ci (Preininger et al., 2019).

Des mesures de gestion des déchets ont ainsi été tentées au Japon, suite à l'échec des méthodes létales. Auparavant, à Sapporo, les poubelles étaient entreposées dans la rue, dans des sacs facilement percés par les corneilles. Elles ont donc été recouvertes de filets de nylon avec ou sans cadres en bois autour des déchets, ce qui a donné des résultats probants (figures 5 et 6).

Par ailleurs, il semblerait que les personnes qui se plaignent d'attaques de corneilles ont souvent des appréhensions ou des préjugés à l'égard de ces volatiles alors que celles qui ne craignent pas les corneilles ne se rendent pas compte qu'elles ont un comportement agressif. Le comportement hargneux des corneilles ne serait donc qu'un ressenti surévalué de la part des passants. Il pourrait également exister un cercle vicieux entre la destruction des nids et les attaques de corneilles : plus on détruit des nids, plus elles apprennent que les hommes représentent des ennemis (Takenaka, 2003).



Figure 5 : Exemples de mesures de réduction des nuisances dues aux corneilles au Japon

(a) Dépôt de déchets vandalisé par les corneilles à Susukino en 1991 ; (b) dépôt rendu inaccessible aux corneilles en 1994 (source: Takenaka, 2003)



Figure 6 : Exemple de méthode pour empêcher les corneilles de déchirer les sacs à déchets, qui a révélé son efficacité et sera recommandée par le Département Sanitaire de Sapporo (Japon).

(a) et (b) panneaux de contreplaqué en cours d'utilisation dépliés en cercle. (c) panneaux repliés quand inutilisés (source: Takenaka, 2003)

Enfin, des solutions simples et de bon sens, peuvent être entreprises pour limiter les dommages aux cultures, telles que l'enfouissement des semis ou la plantation de haies près des cultures, pour attirer les rapaces prédateurs de corneilles (Thomé, 2019)

Aux Tuileries et au jardin des plantes, des filets ont été posés sur les plantations, afin de les protéger contre les arrachages par les corneilles, et des couvercles ont été ajoutés aux poubelles. Ces deux solutions fonctionnent bien, comme j'ai pu le constater par moi-même.

1.2.4. Rôle écologique des corvidés

En dépit des dommages qui leur sont imputés, les corvidés sont très utiles, et comme tout être vivant, ils constituent un maillon essentiel de la chaîne alimentaire et jouent de nombreux rôles écologiques.

Dans son étude écologique sur les corbeaux freux, Feare (1974) relativise les nuisances qui leur sont imputées en soulignant leurs actions bénéfiques pour l'agriculture. En effet, ils mangent de nombreux insectes parasites des cultures, telles les larves de tipules (*Tipula* spp.) et diminuent ainsi leur nombre ce qui leur confère un rôle protecteur. Certains corvidés, comme les corbeaux freux (Thomé, 2019) et les corbeaux à gros bec (*Corvus macrorhynchos*) (Kurosawa et al., 2003) participent même à la dissémination de graines, en les consommant.

En outre, grâce à leur nécrophagie, les corvidés nettoient les routes des cadavres et évitent la contamination des champs par les maladies. Ils ingèrent des parasites sur le dos des moutons (*Ovis aries*) et vaches (*Bos taurus*) (Thomé, 2019).

Enfin, les corneilles peuvent servir de sentinelles pour certaines maladies virales (Virus du Nil occidental, virus Usutu), car elles font partie du cycle épidémiologique de ces virus, au même titre que l'Homme (bien qu'ils ne jouent pas le même rôle), et présentent une très forte mortalité lorsqu'elles sont touchées (Withey and Marzluff, 2009).

Ainsi, les corneilles et plus généralement les corvidés sont partie intégrante de l'écosystème et leur destruction complète créerait un déséquilibre (Yoda, 2019). Il faut donc bien considérer les bénéfices qu'ils apportent et comparer les avantages et inconvénients dans la perspective d'une régulation éventuelle de leur population, afin de n'y procéder qu'en cas d'extrême nécessité. De plus, la régulation des individus soulève des questions éthiques. Le principal problème n'est pas tant les corvidés *per se*, mais plutôt l'augmentation de leur nombre, lié aux activités humaines, et leur plus grande proximité avec les hommes ainsi qu'à l'inadéquation de leur comportement avec ces activités. Il s'agit donc d'un problème global, et avant de chercher à éliminer les corvidés, il faudrait réfléchir aux moyens de modifier nos habitudes, tant pour mieux respecter les espèces peu adaptables à l'urbanisation, que pour éviter d'être gênés par celles qui tirent profit de nos modes de vie.

1.3. Dispersion et déplacements

1.3.1. Définition de la dispersion

La dispersion au sens démographique désigne le déplacement d'un individu depuis son lieu de naissance vers un site de reproduction (dispersion natale ou pré-reproductive) ou son déplacement entre des sites de reproductions successives (dispersion post-reproductive ou dispersion reproductive) (Matthysen, 2012). Elle peut être divisée en trois étapes : émigration, transfert et immigration (également appelées phases de départ, d'errance et d'installation) (Baguette and Van Dyck, 2007; Matthysen, 2012). La dispersion influence fortement la dynamique des populations, et est un facteur de la croissance des populations, notamment en zone urbaine (Withey and Marzluff, 2005).

Au cours de ma thèse, je me suis intéressée à des mouvements locaux, à des échelles spatiale et temporelle plus restreintes, qui ne sont pas nécessairement de la dispersion. En effet, ces mouvements (appelés « déplacements » dans la suite du texte, par opposition à la dispersion sensu stricto) ont été observés sur des périodes de trois mois, et ne sont pas forcément liés à la reproduction, puisqu'une corneille observée à un endroit donné ne s'y reproduit pas nécessairement. Il s'agit plutôt de déplacements variés, tels la prospection alimentaire ou des déplacements vers la zone de dortoir. Ils ne permettent donc pas de comprendre le fonctionnement démographique des populations de corneilles parisiennes, mais leur étude a une grande importance pour la gestion de ces populations. Ils permettent

en effet de savoir combien d'individus sont présents à un endroit à un moment donné, et d'interpréter les variations de survie apparente.

1.3.2. Capacité de déplacement des corneilles : milieu rural *versus* milieu urbain

La question s'est posée de savoir à quelle échelle s'effectuait les déplacements des corvidés, afin de déterminer s'ils pouvaient contribuer aux variations de leur abondance (dynamique ou effet tampon) dans certaines zones.

La capacité de déplacements des corbeaux freux a été suspectée par Faere (Feare, 1974) qui a comparé des sites où une régulation des corvidés était mise en place, et d'autres où aucune mesure n'était prise. Au bout de quelques jours, le nombre de corbeaux, réduit dans les zones soumises à des mesures de régulation, redevenait comparable entre ces deux types de sites, démontrant un déplacement des individus entre les deux zones.

Les déplacements des corvidés ont été par la suite étudiés chez différentes espèces.

Il a ainsi été montré que le grand corbeau est capable de parcourir de grandes distances pour retourner sur son territoire, après en avoir été éloigné (Marchand et al., 2018).

Les corneilles d'Amérique (*Corvus brachyrhychos*), quant à elles, présentent des patrons de dispersion très variables selon les individus. En effet, elles peuvent se disperser à n'importe quel âge dès lors qu'il s'est écoulé au moins deux mois après l'envol. Certaines retardent même leur dispersion d'un ou deux ans voire aident leurs parents à élever une nouvelle nichée, ce comportement étant observé plus fréquemment chez les femelles que chez les mâles (Caffrey, 1992). Mais dans une étude plus récente sur des corneilles noires d'Espagne, il semblerait que ce soient les mâles qui demeurent davantage sur le territoire natal (Baglione et al., 2009).

L'hypothèse d'échanges entre la ville et la campagne a été formulée par Marzluff et ses collaborateurs (Marzluff et al., 2001) qui travaillaient sur les corneilles d'Amérique de Seattle. La population urbaine a en effet beaucoup augmenté malgré un taux de reproduction médiocre, tandis que celle de la campagne restait stable, en dépit d'une très bonne reproduction. Il semblerait donc que ce soit l'immigration de corneilles rurales en ville qui contribuerait à la croissance de la population urbaine (dynamique source/puits). Cette théorie a été approfondie par Withey et Marzluff (Withey and Marzluff, 2005) sur ces mêmes corneilles. Ils ont montré que leur survie était meilleure en milieu rural et suburbain qu'urbain, et que les corneilles rurales émigraient en ville. Par ailleurs, ce sont surtout les jeunes qui migraient vers un nouveau territoire, afin de s'y reproduire. Les chercheurs ont ainsi mis en évidence l'effet « éponge » des villes qui absorbent l'excès d'individus des milieux suburbains,

phénomène permis par la création de nouveaux sites de reproduction (ouverture des forêts, création de nouveaux sites d'alimentation). Ils n'ont cependant pas exclu la possibilité que les jeunes retournent ensuite dans les quartiers suburbains pour se reproduire. La dynamique démographique des corneilles noires pourrait être décrite à l'aide du modèle des métapopulations, désignant une population divisée en populations locales instables, se développant dans des îlots d'habitats favorables, entourés par des zones d'habitats défavorables (Hanski, 1998). Les échanges entre ces habitats plus ou moins favorables sont régis par des dynamiques de type source/puits (Kawecki, 2004; Marzluff et al., 2001).

1.4. Problématiques

Le but de cette thèse est de comprendre le fonctionnement démographique de la population parisienne de corneilles, et notamment si elles forment une population fermée, ou si elles sont en interaction avec les corneilles des milieux suburbains et ruraux. L'objectif final est de développer un modèle cohérent de dynamique de populations qui pourra être utilisé pour développer des scénarios mimant des mesures de gestion et/ou de régulation locales seraient efficaces pour réduire durablement le nombre de corvidés en ville, et ainsi diminuer l'intensité de leurs nuisances, et si tel n'est pas le cas, de trouver des solutions alternatives.

Dans un premier temps, j'ai estimé divers paramètres démographiques des corneilles noires de Paris. J'ai estimé le sex-ratio des corneilles noires à Paris grâce à du sexage moléculaire, associé à une analyse en composantes principales, afin de pouvoir relier le sexe aux mesures morphométriques des corneilles. Puis, j'ai évalué la survie de ces corvidés dans un environnement urbain « usuel » ou avec une diminution de la disponibilité des ressources alimentaires d'origine humaine. Dans ce but, j'ai utilisé le confinement instauré en 2020 pour lutter contre l'épidémie de COVID-19, et qui permettait de s'affranchir de la présence humaine dans les rues de Paris. Ensuite, j'ai estimé des paramètres de reproduction à l'aide d'un suivi des nids de corneille dans Paris. Enfin, j'ai réalisé des modèles démographiques qui ont permis d'estimer le taux de croissance, l'élasticité et la composition à l'équilibre d'une population théorique de corneilles noires parisiennes. Enfin, j'ai testé une mesure de réduction des nuisances des corneilles noires, ciblant leur environnement.

2. Matériel et méthodes

2.1. Présentation du modèle d'étude : la corneille noire (*Corvus corone*)

2.1.1. Description

La Corneille noire (*Corvus corone*) est un oiseau de l'ordre des passériformes (passereaux) et de la famille des corvidés. Mâles et femelles sont identiques, et ne changent pas d'apparence entre l'été et l'hiver : le plumage est entièrement noir avec des reflets bleus, et la base inférieure de la mandibule supérieure est recouvertes de soies noires (Coombs, 1978). En moyenne, les mâles sont plus grands que les femelles, mais il existe un fort chevauchement biométrique. Les juvéniles se distinguent des adultes par leur palais rose et leurs plumes juvéniles plus brunes. L'espèce est présente en Europe de l'Ouest et en Asie, où elle fréquente les milieux ouverts, les prairies, les lisières de forêts et les côtes. La corneille noire regroupe deux sous-espèces : la corneille d'Europe de l'Ouest (*Corvus corone corone*), sédentaire, peuple une partie de l'Europe occidentale (Espagne, France, Benelux, Allemagne, Suisse et une partie des Iles britanniques et du Danemark), tandis que l'aire de répartition de la corneille asiatique (*Corvus corone orientalis*), qui est migratrice, s'étend de la Russie jusqu'à l'océan Pacifique. La Corneille mantelée (*Corvus cornix*), auparavant considérée comme une sous-espèce (François, 2020a), peuple une zone se trouvant entre les aires de répartition des corneilles noires asiatique et orientale. Aux Etats-Unis d'Amérique, vit une autre espèce, la corneille américaine (*Corvus brachyrhynchos*) (Coombs, 1978), tandis qu'en Asie du Sud-ouest, on peut observer le corbeau à gros bec (*Corvus macrorhynchos*) (Juignet, 2013), deux corvidés particulièrement étudiés. La corneille noire, oiseau omnivore et charognard, s'est également bien adaptée aux villes, où elle affectionne parcs et jardins. Le nid est construit de préférence dans de grands arbres, mais des lieux éclectiques peuvent être utilisés en cas de nécessité : rebord de falaise, sol voire même poteaux électriques (Coombs, 1978). Elle atteint la maturité sexuelle vers 15 à 18 mois, et forme des couples monogames unis pour la vie qui réalisent une nichée par an, comportant 3 à 6 œufs. Ceux-ci sont déposés de mi-avril à début mai puis l'incubation, assurée par la femelle, dure environ 3 semaines. Les soins aux poussins sont assurés par les deux parents, et les jeunes volent à l'âge de 6 semaines environ (Oliosio, 2016). Son espérance de vie est de 18 à 20 ans, ses principaux prédateurs étant l'homme et les corneilles noires en période de reproduction, mais également les oiseaux de proie (François, 2020a). La corneille noire est souvent confondue avec deux autres corvidés : le grand corbeau (*Corvus corax*), et le corbeau freux (*Corvus frugilegus*) (Barbeau, 2019) (figure 7). La corneille noire est entièrement noire, sauf l'œil des jeunes oiseaux qui est plus clair, et leur palais qui est rose. Son bec est plus court que celui des deux autres espèces, et sa queue courte et carrée, et

son envergure est de 92 à 100 cm (François, 2020a). Son cri est le plus sonore des trois espèces. Territoriales, les corneilles sont souvent observées en couples, qui nichent isolés dans de grands arbres (François, 2020b). Seuls les jeunes de l'année, n'ayant pas encore de territoire, et les individus sans partenaires peuvent se rassembler dans les villes, en quête de nourriture.

Le corbeau freux a sensiblement la même taille que la corneille noire (envergure : 81 à 94 cm) mais son bec gris et pointu, avec une zone de peau nue gris clair autour de sa base, permet de le distinguer aisément de la corneille noire. De plus, sa tête est plus anguleuse et son front plus marqué que celui de la corneille noire, et sa queue, longue et cunéiforme, dépasse l'extrémité des ailes au repos. Son cri est plus bref et plus aigu. Il niche en colonies (corbeautières) dans de grands arbres et migre ou hiverne en bandes rassemblant de nombreux individus dans les champs et les villes, contrairement à la corneille noire. (figure 7).

Le grand corbeau est le plus grand des trois corvidés, son envergure pouvant atteindre 115 à 160 cm. Son bec est également très fort comparativement à la tête. Il niche dans les falaises rocheuses de Bretagne et Normandie, ainsi que dans les massifs montagneux (François, 2003) (figure 3).

Une dernière espèce pouvant être confondue avec la corneille noire est le choucas des Tours (*Coloeus monedula*). Il est cependant plus petit, son bec est plus court, ses yeux sont bleu-gris et sa nuque grise. Quelques couples nichent dans le bois de Vincennes, et viennent se mêler aux corneilles sur les zones d'alimentation (François, 2020c) (figure 7).



Figure 7 : Quatre espèces de corvidés.

(a) Corneille noire (*Corvus corone*) (source : Frédéric Jiguet) ; (b) Choucas des tours (*Coloeus monedula*) (François, 2020c) ; (c) Corbeau freux (*Corvus frugilegus*) (François, 2020b) ; (d) Grand corbeau (*Corvus corax*) (François, 2003)

2.1.2. Comportement alimentaire

Les corneilles noires sont opportunistes, généralistes, se nourrissant aussi bien de restes de nourriture humaine que d'insectes et petits mammifères.

Les choucas, corbeaux freux et corneilles noires adoptent une grande diversité de comportements alimentaires, comme illustré en figure 8 (Lockie, 1956).

- Sauts : utilisés quand les diptères volants sont abondants (mai, juin, août, septembre, octobre) ou pour attraper des végétaux ; les sauts sont parfois spectaculaires.
- Le picorage (« *pecking* ») sert à attraper la nourriture en surface du gazon.
- L'exploration en surface (« *surface-probing* ») : le bec, enfoncé dans une touffe d'herbe, est ouvert pour séparer les brindilles et accéder aux proies qui y sont cachées. Une technique

alternative consiste à garder le bec fermé et à l'utiliser comme un levier pour mettre les tiges de côté. Les trois espèces utilisent cette méthode.

- Le « *clod-turning* » (retournement de la terre) consiste à tourner un objet sur le sol, par exemple un bout de bois.
- Le sondage en profondeur (« *deep-probing* ») : le bec est enfoncé dans les trous des larves de tipules (*Tipulidae*) et de certains vers de terre (*Lumbricina*), puis les mandibules sont ouvertes pour élargir la cavité. Les corbeaux freux sont les plus efficaces dans ce domaine pour utiliser cette technique.
- La fouille (« *digging* ») est utilisée quand il est difficile de sonder le sol. Les oiseaux creusent puis élargissent le trou par sondage ou en utilisant leur bec comme levier. De petits coups sont donnés sur les murs du terrier dont le ver de terre est extirpé. Choucas et corneilles noires y ont rarement recours.
- Le bond (« *pouncing* »), utilisé pour attraper les vers de terre, a rarement été observé, et uniquement chez la corneille noire et le corbeau freux. L'oiseau marche sur la pelouse et soudainement bondit et plonge son bec verticalement vers le bas. Il recule immédiatement, tire et extirpe lentement le ver de sa galerie.

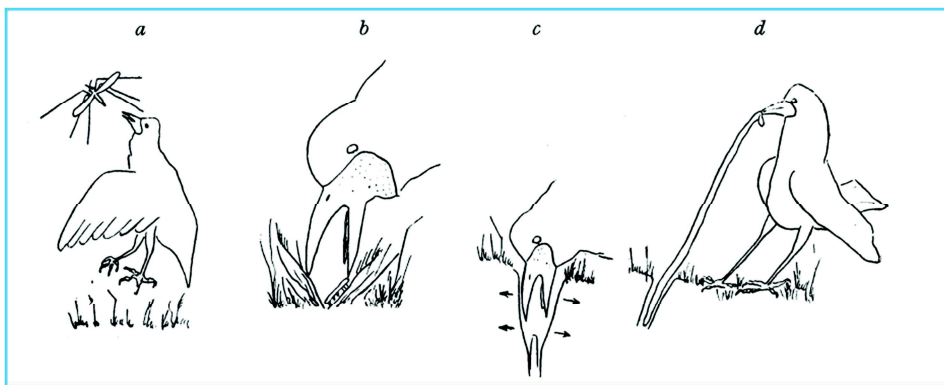


Figure 8 : Comportement alimentaire du corbeau freux dans une prairie.
(a) Saut ; (b) Exploration en surface ; (c) Sondage en profondeur ; (d) Bond (Lockie, 1956)

Les corneilles noires femelles utilisent davantage le picorage (« *pecking* ») et le « *clod-turning* » que les mâles, qui préfèrent le sondage de surface et en profondeur (Holyoak, 1970).

Les corvidés, charognards et opportunistes, ont su tirer profit de l'environnement urbain pour se sustenter, tout en conservant un régime alimentaire varié, pour couvrir leurs besoins essentiels. Par exemple, les pelotes de réjection des grands corbeaux (*Corvus corax*) du désert de Mojave contiennent des restes de petits reptiles, d'arthropodes (surtout d'insectes), de plantes mais aussi de déchets d'origine anthropique (Kristan et al., 2004). Leur composition semble dépendre de la distance à la route la plus proche, les grands corbeaux consommant les carcasses des mammifères tués sur les voies publiques. Les corbeaux à gros becs (*Corvus macrorhynchos*) de Tokyo (Japon) consomment

également une grande variété de nourriture (œufs d'oiseaux, poussins, insectes, graines et fruits, déchets et animaux morts), s'adaptant aussi bien aux environnements urbains que ruraux (Kurosawa et al., 2003). Durant l'hiver, ils mangent des plantes, ce qui atteste de leur capacité à conserver leur régime originel (baies et fruits) afin de couvrir leurs besoins essentiels. A Tokyo, s'y adjoignent les déchets entreposés dans des sacs plastiques, que les oiseaux déchirent facilement, accédant ainsi à une source de nourriture prédictible et abondante. Les corneilles noires sont également omnivores, se nourrissant de graines, fruits, mais également d'invertébrés (coléoptères) et de petits mammifères, des restes correspondant ayant été retrouvés dans leurs pelotes de réjection et dans leurs gésiers (François, 2020a; Holyoak, 1970). S'il leur arrive de chasser d'autres oiseaux, ou de piller leurs nids, elles sont également nécrophages et opportunistes, exploitant notamment les restes alimentaires des humains (François, 2020a). Cette capacité d'adaptation contribue certainement à la forte augmentation de leur nombre en ville

2.1.3. Comportements reproducteur et social

2.1.3.1. Organisation sociale

La dominance a initialement été définie par Schjelderup-Ebbe en 1922 (Schjelderup-Ebbe, 1922) comme un attribut issu d'un modèle d'interactions agonistiques répétées entre deux individus, caractérisé par un résultat constamment en faveur du même protagoniste, et une réponse de soumission de son opposant, plutôt qu'une escalade. Le statut du vainqueur est dominant, tandis que le perdant et subordonné. Le statut de dominance se réfère à des dyades tandis que le rang de dominance (faible ou élevé) désigne la position dans la hiérarchie sociale, donc dépend de la composition du groupe. En effet, la dominance est une mesure relative, et non une propriété absolue des individus (Drews, 1993).

Cette notion de dominance est applicable aux populations de corneilles noires, qui se structurent d'une part en couples reproducteurs occupant et défendant un territoire, et d'autre part en groupes (« flock ») d'individus non reproducteurs, constitués majoritairement d'immatrices, mais également de couples ne possédant pas de territoire, et d'individus de plus de 5 ans. Les corneilles qui possèdent un territoire sont dominantes, et les mâles sont dominants sur les femelles. La taille est d'ailleurs un critère déterminant de la hiérarchie, les corneilles les plus imposantes ayant un rang social supérieur. Les corneilles qui détiennent un territoire restent en couple toute l'année, mais la taille de leur territoire varie au cours du temps. Sa surface est minimale en période de reproduction, seul un espace restreint autour du nid étant défendu, et plus importante en hiver, deux territoires voisins pouvant alors se chevaucher (Coombs, 1978).

En hiver, les corneilles passent la nuit dans des dortoirs, situés en haut de grands arbres, qui peuvent regrouper des centaines d'individus (Coombs, 1978, 1978).

2.1.3.2. Comportements d'agression et territorialité

Les couples reproducteurs défendent leur territoire toute l'année, en effet environ la moitié des nids sont réutilisés d'une année sur l'autre (Coombs, 1978). Les corneilles noires sont donc très agressives contre les intrus conspécifiques, surtout en période de reproduction, puisqu'elles défendent plus particulièrement la zone proche du nid. Elles se montrent également plus vindicatives envers les corneilles du « *flock* », qui tentent des intrusions par groupe de 4 ou 5, qu'à l'encontre des couples voisins (Coombs, 1978). Ceci implique une reconnaissance de chaque individu. Parmi les corneilles qui tentent d'envahir un territoire, il arrive qu'un mâle particulièrement puissant et agressif soit toléré temporairement par le couple résident. Ce « troisième oiseau » (« *third bird* ») (Coombs, 1978), qui peut être un jeune d'une nichée ultérieure du couple (mais pas toujours), est autorisé à se nourrir sur leur territoire, qu'il aide également à défendre.

Les corneilles noires forment des groupes hiérarchisés, dans lesquels la taille et le sexe sont des critères primordiaux pour déterminer le rang social. Ainsi, les mâles les plus imposants sont dominants sur les femelles. Cette hiérarchie est notamment maintenue par des attaques coopératives, telle l'agression de coalition. Cette terminologie désigne l'engagement d'un groupe d'individus dans un comportement coordonné au détriment d'un congénère cible (Holtmann et al., 2019). Principalement étudiée chez les corneilles mâles, elle se déroule en trois étapes : recrutement, chasse coordonnée et attaque (figure 9). Elle a récemment été observée dans des groupes hiérarchisés de corneilles noires femelles. Les corneilles dominantes y forment des alliances avec les corneilles de rang social inférieur, afin de s'attaquer à un individu de rang hiérarchique très faible. Ce type d'attaque se termine souvent par la mort de la corneille cible et semble être une stratégie de la corneille dominante pour sécuriser sur le long terme ses avantages sociaux (Holtmann et al., 2019).

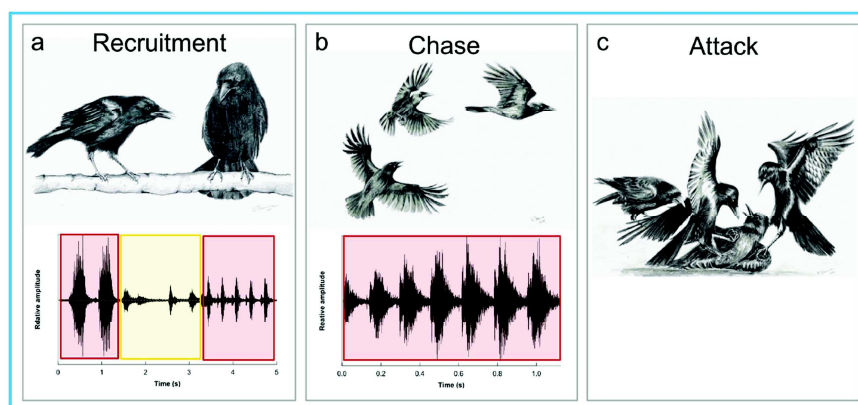


Figure 9 : Séquence de comportements et vocalisations caractérisant l'agression de coalition dans un groupe social de corneilles noires femelles non apparentées et sexuellement immatures

(a) Recrutement - L'individu dominant C45 (gauche) recrute le deuxième individu le plus dominant C59 (droite). Le recrutement est caractérisé par des relations sociales et une série de vocalisations spécifiques entre C45 (rouge) et C59 (jaune). (b) Chasse - Les alliées s'engagent dans une poursuite coordonnée de la victime subordonnée (C58, en haut à droite), initiée par une vocalisation de C45. (c) Attaque - Les deux agresseurs immobilisent la victime en lui piquant la tête. Un quatrième oiseau (C29, à droite) intervient, certainement pour assister la victime, en poussant sur l'une des ailes d'un agresseur (source: Holtmann et al., 2019).

Seules ou en groupe, les corneilles noires attaquent également d'autres espèces. Pour chasser les prédateurs elles ont recours au houspillage ou « *mobbing* » : elles se rassemblent, et attaquent bruyamment l'individu (souvent un rapace) pour le décourager. Elles s'en prennent aussi à d'autres espèces, sans qu'il soit toujours possible de déterminer s'il s'agit d'une proie ou d'un potentiel danger (pies, écureuils, geais) (Coombs, 1978).

Les corneilles noires forment donc une société complexe, dans lesquelles les comportements d'agression, solitaires ou coordonnées, sont essentiels au maintien de la hiérarchie.

2.2.3.1. Reproduction et coopération

La plupart des corneilles noires élèvent les jeunes au sein de couples monogames, unis pour la vie. Toutefois, le comportement social varie en fonction des populations, certaines mettant en œuvre un élevage coopératif, c'est-à-dire un système reproductif dans lequel plus de deux individus dispensent des soins aux jeunes. Ce type de fonctionnement a été particulièrement étudié en Espagne septentrionale, où la plupart des territoires (73,3 %) est occupé par des groupes cohésifs comptant jusqu'à neuf individus : le couple reproducteur, et des auxiliaires, ou aidants, qui sont de deux types (Baglione et al., 2009). D'une part, certains jeunes de la nichée de l'année précédente retardent leur dispersion (processus écologique qui implique le déplacements d'individus loin de leur population d'origine, dans le but de se reproduire sur un autre territoire (Croteau, 2010)) d'un ou 2 ans afin de seconder leurs parents dans l'élevage des corneillons de l'année, formant ainsi des familles. D'autre part, des immigrants, bien que non apparentés, peuvent également contribuer aux soins aux jeunes. Ainsi, l'élevage des juvéniles est réalisé par des couples non assistés (25 % des territoires), par des couples assistés de jeunes apparentés non-dispersants ou par groupes mixtes (couples associés à des apparentés non-dispersants et des immigrants) (Baglione et al., 2002b).

La contribution effective des auxiliaires est très variable en fonction des individus, certains ne participant pas au nourrissage des poussins. Par ailleurs, chez les corneilles noires d'Espagne il semble que les mâles retardent plus souvent leur dispersion que les femelles, et que les groupes cohésifs soient constitués majoritairement de mâles (Baglione et al., 2009, 2002b), alors que ce serait l'inverse chez les corneilles d'Amérique (Caffrey, 1992).

La dispersion retardée des juvéniles est donc l'un des facteurs déterminants de la socialité chez les corneilles. Ce comportement semble déterminé par des facteurs environnementaux plutôt que génétiques, puisque des juvéniles issus d'une population non-coopérative expriment un comportement d'aide quand ils sont élevés par une population coopérative (Baglione et al., 2002a). Ainsi, la philopatrie (tendance des individus à rester dans leur zone d'origine) se manifeste préférentiellement dans les environnements les moins variables et compétitifs, et semble associée à la présence de

reproducteurs toute l'année sur leur territoire. Tel est le cas en Espagne, où les juvéniles ont un accès privilégié aux ressources du territoire parental, et sont donc plus enclins à retarder leur dispersion. En revanche, les corneilles d'Italie abandonnent souvent leurs jeunes après les avoir élevés, qui n'ont par conséquent aucun intérêt à demeurer sur leur territoire natal (Baglione et al., 2005).

2.1.4. Capacités cognitives

Les corneilles, comme beaucoup de corvidés, ont développé une cognition supérieure, définie comme les “fonctions spécialisées qui acquièrent les informations sur les buts et moyens de sélectionner et coordonner les routines innées et bien établies” (Miller and Wallis, 2009), ce qui sous-entend la capacité à effectuer des efforts mentaux considérables. Ces compétences sont sûrement liées à la flexibilité écologique et aux stratégies complexes d'alimentation et de comportement social des corvidés, capables de s'adapter à des environnements complexes et variables.

Comme la plupart des corvidés, les corneilles noires possèdent des capacités cognitives remarquables. Elles sont par exemple capables de mémoriser les visages des humains, et même de les reconnaître à leur démarche. En effet, elles identifient un « ennemi », même masqué, auquel elles ont déjà été confrontées, et signalent son arrivée par des croassements sonores. Elles ont également une grande capacité d'apprentissage et de transmission des informations au sein du groupe mais peuvent aussi exploiter les informations d'autres espèces. Elles parviennent en effet à distinguer les sons émis par des humains et des choucas familiers ou non familiers, donc à identifier des espèces différentes par leurs productions sonores (Wascher et al., 2012).

Par ailleurs, le répertoire cognitif des corneilles noires a été comparé à celui de singes macaques rhésus (*Macaca mulatta*) ou crabier (*Macaca fascicularis*), et notamment la mémoire de travail (Balakhonov and Rose, 2017). Il s'agit d'une mémoire à court terme, qui désigne la capacité à maintenir et manipuler des informations sur de courtes périodes de temps. Elle est limitée, reliée à l'intelligence individuelle chez les humains et souvent utilisée comme synonyme de « capacité cognitive ».

Les performances de deux corneilles noires, entraînées pendant 10 mois, puis testées durant 10 jours ont été évaluées sur un paradigme de mémoire de travail, adapté d'une expérience récente sur des singes rhésus. Il en est résulté que les performances des corneilles sont proches de celles des singes (Balakhonov and Rose, 2017).

Enfin, les corneilles semblent présenter des capacités de “permanence de l'objet”, un composant de la cognition physique qui désigne la connaissance qu'un objet existe toujours quand il

est hors de vue ou déplacé (Hoffmann et al., 2011). Ainsi, de jeunes corneilles persévèrent dans la recherche de nourriture après son déplacement, surtout lorsque le mouvement est rotationnel et visible. Cependant, elles échouent lors de déplacements plus complexes. Elles développent donc des capacités de permanence de l'objet comparable aux autres espèces de corvidés, l'âge de réussite du test semblant dépendre de celui d'envol.

Comme les autres corvidés, les corneilles noires ont des comportements s'apparentant à des jeux. En effet, certaines ont été vues faisant du toboggan sur un jeu pour enfant, et même utilisant un couvercle de pot à confiture pour faire du *snow-board* sur un toit recouvert de neige (Ackerman, 2019).

2.2. Données et méthodes principales

2.2.1. Jeu de données

Les corneilles noires sont capturées à Paris, au Jardin des Plantes (48.84°N, 2.36°E) depuis 2015, à l'aide d'une cage de capture de 8m², dans laquelle elles entrent par un trou horizontal dans le toit, mais dont elles ne peuvent pas sortir. La présence de corneilles dans la cage est vérifiée tous les jours, et les oiseaux sont marqués puis relâchés au maximum 24h après leur capture. L'autorisation de capture et de baguage a été obtenue par le Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CRBPO) sous la référence PP883. Une fois capturé, chaque oiseau est marqué avec une bague en métal portant le numéro d'identification national du CRBPO, et une paire de bagues en plastique coloré (une sur chaque tarse), portant un numéro unique, visible à distance par les bénévoles. L'âge de l'individu est identifié grâce à la couleur du palais (rose chez les individus de première année, noir chez les adultes), et le contraste de mue chez les individus de première année (Demongin, 2013). Des mesures biométriques sont réalisées pour chaque oiseau : hauteur du bec (mesurée à l'extrémité distale de la narine), longueur du bec (depuis la base du crâne jusqu'à l'extrémité du bec), longueur de l'aile (sur aile pliée) et longueur du tarse. Les mesures sont effectuées à l'aide d'un pied à coulisse avec une précision de 0.1mm (pour le tarse et le bec) et à l'aide d'une règle (précision de 1mm) pour l'aile. Les mesures sont réalisées par un seul opérateur (Frédéric Jiguet).

Les corneilles noires sont ensuite recapturées « visuellement » par des bénévoles, selon un principe de sciences participatives. Chaque observateur peut identifier un oiseau à l'aide de son numéro de bague colorée, puis reporter cet identifiant, ainsi que la date et la localisation sur une plateforme dédiée (<http://corneilles-paris.fr>). Chaque observation indiquée sur la plateforme est vérifiée et éventuellement validée. Nous avons utilisé cette base de données validée, ainsi que les informations collectées au moment de la capture, pour générer les histoires de vie des corneilles baguées de 2015 à 2021. Les observations de corneilles sont réalisées en continu tout au long de l'année, ce qui diffère des modèles de capture-marquage-recapture classiques, dans lesquels les sessions de capture doivent être de courte durée comparé aux intersessions. Toutefois, cette règle peut être violée à condition que le taux de recapture soit supérieur à 20%, ce qui était le cas dans notre étude (O'brien et al., 2005).

2.2.2. Capture-Marquage-recapture

Les modèles de capture-marquage-recapture (CMR) sont basés sur la capture et le marquage individuel des animaux au cours de sessions, suivis de recapture (physique ou simplement visuelle) lors de sessions ultérieures. Ceci permet de générer des historiques de recaptures individuelles, une par animal, qui donnent des informations sur la survie, les déplacements des individus et la taille de la population (Pradel, 1996). Cette méthode, qui ne requiert pas de matériel onéreux, permet de suivre un

grand nombre d'individus, et ainsi d'obtenir une grande quantité de données sur de longues périodes. Ceci permet d'avoir une vision globale de la dynamique de la population, en évaluant des probabilités de recapture, de transition (ou déplacement) et de survie apparente (il n'est pas possible de distinguer la mort d'un individu de son émigration définitive hors du site d'étude). Cette technique est applicable à de nombreuses espèces, et permet de répondre à de nombreuses questions impliquant la dynamique des populations, depuis la biologie des populations jusqu'à l'écologie de la conservation (Lebreton et al., 1992).

Ces modèles sont très utilisés pour le suivi des populations sauvages, mais présentent de nombreuses limites. Tout d'abord, leur précision est faible quand le taux de recapture est trop bas (Dudgeon et al., 2015). Ensuite, ces modèles ne permettent pas de distinguer la mort des individus de leur émigration définitive hors du site d'étude ou de la perte de leurs marques. Il est, de plus, impossible de capturer tous les individus d'un lieu : ils peuvent être présents mais ne pas se faire capturer, ou être absents transitoirement et ne revenir plus tard. La capture présente de fortes variations selon les individus, certains étant peu craintifs et facilement attrapables, d'autres n'étant jamais observés, bien que présents car très méfiants. Elle dépend également des manipulateurs, la pression d'observation variant aussi selon les lieux. Par exemple, dans les captures de petits oiseaux, des filets sont posés à des endroits précis du site d'étude, toutes les zones ne pouvant faire l'objet de capture. Il existe en outre une hétérogénéité spatiale de la distribution des individus, qui influence leur probabilité d'être recapturés : des individus qui fréquentent durablement un endroit ont de fortes chances d'y être observés plusieurs sessions de suite. Deux autres limites sont la « *trap-dépendance* » (dépendance au piège), c'est-à-dire la non-indépendance entre la capture à une session et la probabilité de capture à la session suivante (Pradel and Sanz-Aguilar, 2012) ainsi que la « *transience* » (fugacité), liée au fait que certains individus sont juste de passage, ce qui génère un excès d'oiseaux vus juste une fois lors de leur première capture et plus jamais par la suite. Ces facteurs produisent de l'hétérogénéité dans les données, qui biaisent l'analyse. Enfin, les modèles de CMR imposent des contraintes. En particulier, la population doit être ouverte pendant les intersessions (possibilité de mortalité, natalité, émigration et immigration pour la population considérée) et fermée durant les sessions de capture (c'est-à-dire que la mortalité, la natalité, l'émigration et l'immigration au sein de la zone d'étude sont négligeables pour la durée de la session), ce qui implique que la durée des sessions doit être nettement inférieure aux durées d'intersession, au risque d'induire un fort biais dans l'estimation des paramètres de survie et de recapture.

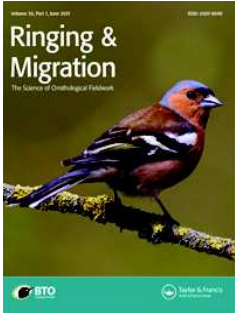
3. Chapitre 1 : Sex-ratio des corneilles noires du Jardin des plantes

3.1. Introduction

Nous avons cherché à déterminer le sex-ratio des corneilles noires capturées au Jardin des Plantes. Or, la corneille noire ne présente pas de dimorphisme sexuel visible sans examen approfondi (les mesures biométriques des mâles et des femelles se chevauchent en partie). C'est pourquoi, pour déterminer le sexe des corneilles du jardin des plantes, nous avons utilisé des méthodes moléculaires associées à des analyses statistiques. 93 corneilles de première année capturées au Jardin des Plantes de 2016 à 2021 ont été mesurés (longueur et hauteur du bec, longueur de l'aile pliée et longueur du tarse), pour constituer une base de données morphométriques. Des plumes ont été prélevées pour réaliser une extraction d'ADN servant à déterminer le sexe des oiseaux. Le résultat du sexage moléculaire a été croisé avec ces données morphométriques afin de trouver une combinaison de variables permettant de prédire le sexe des corneilles, à l'aide d'une analyse discriminante. La fonction trouvée a permis de prédire avec 88% de réussite le sexe de 105 corneilles de première année, capturées de 2016 à 2021. Cette fonction, appliquée à 542 corneilles de première année capturées pendant la même période, a montré que les femelles étaient plus nombreuses que les mâles parmi les corneilles capturées au Jardin des Plantes, et que la proportion de mâles et femelles capturés variait selon les années mais pas en fonction du mois. Ces résultats peuvent refléter soit une réelle surabondance des femelles sur le site ou bien une propension plus forte à entrer dans la cage de capture, en raison de différences comportementales par exemple. Les variations entre années peuvent s'expliquer par des différences de conditions climatiques, de disponibilité en nourriture. L'absence de modification du sex-ratio en fonction du mois de l'année pourrait indiquer qu'aucun sexe ne disperse avant l'autre, ou que la mortalité avant l'envol ne dépend pas du sexe.

3.2. Sexing first-calendar-year Carrion Crows *Corvus corone* from biometrics reveals variation between years in post-fledging sex ratio

Perrine Lequitte-Charransol, Eric Le Saux and Frédéric Jiguet
Accepté dans *Ringing and Migration* - Août 2022



Sexing first-calendar-year Carrion Crows *Corvus corone* from biometrics reveals variation between years in post-fledging sex ratio

Perrine Lequitte-Charransol, Eric Le Saux & Frédéric Jiguet

To cite this article: Perrine Lequitte-Charransol, Eric Le Saux & Frédéric Jiguet (2022): Sexing first-calendar-year Carrion Crows *Corvus corone* from biometrics reveals variation between years in post-fledging sex ratio, Ringing & Migration, DOI: [10.1080/03078698.2022.2098369](https://doi.org/10.1080/03078698.2022.2098369)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/03078698.2022.2098369>



Published online: 24 Aug 2022.



Submit your article to this journal [↗](#)



View related articles [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)



Sexing first-calendar-year Carrion Crows *Corvus corone* from biometrics reveals variation between years in post-fledging sex ratio

Perrine Lequette-Charransol , Eric Le Saux and Frédéric Jiguet 

UMR7204 CESCO, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, MNHN-CNRS-SU, CP135, 43 Rue Buffon, 75005 Paris, France

ABSTRACT

Sex is an important parameter to consider when studying population dynamics and movement ecology, for example, though sex determination is often difficult in young birds of sexually monomorphic species, with large biometric overlap between sexes. We aimed at determining the sex of first-calendar-year (1cy) Carrion Crows, in order to study temporal trends in sex ratio. We performed molecular sexing of a sample of 48 females and 45 males, creating a statistical framework to confidently discriminate sexes using four morphometric variables. Although biometrics overlapped between sexes, we developed a discriminant function which separated the sexes with high accuracy (88%). Then we applied this discriminant function to biometrics obtained from all 1cy individuals captured, to determine their sex. We found a female-biased overall sex ratio of the captures: female Carrion Crows might therefore be more numerous than males, or more prone to enter traps. There were significant variations in sex ratio between years, but not between months.

ARTICLE HISTORY

Received 21 January 2022

Accepted 29 April 2022

KEYWORDS

sex ratio; biometrics; Carrion crow; sexing; DNA sexing

Most bird species display sexual dimorphism, males being often larger and more colourful than females. Some species, however, are sexually monomorphic, such as many corvids. Yet, sex is an important parameter in ecological studies, such as demographic, behavioural or movement studies. In monochromatic species, it is sometimes possible to distinguish males and females by specific behaviours (Bavoux *et al* 2006), most obviously during copulation, or using external measurements. As examples, females are on average smaller than males in American Crow *Corvus brachyrhynchos* (Emlen 1936), Jack Snipe *Lymnocyptes minimus* (Sikora & Dubiec 2007), Purple Sandpiper *Calidris maritima* (Hallgrimsson *et al* 2008), and Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus* (Hallgrimsson *et al* 2016). Differences between male and female biometrics can be used to sex Carrion Crows *Corvus corone* (Fletcher & Foster 2010), even if such a method sometimes introduces bias. For example, mistakes can be made during data collection, and a local, small population can display atypical size (Broughton & Clark 2017). In addition, morphometrics overlap between sexes (Demongin 2013), so that the accuracy of sexing is often stronger when a combination of variables is used, for example tarsus

length, head, bill and wing lengths (Clark *et al* 1991, Fletcher & Foster 2010).

To link sex and biometrics, a classic approach is to develop linear discriminant analyses. This approach requires the initial determination of sex for a sample of individuals, sometimes implicating internal examination of kills (Slagsvold 1982, Fletcher & Foster 2010) or by invasive methods such as laparoscopy (Richner 1989a), but more commonly using non-lethal methods, like molecular sexing (Purwaningrum *et al* 2019) or body examination to record the presence of a brood patch or a cloacal protuberance (Sandoval & Mennill 2013). The discriminant function can further be used to predict the sex of other individuals with available morphometrics. The most frequently used parameters are bill length, bill depth, wing chord and tarsus length, and they generally provide better sexing when used together than alone (Devlin *et al* 2009, Shealer & Cleary 2009, Sandoval & Mennill 2013, Nana *et al* 2014, Jiménez *et al* 2015, Hallgrimsson *et al* 2016). Indeed, even if a unique biometric, such as bill length, is sometimes sufficient to discriminate males and females (Hallgrimsson *et al* 2008), this is hardly generalisable to many species (Hart *et al* 2009).

This method has been used on many bird species, as diverse as Loggerhead Shrike *Lanius ludovicianus*

(Sustaita *et al* 2014), Western Mountain Greenbul *Andropadus tephrolaemus* (Nana *et al* 2014), terns (*Sterna forsteri*, Bluso *et al* 2006; *S. paradisaea*, Devlin *et al* 2009; *Chlidonias niger*, Shealer & Cleary 2009), sandpipers (*Calidris maritima*, Hallgrimsson *et al* 2008; *C. minutilla* and *C. mauri*, Jiménez *et al* 2015), gulls (*Larus californicus*, Herring *et al* 2010; *L. michahellis*, Hammouda & Selmi 2013; *L. fuscus*, Hallgrimsson *et al* 2016), penguins (*Pygoscelis adeliae*, Kerry *et al* 1992; *P. papua*, Renner *et al* 1998; *Eudyptula minor*, Arnould *et al* 2004), and various corvid species, such as American Crow (Clark *et al* 1991), Carrion Crow, Rook *Corvus frugilegus* and Western Jackdaw *Coloews monedula* (Fletcher & Foster 2010). For their corvid study, Fletcher & Foster (2010) took measurements of dead crows and couldn't sex all individuals correctly due to the substantial size overlap between sexes, particularly among birds less than a year old. They focused on the biggest males and the smallest females, and had to analyse yearlings and adults separately. Furthermore, initial sexing was through observation of internal organs, which required working on dead individuals and provided no further possibility to study their behaviour and movements.

Sexually monomorphic birds can be sexed using molecular techniques, which require only a sample of DNA, extracted from blood or a feather. Feather sampling provides less DNA but is less invasive for birds and easier to implement in the field than blood sampling (Harvey *et al* 2006). The most common analytical method is to perform a PCR (polymerase chain reaction) of the CHD gene (chromobox-helicase-DNA-binding gene, a gene present in birds; Griffiths *et al* 1998, Cerit & Avanus 2007, Reddy *et al* 2007, Fukui *et al* 2008). PCR is a technique which involves amplifying the DNA of a given gene using primers. These primers are single-strand DNA molecules with the same sequence as a portion of the targeted gene, so that, after DNA denaturing, they hybridise with the DNA of the target gene. They are necessary to initiate DNA replication by the enzyme Taq polymerase. PCR requires two primers, one at the beginning of the gene and one at the end, and they delimit the gene region to be amplified. Three major primers have been developed for birds: P2/P8 (Griffiths *et al* 1998), 2550F/2718R (Fridolfsson & Ellegren 1999) and 1237L/1272H (Kahn *et al* 1998).

Table 1. Annual numbers of male and female Carrion Crows caught during 2016–21.

Year	2016	2017	2018	2019	2020	2021
Females	19	90	19	71	35	105
Males	15	47	24	54	13	50

To sex Carrion Crows, primers 2550F/2718R (Fukui *et al* 2008) and P2/P8 (Baglione *et al* 2002a) have already been used with success. In the present study, we used this technique to determine the sex of a sample of Carrion Crows captured in central Paris for ringing. To consider a homogeneous age class, we focused on individuals in their first calendar year. The males displayed significantly larger morphometric values than females but, to sex Carrion Crows with a good accuracy, we used a linear discriminant analysis to predict the sex of individuals, comprising bill height, bill length, wing chord and tarsus length. We further aimed at studying temporal trends in sex ratio. More precisely, we focused on monthly variations, to determine whether male and female first-calendar-year Carrion Crows show different mortality during the first months of life or if one sex disperses before the other. Dispersal is often biased towards females in birds, and indeed in northern Spain females Carrion Crow disperse before the males do (Baglione *et al* 2005, 2009, Canestrari *et al* 2012). We also studied annual trends in sex ratio. Significant variations between years could reflect sex ratios at hatching, or differential survival of chicks until or after fledging.

Material and methods

We trapped Carrion Crows in the Jardin des Plantes, Paris (48.84°N 2.36°E) from 2016 to 2021. We used a baited cage trap, shaped as a two-metre cube, which crows can enter but not escape through a horizontal ladder on the roof. To ensure a homogeneous sample of individuals, we restricted our study to first-calendar-year individuals. A further reason for investigating young birds is that they were excluded from previous work on sexing corvids from biometrics (Fletcher & Foster 2010). From 2016 to 2021, we captured and measured 542 first-calendar-year crows

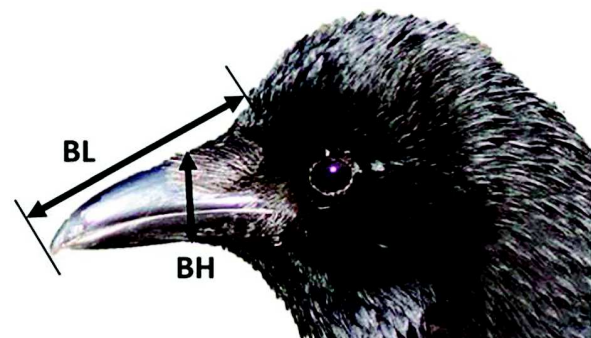


Figure 1. Bill measurements as used in this study: BL = bill length from tip to skull; BH = bill height at distal end of nostril.

during six post-breeding seasons, running from July to December (Table 1). All captures and bird processing were authorised by the French ringing centre (CRBPO) under the reference PP883.

Sampling and measures

For each bird captured, we measured four biometric parameters (to the nearest 0.1 mm; using a calliper for bill and tarsus and a rule for wing): bill height (BH, measured at the distal end of the nostril) and bill length (BL, from the base of the skull to the bill tip; see Figure 1), wing length (WL, as flattened wing chord) and tarsus length (TL). A single ringer (FJ) measured all individuals.

We performed molecular sexing for a set of 105 first-calendar-year individuals caught between 2019 and 2021. We collected at capture a few body feathers on the flanks or the mantle, favouring growing feathers as they might contain a larger amount of DNA. Feathers were kept in alcohol, to prevent them from drying, which would alter DNA.

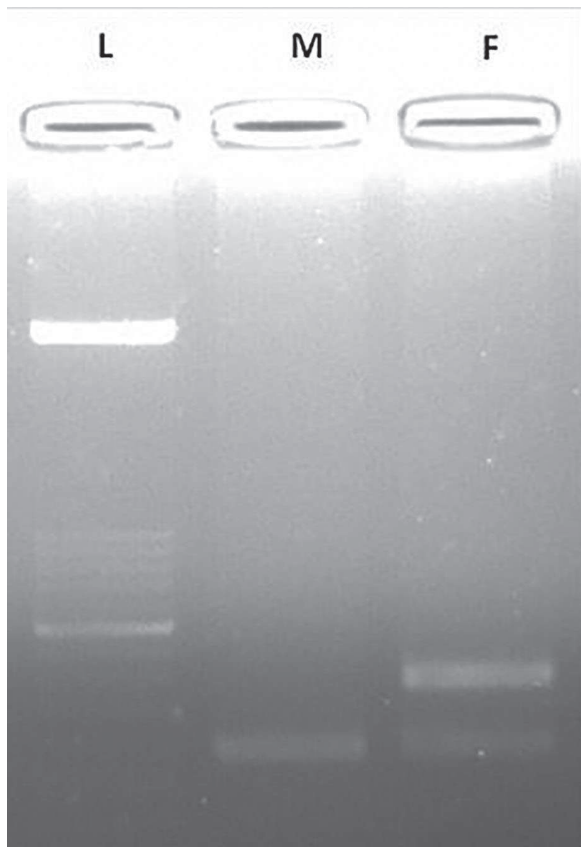


Figure 2. Imagery of the results of a PCR using P2 and P8 primers on DNA extracted from Carrion Crow feathers, followed by a digestion by Hae III: L, ladder, to show the size of the DNA fragment; M, male; F, female.

DNA sexing

Birds were sexed using gene CHD, which has two copies, one on chromosome W (present in females only) and one on chromosome Z (present in both sexes). That is why, after PCR, digestion by enzyme Hae III and gel migration, females display two dark bands on the gel and males only one (Figure 2). For the PCR, primers P2 (5'-TCTGCATCGCTAAATCC TTT-3') and P8 (5'-CTCCCAAGGATGAGRAA YTG-3') were used to initiate the replication of the target gene (Griffiths *et al* 1998).

Lysis

For each bird, we cut the calamus of the sampled feathers into small fragments before putting them in absorbent paper to remove alcohol. We added 180 μ L of digestion buffer, 20 μ L of proteinase K and 20 μ L of dithiothreitol (DTT) to each sample, and we incubated them at 56°C overnight.

DNA extraction

The following day, after one minute's centrifugation at 3000 g, we extracted DNA by using the Eppendorf 5075 epMotion robot. We adjusted DNA binding conditions by adding 200 μ L buffer BQ1 and 200 μ L 100% ethanol to each sample, on a silica membrane. DNA was bound to the silica membrane by applying vacuum in the tissue binding plate (0.2 bars, five minutes). We washed the silica membrane three times, first with 600 μ L buffer BW, and then twice with 900 μ L buffer B5. After each wash, we applied vacuum (0.2 bars, five minutes). We washed the silica membrane by applying maximum vacuum (at least 0.6 bars, 10 minutes). We eluted DNA by twice applying 100 μ L pre-heated buffer BE onto the membrane, then we incubated it for three minutes at room temperature and applied vacuum (0.4 bars, two minutes).

PCR

We prepared a premix for each sample with 12 μ L water, 1 μ L DMSO, 1 μ L BSA, 0.5 μ L of each primer (P1 and P2), 0.2 μ L Taq polymerase and 2 μ L Taq buffer $MgCl_2$. We added the mix of dNTP (6.6 μ M) and 3 μ L of eluates. We centrifuged 20 μ L of premix with eluates for 30 seconds. We led PCR using an Applied Biosystems thermocycler (10 minutes at 94°C, 37 cycles, one minute at 52°C, five minutes at 72°C, 10°C).

We migrated eluates on a 2% agarose gel at 135 V during 15 minutes, to ensure that DNA had been amplified. We mixed 5 μ L of PCR products with 0.5 μ L of enzyme Hae III and 0.6 μ L of enzyme buffer and put them in the thermocycler (60 minutes at 37°C).

C). After PCR gel migration we added 2 μL of bromophenol blue and glycerol to each digested sample, and put 6 μL of the resulting mix on a 2% agarose gel (with BET). A blank was used (4 μL control: mix without DNA + 1.2 μL blue). Samples migrated at 100 V during 30–40 minutes and we observed the migration with ultraviolet light.

Statistical analysis

Molecular sexing was successful for 48 females and 45 males, whose biometrics could be further used to develop the statistical analysis. We tested differences in biometrics between the sexes with two-sample t-tests, first only on birds sexed molecularly, then on the full sample, sexed by discriminant analysis.

We conducted a linear discriminant analysis (LDA) to determine whether BL, BH, WL and LT could predict the sex. We first used TL only, then TL and WL only, and finally all morphological parameters (TL, WL, BL and BH) to compare their accuracy. First, we developed the method on 50% of individuals (23 males and 24 females) and tested it on the remaining 50% (22 males and 24 females) to assess its efficiency in predicting the sex. Then, we implemented the function obtained with all parameters on all 542 individuals, including those which had been molecularly sexed, to obtain the global discriminant function best able to predict the sex of Carrion Crows and we tested its accuracy on all sexed individuals. Finally, we applied the discriminant function on all 1cy crows for which morphometric data were available.

We analysed the annual and monthly variations in sex ratio with two binomial generalised linear mixed models (GLMM), in which the response variable was the sex (1, female; 0, male). In the first model, the explanatory variable was the month, and the random effect was the year. In the second model, the fixed effect was the year and the random effect was the month. The AIC of each model was compared to the AIC of the corresponding null model to determine whether the probability of trapping a female or a male varied between months and years, respectively. The overdispersion was estimated by calculating the sum of squared Pearson residuals and comparing it to the residual degrees of freedom.

Results

Male and female morphological differences

We implemented a linear discriminant analysis on 48 females and 45 males, so prior probabilities were 0.51

for females and 0.49 for males. According to two-sample t-tests, the morphometrics of males were significantly larger than those of the females for the molecularly sexed individuals, but also for the individuals sexed by using the discriminant function (see below). Morphometric means, standard deviations, medians and statistical tests are presented in Table 2 and Figures 3 and 4.

Discriminant function test

The accuracy of the function obtained with WL only was 78%, while the accuracy of the function using WL and LP was 80%, and the accuracy of the function developed with WL, TL, BL and BH was 88%. We used the final function to further predict the sex of all captured individuals.

The discriminant function computes a score: positive for males, negative for females.

The function obtained on 50% of the crows was:

$$\text{Score} = -0.006 \times \text{WL} + 0.236 \times \text{TL} + 1.037 \times \text{BH} \\ + 0.019 \times \text{BL} - 31$$

Its global accuracy was 85%, with 92% of the females and 77% of the males properly sexed. The confusion matrix is given in Table 3.

The function developed on the 45 males and 48 females was:

$$\text{Score} = 0.017 \times \text{WL} + 0.116 \times \text{TL} + 0.875 \times \text{BH} \\ + 0.082 \times \text{BL} - 32.2$$

Its global accuracy was 88% (85% for the females and 91% for the males). The confusion matrix is also given in Table 3.

Sex prediction

We used the discriminant function to predict the proportion of males and females captured during 2016–21 (Figure 5, Table 1). In the month model, we obtained a better AIC value for the null model than for the full model (719.3 vs 720.3) and the P -value was not significant ($P = 0.087$, $\chi^2 = 8.108$). So the sex-ratio did not vary much across month. For the year model, the AIC of the full model was slightly lower than in the null model (717.5 vs 720.0), and the P -value was significant ($P = 0.014$, $\chi^2 = 14.186$, Figure 6). Thus, we find an effect of year on the sex ratio.

There was no other dispersion in binomial models ($P > 0.4$, ratio = 1.0, $\chi^2 = 540.6$ in the month model, $P > 0.4$, ratio = 1.01, $\chi^2 = 542.0$ in the year model).

Table 2. Tarsus length, wing length, bill length and bill height of crows sexed either by DNA sexing or by linear discriminant analysis, and values from the literature (Demongin, 2013). Values are given in mm; *P*, *t* and *df* were obtained with a two-sample t-test to compare biometrics of males and females.

	Tarsus length						Wing length					
	Mean (\pm SD)	min	max	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	Mean (\pm SD)	min	max	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>df</i>
<i>DNA sexing</i>												
Female	55.1 \pm 3.0	48.8	62.6	<0.001	5.8	89.7	304.0 \pm 10.7	277	330	<0.001	7.6	100.9
Male	58.4 \pm 2.5	50.1	62.4				318.6 \pm 9.6	290	337			
<i>Discriminant function</i>												
Female	54.7 \pm 2.9	44.7	60.0	<0.001	17.6	478.5	304.79 \pm 9.5	271	328	<0.001	19.5	448.0
Male	58.8 \pm 2.5	50.1	63.8				320.5 \pm 9.0	286	339			
<i>Literature</i>												
Female	-	52.8	60.0				-	283	335			
Male	-	58.0	65.4				-	298	345			
	Bill length						Bill height					
	Mean (\pm SD)	min	max	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	Mean (\pm SD)	min	max	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>df</i>
<i>DNA sexing</i>												
Female	55.6 \pm 2.7	50.6	62.9	<0.001	6.5	91.8	17.1 \pm 0.8	15	18.7	<0.001	8.5	91.9
Male	59.0 \pm 2.4	53.1	63.3				18.5 \pm 0.7	16.9	19.9			
<i>Discriminant function</i>												
Female	55.2 \pm 2.2	50.4	61.2	<0.001	20.4	439.1	16.9 \pm 0.7	14.3	18.7	<0.001	25.2	455.8
Male	59.1 \pm 2.1	54.0	65.7				18.5 \pm 0.7	17.1	20.1			
<i>Literature</i>												
Female	-	49.5	58.5				-	17.0	18.5			
Male	-	52.0	63.0				-	17.9	20.5			

Discussion

We developed a discriminant function allowing us to determine the sex of Carrion Crows, a monomorphic bird species, using a combination of four morphometric parameters (bill height, bill length, wing chord and tarsus length), with a high accuracy (88%), similar to accuracies reached in other studies

and species, which ranged from 73% to 99% (Devlin *et al* 2009, Sandoval & Mennill 2013, Nana *et al* 2014, Hallgrimsson *et al* 2016). The highest result has been obtained for species which display a slight dimorphism, for example Western Sandpiper *Calidris mauri* (Jiménez *et al* 2015).

The sex ratio might be biased and not strictly mirror the real value for Carrion Crows visiting the capture site,

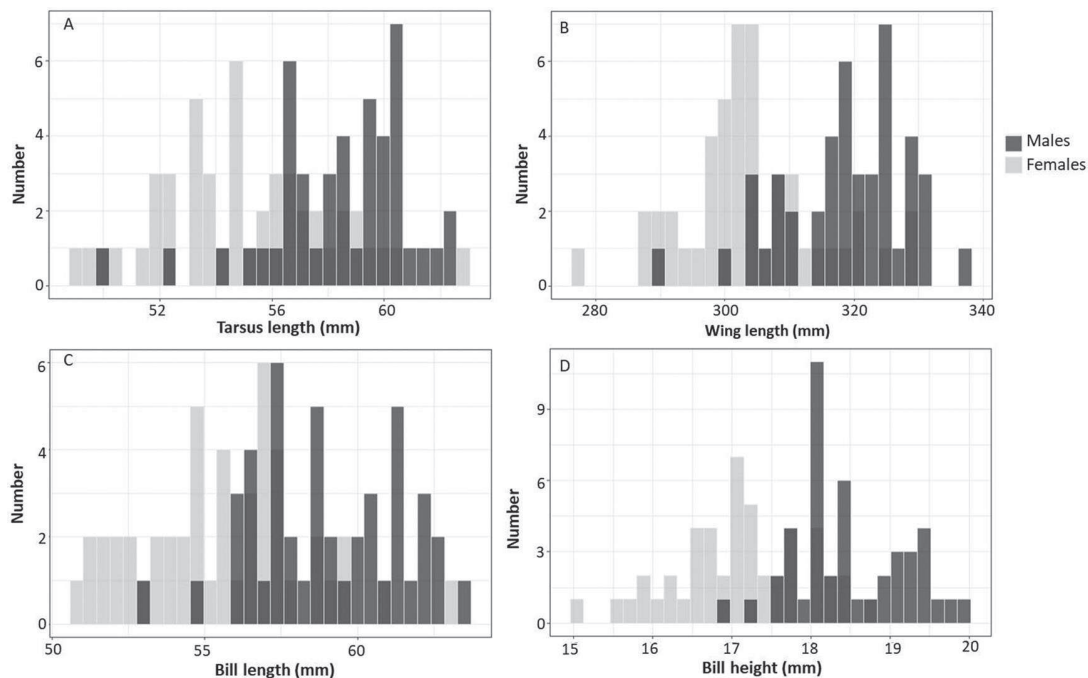


Figure 3. Frequency distribution of morphometric values of molecularly sexed Carrion Crows: (a) tarsus length, (b) wing length, (c) bill length, (d) bill height; 48 females, pale bars; 45 males, dark bars.

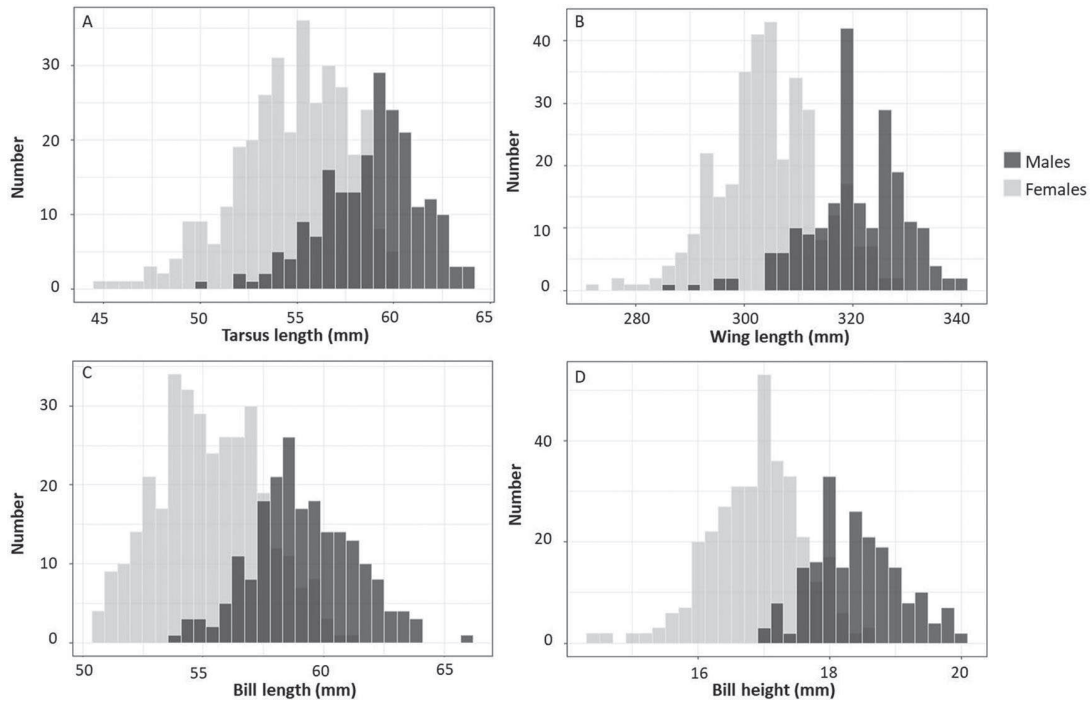


Figure 4. Frequency distribution of morphometric values of 542 Carrion Crows sexed by discriminant analysis: (a) tarsus length, (b) wing length, (c) bill length, (d) bill height; females, pale bars; males, dark bars.

because of potential heterogeneities in capture probabilities between sexes, age classes, or resident and visiting individuals. It could reflect the proportion of males and females that enter the trap, which can be influenced by potential differences in behaviour, food foraging, and propensity to join a captive flock of conspecifics. For example, females may be less fearful or more active in food foraging than males. Proportions of males and females trapped can also depend on food availability and competition. Individuals that are less competitive and aggressive, maybe females, could be more prone to access supplementary food and enter the trap. On the contrary, dominant males could be the first to enter the trap, according to a group hierarchy to access food resources. Indeed, a study showed that dominant males were the first to make contact with

novel food (Chiarati *et al* 2012). More generally, dominance–subordination relationships influence access to resources and rates of survival (Richner 1989b). This effect could increase in case of low ‘natural’ food availability, and it could be interesting to study whether the probability to enter the trap is condition-dependent. Although body mass was not used in the present analysis, it could be informative to estimate and compare the body condition of trapped males and females.

The sex ratio of crows caught during 2016–21 seemed to vary significantly across years. However, it didn’t vary across months, so the survival of 1cy individuals after fledging does not seem to be sex dependent, and one sex does not appear to disperse before the other. This is not the case in Carrion Crow populations in northern Spain, where females disperse before the males, which are more prone to delay their dispersal (Baglione *et al* 2009). Indeed, they stay with their parents the following year more often than females, and help their parents rear the chicks (Baglione *et al* 2002b, 2009, Canestrari *et al* 2012). This delayed dispersal is not very common, and occurs mainly in northern Spain and in Italy, whereas young usually disperse during the first autumn or winter after fledging (Baglione *et al* 2005).

The variation between years could rather be driven by changes in sex ratio before the chicks leave the nest. First, the sex ratio of eggs could vary depending on environmental conditions. Then, the nest survival

Table 3. Confusion matrix of the discriminant functions: (a) developed on 50% of the molecularly sexed crows and tested on the remaining 50%; (b) developed and applied on the 93 molecularly sexed individuals (45 males and 48 females).

Predictions	Females	Males
(a)		
Females	22	5
Males	2	17
Accuracy	91%	77%
(b)		
Females	41	4
Males	7	41
Accuracy	85%	91%

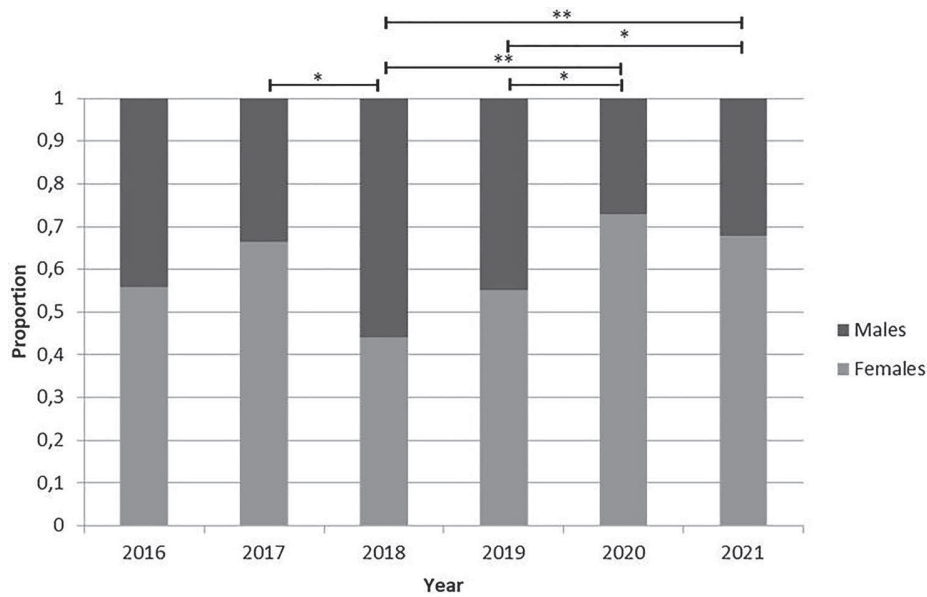


Figure 5. Annual proportions of males and females within 542 first-calendar-year Carrion Crows caught during 2016–21 and sexed by discriminant analysis. Significant differences between years are indicated: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; two-sample t-tests.

of male and female chicks is susceptible to vary differentially depending on resource availability. For example, young males may be more dominant than females, as they are bigger, and more prone to access food in the nest (Richner 1989b, Canestrari *et al* 2012). Sex could also impact the ability to survive with low resources: the biggest chicks, probably males, might be less affected by food restriction, because they can survive on their reserves, or, on the contrary, they may need more food than smaller chicks, and so be more sensitive to starvation. Finally, the differential

mortality could occur after fledging. For instance, road accidents are a major source of mortality for Carrion Crows fledging in urban areas, as they leave the nest before being able to fly well: traffic density is likely to vary from year to year, especially since the Covid pandemic that began in 2020, which increased working from home and reduced traffic density. Yet, one sex may be more prone to accident than the other. This study was conducted on urban crows only, and it would be interesting to perform the same analysis on rural crows, in order to compare the results.

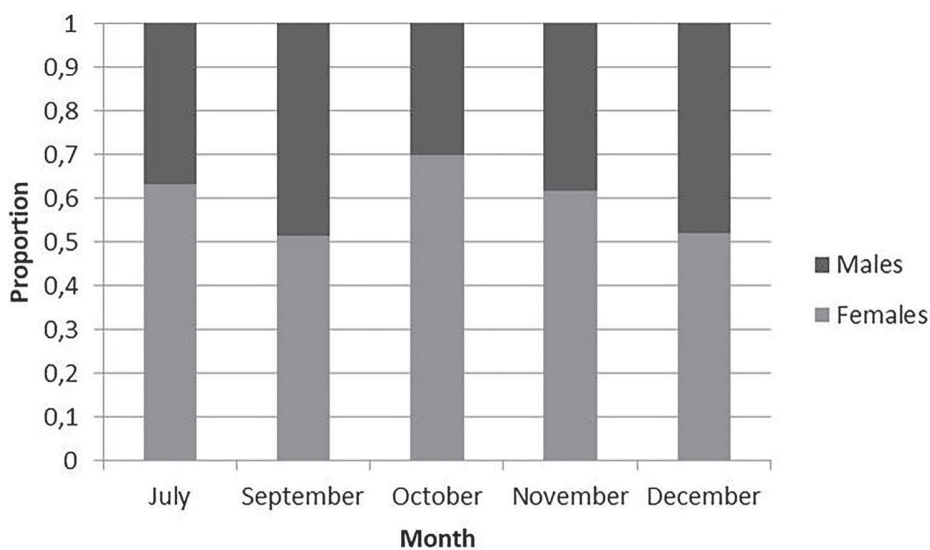


Figure 6. Monthly proportions of males and females within 542 first-calendar-year Carrion Crows caught during 2016–21 and sexed by discriminant analysis.

Our morphometric values were similar to those found in the literature (Fletcher & Foster 2010, Demongin 2013), even if the difference between maxima was higher in our study (Table 2). Morphometric values of male and female Carrion Crows do overlap, but a linear discriminant analysis allowed the sexing of 1cy crows, using DNA sexing as a non-lethal method. Some errors could occur during sexing, as molecular sexing is not always totally reliable. For example, because of allelic dropout, females can be mistyped as males (as they display only one band on the gel instead of two) (Casey *et al* 2009), whereas CHD-Z polymorphisms can lead a male to be sexed as a female (Dawson *et al* 2001). Indeed, polymorphisms lead to two different CHD alleles on each Z chromosome of the males. If mutations cause deletions, the fragments amplified by PCR can have different sizes and result in two bands on the gel, instead of one. The DNA fragments can also interact during PCR and create heteroduplex, which also leads to mistakes (Casey *et al* 2009). The region amplified by primers P2/P8 is particularly prone to deletions, which is why some species (ratites for instance; Casey *et al* 2009) cannot be sexed with these primers. Nevertheless, this set of primers is suitable for Carrion Crows (Baglione *et al* 2002a).

To increase the reliability of this technique, some improvements have been made. For example, new primers have been developed to increase the accuracy of molecular sexing, some of them permitting the sexing of museum specimens (Bantock *et al* 2008). A specific marker of W chromosome made it possible to sex a species which cannot be sexed by traditional methods (Shizuka & Lyon 2008). Finally, other molecular PCR-based techniques can be used to sex birds, such as single-strand conformation polymorphism (SSCP) or microsatellites (Morinha *et al* 2012).

Acknowledgements

We are largely indebted to the ATM program of the MNHN for funding the field work on crows in Paris. We thank Clément Vallé for his help in statistical analyses. We acknowledge our anonymous referees, Marie-Lan and Adrien Tay-Pamart, Diane Dabir and Thomas Schubnel for their advice on the manuscript.

ORCID

Perrine Lequette-Charransol  <http://orcid.org/0000-0002-6671-5442>

Frédéric Jiguet  <http://orcid.org/0000-0002-0606-7332>

References

- Arnould, J.P.Y., Dann, P. & Cullen, J.M. (2004) Determining the sex of Little Penguins (*Eudyptula minor*) in northern Bass Strait using morphometric measurements. *Emu* **104**, 261–265. doi: 10.1071/mu04035
- Baglione, V., Canestrari, D., Marcos, J.M., Griesser, M. & Ekman, J. (2002a) History, environment and social behaviour: experimentally induced cooperative breeding in the Carrion Crow. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* **269**, 1247–1251. doi: 10.1098/rspb.2002.2016
- Baglione, V., Marcos, J.M., Canestrari, D. & Ekman, J. (2002b) Direct fitness benefits of group living in a complex cooperative society of Carrion Crows *Corvus corone corone*. *Animal Behaviour* **64**, 887–893. doi: 10.1006/anbe.2002.2007
- Baglione, V., Marcos, J.M., Canestrari, D., Griesser, M., Andreotti, G., Bardini, C. & Bogliani, G. (2005) Does year-round territoriality rather than habitat saturation explain delayed natal dispersal and cooperative breeding in the Carrion Crow? *Journal of Animal Ecology* **74**, 842–851. doi: 10.1111/j.1365-2656.2005.00983.x
- Baglione, V., Marcos, J. & Canestrari, D. (2009) Cooperatively breeding groups of Carrion Crow (*Corvus corone corone*) in northern Spain. *The Auk* **119**, 790–799.
- Bantock, T.M., Prys-Jones, R.P. & Lee, P.L.M. (2008) New and improved molecular sexing methods for museum bird specimens. *Molecular Ecology Resources* **8**, 519–528. doi: 10.1111/j.1471-8286.2007.01999.x
- Bavoux, C., Burneleau, G. & Bretagnolle, V. (2006) Gender determination in the Western Marsh Harrier (*Circus aeruginosus*) using morphometrics and discriminant analysis. *Journal of Raptor Research* **40**, 57–64.
- Bluso, J.D., Ackerman, J.T., Takekawa, J.Y. & Yee, J.L. (2006) Sexing Forster's Terns using morphometric measurements. *Waterbirds* **29**, 512–517.
- Broughton, R.K. & Clark, J.A. (2017) Understanding potential sources of bias and error in the biometric sexing of birds. *Ringing & Migration* **32**, 79–86. doi: 10.1080/03078698.2017.1438367
- Canestrari, D., Vila, M., Marcos, J.M. & Baglione, V. (2012) Cooperatively breeding Carrion Crows adjust offspring sex ratio according to group composition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **66**, 1225–1235. doi: 10.1007/s00265-012-1375-7
- Casey, A.E., Jones, K.L., Sandercock, B.K. & Wisely, S.M. (2009) Heteroduplex molecules cause sexing errors in a standard molecular protocol for avian sexing. *Molecular Ecology Resources* **9**, 61–65. doi: 10.1111/j.1755-0998.2008.02307.x
- Cerit, H. & Avanus, K. (2007) Sex determination by CHDW and CHDZ genes of avian sex chromosomes in *Nymphicus hollandicus*. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences* **31**, 371–374.
- Chiarati, E., Canestrari, D., Vera, R. & Baglione, V. (2012) Subordinates benefit from exploratory dominants: response to novel food in cooperatively breeding Carrion Crows. *Animal Behaviour* **83**, 103–109. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.10.012

- Clark, R.G., James, P.C. & Morari, J.B. (1991) Sexing adult and yearling American Crows by external measurements and discriminant analysis. *Journal of Field Ornithology* **62**, 132–138.
- Dawson, D.A., Darby, S., Hunter, F.M., Krupa, A.P., Jones, I.L. & Burke, T. (2001) A critique of avian CHD-based molecular sexing protocols illustrated by a Z-chromosome polymorphism detected in auklets. *Molecular Ecology Notes* **1**, 201–204. doi: 10.1046/j.1471-8278.2001.00060.x
- Demongin, L. (2013) *Guide d'identification des oiseaux en main*. Imprimerie Moderne de l'Est, Beaume-les-Dames, France.
- Devlin, C.M., Diamond, A.W. & Saunders, G.W. (2009) Sexing Arctic Terns in the field and laboratory. *Waterbirds* **27**, 314–320.
- Emlen, J.T. (1936) Age determination in the American Crow. *The Condor* **38**, 99–102. doi: 10.2307/1363907
- Fletcher, K. & Foster, R. (2010) Use of external biometrics to sex Carrion Crow *Corvus corone*, Rook *C. frugilegus* and Western Jackdaw *C. monedula* in Northern England. *Ringling & Migration* **25**, 47–51. doi: 10.1080/03078698.2010.9674414
- Fridolfsson, A.-K. & Ellegren, H. (1999) A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology* **30**, 116–121. doi: 10.2307/3677252
- Fukui, E., Sugita, S. & Yoshizawa, M. (2008) Molecular sexing of Jungle Crow (*Corvus macrorhynchos japonensis*) and Carrion Crow (*Corvus corone corone*) using a feather. *Animal Science Journal* **79**, 158–162. doi: 10.1111/j.1740-0929.2008.00512.x
- Griffiths, R. Double, M.C., Orr, K. & Dawson, R.J.G. (1998) A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* **7**, 1071–1075.
- Hallgrimsson, G.T., Palsson, S. & Summers, R.W. (2008) Bill length: a reliable method for sexing Purple Sandpipers. *Journal of Field Ornithology* **79**, 87–92. doi: 10.1111/j.1557-9263.2008.00148.x
- Hallgrimsson, G.T., Helgason, H.H., Palsdottir, E.S. & Palsson, S. (2016) Sexing adult and fledgling Lesser Black-backed Gulls from morphometrics. *Ringling & Migration* **31**, 68–73. doi: 10.1080/03078698.2016.1190617
- Hammouda, A. & Selmi, S. (2013) Morphometric sexing of Mediterranean Yellow-legged Gulls *Larus michahellis michahellis* breeding in the Gulf of Gabès, southern Tunisia. *Ostrich* **84**, 119–122. doi: 10.2989/00306525.2013.829131
- Hart, T., Fitzcharles, E., Trathan, P.N., Coulson, T. & Rogers, A.D. (2009) Testing and improving the accuracy of discriminant function tests: a comparison between morphometric and molecular sexing in Macaroni Penguins. *Waterbirds* **32**, 437–443. doi: 10.1675/063.032.0309
- Harvey, M.G., Bonter, D.N., Stenzler, L.M. & Lovette, I.J. (2006) A comparison of plucked feathers versus blood samples as DNA sources for molecular sexing. *Journal of Field Ornithology* **77**, 136–140. doi: 10.1111/j.1557-9263.2006.00033.x
- Herring, G., Ackerman, J.T., Eagles-Smith, C.A. & Takekawa, J.Y. (2010) Sexing California Gulls using morphometrics and discriminant function analysis. *Waterbirds* **33**, 79–85.
- Jiménez, A., García-Lau, I., Gonzalez, A., Acosta, M. & Mugica, L. (2015) Sex determination of Least Sandpiper (*Calidris minutilla*) and Western Sandpiper (*Calidris mauri*): comparing methodological robustness of two morphometric methods. *Waterbirds* **38**, 10–18. doi: 10.1675/063.038.0103
- Kahn, N.W., St. John, J. & Quinn, T.W. (1998) Chromosome-specific intron size differences in the avian CHD gene provide an efficient method for sex identification in birds. *The Auk* **115**, 1074–1078. doi: 10.2307/4089527
- Kerry, K.R., Agnew, D.J., Clarke, J.R. & Else, G.D. (1992) Use of morphometric parameters for the determination of sex of Adélie penguins. *Wildlife Research* **19**, 657–664. doi: 10.1071/wr9920657
- Morinha, F., Cabral, J.A. & Bastos, E. (2012) Molecular sexing of birds: a comparative review of polymerase chain reaction (PCR)-based methods. *Theriogenology* **78**, 703–714.
- Nana, E.D., Munclinger, P., Ferenc, M., Sedláček, O., Albrecht, T., Horák, D. & Nana, E.D.-I. (2014) Sexing monomorphic Western Mountain Greenbuls on Mount Cameroon using morphometric measurements. *African Zoology* **49**, 247–252. doi: 10.3377/004.049.0214
- Purwaningrum, M., Nugroho, H.A., Asvan, M., Karyanti, K., Alviyanto, B., Kusuma, R. & Haryanto, A. (2019) Molecular techniques for sex identification of captive birds. *Veterinary World* **12**, 1506–1513. doi: 10.14202/vetworld.2019.1506-1513
- Reddy, A., Prakash, V. & Shivaji, S. (2007) A rapid, non-invasive, PCR-based method for identification of sex of the endangered Old World vultures (white-backed and long-billed vultures) – implications for captive breeding programmes. *Current Science* **92**, 659–662.
- Renner, M., Valencia, J., Davis, L.S., Saez, D. & Cifuentes, O. (1998) Sexing of adult Gentoo Penguins in Antarctica using morphometrics. *Colonial Waterbirds* **21**, 444–449. doi: 10.2307/1521659
- Richner, H. (1989a) Avian laparoscopy as a field technique for sexing birds and an assessment of its effects on wild birds. *Journal of Field Ornithology* **60**, 137–142.
- Richner, H. (1989b) Phenotypic correlates of dominance in Carrion Crows and their effects on access to food. *Animal Behaviour* **38**, 606–612. doi: 10.1016/S0003-3472(89)80005-3
- Sandoval, L. & Mennill, D.J. (2013) Morphometric measurements permit accurate sexing of three species of Mesoamerican ground-sparrow (Genus: *Melospiza*). *Wilson Journal of Ornithology* **125**, 471–478. doi: 10.1676/12-177.1
- Shealer, D.A. & Cleary, C.M. (2009) Sex determination of adult Black Terns by DNA and morphometrics: tests of sample size, temporal stability and geographic specificity in the classification accuracy of discriminant function models. *Waterbirds* **30**, 180–188. doi: 10.1675/1524-4695(2007)30[180:SDOABT]2.0.CO;2
- Shizuka, D. & Lyon, B.E. (2008) Improving the reliability of molecular sexing of birds using a W-specific marker. *Molecular Ecology Resources* **8**, 1249–1253. doi: 10.1111/j.1755-0998.2008.02342.x
- Sikora, A. & Dubiec, A. (2007) Sex identification of Jack Snipe *Lymnocyptes minimus* by discriminant analysis of morphometric measurements. *Ardea* **95**, 125–133.
- Slagsvold, T. (1982) Sex, size, and natural selection in the Hooded Crow *Corvus corone cornix*. *Ornis Scandinavica* **13**, 165–175. doi: 10.2307/3676294
- Sustaita, D., Owen, C.L., Villarreal, J.C. & Rubega, M.A. (2014) Morphometric tools for sexing loggerhead shrikes in California. *The Southwestern Naturalist* **59**, 560–567. doi: 10.1894/EKL-06.1

3.3. Perspectives

Ce travail montre qu'il est possible de déterminer le sexe d'un oiseau sexuellement monomorphe, par une méthode non létale et non invasive, qui nécessite uniquement d'avoir l'oiseau en main. Elle pourrait avoir différentes applications dans l'étude de la démographie et de la dynamique des populations.

La principale limite de cette méthode est qu'elle s'applique localement, la taille des individus pouvant varier d'un endroit à l'autre. Il faudrait donc tester le protocole dans d'autres zones d'étude. Il serait notamment intéressant de réaliser la même étude en environnement rural, pour pouvoir comparer le sex-ratio entre milieu urbain et rural, et affiner ce paramètre en vue de l'utiliser dans des modèles démographiques incluant des flux entre milieu rural et urbain.

Le sex-ratio peut avoir des implications en terme de gestion des populations. En effet, une régulation ciblée sur un sexe (certainement les femelles) pourrait s'avérer plus efficace pour réduire la densité de corneilles. Ainsi, la stérilisation des oiseaux considérés comme trop nombreux en ville est parfois utilisée comme alternative à la régulation létale. Par exemple, à Ljubljana (Slovénie), la population de pigeons a diminué de 24% en 3 ans suite à leur stérilisation avec de la progestérone (Dobeic, 2003). En revanche, en Italie, la chimiostérilisation de pigeons par la nicarbazine ne semblait pas efficace pour réduire durablement leurs effectifs en ville (Giunchi et al., 2007).

L'effet des ressources alimentaires laissées par les humains sur la survie différenciée des mâles et des femelles pourrait également être étudié. Dans ce but, la sex-ratio des corneilles du Jardin des Plantes aurait pu être déterminée pendant le confinement (ce qui n'était, bien entendu, pas réalisable), pour voir si la diminution des ressources alimentaires a eu un impact sur la survie d'un sexe en particulier.

4. Chapitre 2 : Survie des corneilles noires en environnement urbain

4.1. Introduction

L'artificialisation des milieux et l'urbanisation croissante causent une homogénéisation de la faune, les espèces bien adaptées aux environnements urbains devenant majoritaires dans la plupart des milieux (Ibáñez-Álamo et al., 2017; Isaksson, 2018; McDonnell and Hahs, 2015; Shochat et al., 2010a; Sol et al., 2013). Ce phénomène est particulièrement important en ville, où un très petit nombre d'espèces ont su s'adapter à l'environnement urbain et en tirer profit (Shochat et al., 2010b, 2010a). Par exemple, corneilles et pigeons bisets prospèrent dans les agglomérations, où ils trouvent de la nourriture abondante et prédictible (Emlen, 1974; Mennechez and Clergeau, 2001). L'augmentation de leurs effectifs cause des conflits avec les usagers et gestionnaires des espaces publics (Pokorny et al., 2014).

L'épidémie de COVID-19 a conduit la France, comme de nombreux états, à instaurer 3 confinements successifs, le plus stricts ayant eu lieu de mars à mai 2020. Les citoyens n'ayant pas le droit de sortir dans la rue, les oiseaux étaient moins dérangés, mais les ressources alimentaires d'origine humaine ont presque disparu de l'espace public. Cette situation nous a donc permis d'étudier la relation entre ressources alimentaires d'origine humaine et démographie des oiseaux en environnement urbain, même si d'autres facteurs également pu avoir un rôle (diminution des nuisances humaines, de la pollution, du trafic routier). Nous nous sommes focalisés sur un passereau opportuniste, la corneille noire (*Corvus corone*), qui s'accommode parfaitement des restes alimentaires d'origine humaine.

Nous avons étudié comment le confinement a influencé la survie, les déplacements, et la condition corporelle des corneilles noires à Paris.

Dans ce but, nous avons réalisé des modèles de capture-marquage-recapture à partir d'une base de données issues d'observations de corneilles noires baguées au Muséum national d'Histoire Naturelle. Nous avons ainsi étudié la survie et les déplacements des corneilles noires en période de confinement (année 2020) et en période habituelle. En parallèle, nous avons calculé un indice de condition corporelle en normalisant la masse des corneilles de première année par leurs mesures morphométriques. Nous l'avons ensuite comparé en période de confinement et usuelle.

Pour les adultes, une probabilité de survie apparente saisonnière a été estimée à 0.96 [0.91 ; 0.98] entre l'été et l'automne, 0.90 [0.86 ; 0.93] entre l'automne et l'hiver, 0.92 [0.87 ; 0.95] entre l'hiver et le printemps et 0.91 [0.86 ; 0.94] entre le printemps et l'automne. Pour les jeunes, elle a été estimée à 0.81 [0.74 ; 0.87] entre l'été et l'automne, 0.90 [0.85 ; 0.94] entre l'automne et l'hiver, à 0.55 [0.34 ;

0.75] entre l'hiver et le printemps. La survie des corneilles de première année a chuté pendant le confinement, en particulier entre l'été et l'automne 2020, sa valeur tombant à 0.59 [0.38;0.78], contre 0.85 [0.77;0.91] durant les périodes sans confinement. Les déplacements des adultes ont été modifiés durant cette période, les flux depuis le Jardin des Plantes vers l'extérieur ayant augmenté. En revanche, les individus de première année étaient en meilleure condition corporelle pendant le confinement qu'en période normale.

Ces résultats semblent mettre en lumière la grande dépendance des jeunes corneilles noires aux ressources alimentaires d'origine humaine. L'augmentation de condition corporelle pendant le confinement pourrait s'expliquer par une mortalité accrue des individus les plus faibles, ou par une alimentation de meilleure qualité. La démographie des corneilles noires de Paris semble donc fortement influencée par les ressources d'origine anthropique, tant en terme de survie que de déplacements. Les dégâts imputés aux corvidés pourraient ainsi être réduits en diminuant l'attractivité des espaces publics, par une réduction des ressources alimentaires disponibles.

4.2. COVID-19 lockdown depleted the survival of young but not adult urban carrion crows *Corvus corone*

Perrine Lequitte-Charransol, Frédéric Jiguet et Alexandre Robert
En préparation pour soumission

COVID-19 lockdown depleted the survival of young but not adult urban carrion crows *Corvus corone*

Perrine Lequitte-Charransol, , Alexandre Robert^{1*}, Frédéric Jiguet^{1*}

1 Centre d'Ecologie et des sciences de la Conservation, UMR7204 MNHN-CNRS-SU, Paris, France

* These authors contributed equally to the study

The increasing abundance of opportunistic animal species thriving in urban environments is a source of conflicts with managers and users of public spaces. Although we know that opportunistic urban species use resources made available by human food, the potential impact of a reduction in these resources on their demography is poorly understood. The COVID-19 epidemic, which led many countries to set up lockdowns, gave us the opportunity to approach the effect of a reduction in resources and human activities on the demography of an urban species by comparing lockdown periods with reference periods in urban areas. Based on 7 years of capture-mark-recapture and biometric data on the carrion crow in the city of Paris, France, we used multi-state models to examine the infra-annual (3 month time step) survival and movement patterns of crows within and outside lockdown periods. We showed that the survival of first-year carrion crows dropped down in Paris during lockdown, while their body condition index improved. Adult movements were altered during this period, more individuals living Jardin des Plantes (an urban parc) from Fall to Summer 2020. Our results show that lockdown transiently modified the demographic functioning of crow populations, and suggest that the consequent reduction in resources was sufficient to significantly reduce certain components of their fitness.

The global processes of land artificialization and urbanization have considerably modified the equilibria of ecosystems, and led to regular and numerous conflicts between humans and wildlife. In animals and plants, the worldwide declines of habitat specialists and increases of habitat generalists led to a global biotic homogenization, with mainly human-well-adapted species thriving in all habitats (1–5).

In urban environments, along with the increase of human population densities, a few plant and animal species become dominant (3,6). Some opportunistic species benefit from human infrastructures and behaviour to maintain or expand their populations. This is particularly the case for some birds. (7) As examples, carrion crows and feral pigeons largely benefit from abundant and predictable human food resources in cities (8,9), while their increase in numbers often resulted in ever-increasing conflicts with humans (10). Crows are accused of being noisy, damaging buildings and plants, being aggressive, with potential negative impacts on other bird species (10,11).

In this context, the COVID-19 pandemic and associated lockdowns in populated areas gave the opportunity to study the relationship between human-sourced food provision and the fate of urban bird populations. Following the pandemic, many states throughout the world implemented a lockdown in February-March 2020, resulting in a sharp reduction of human activities, noise (12) and air pollution (13,14), and public spaces frequentation (12–14). However, the consequences of lockdowns on synanthropic bird species are difficult to hypothesize, because these consequences on demography are diverse and potentially antagonistic. On one hand, birds may have benefited from a temporary strong reduction in human disturbance (15) and road traffic (16–21), and on the other hand they may have suffered from a loss of food resources (22). The end of lockdowns also induced an increase in recreational activities in some urban areas, which disturbed wildlife (23), impacting the breeding success of some animal species (24). In several countries, some consequences of lockdowns on bird movements and distribution patterns have been reported. Torresian crows (*Corvus orru*) moved from cities to beaches in Australia in response to a rarefaction in urban food resources (25), while in Singapore, the distribution of feral pigeons (*Columba livia*) changed after a lockdown, (24) while no change was reported for house crows (*Corvus splendens*) (24).

In France, three successive lockdowns were implemented in 2020 and 2021, the most stringent occurring from 17 March to 11 May 2020, during which outdoors activities were forbidden, urban parks and gardens were closed, all schools and restaurants were closed, and most workers were obliged to stay at home. The spring 2020 lockdown provided a particularly good opportunity to test for the potential role of food wastes in public bins for maintaining populations of urban crows, and test if their survival depends on human-sourced food provision.

The Carrion crow (*Corvus corone*) is an opportunist omnivorous corvid, which feeds also on human wastes (26). It inhabits various open habitats, including urban environments down to city centres, where it feeds on food wastes in bins and benefits from feeding by humans. During the day, carrion crows gather in places where food is abundant and predictable, namely gardens and parks where numerous humans (schoolers, workers, tourists) have lunch.

In this paper, we aimed at studying the impact of lockdowns on movements, survival and body condition of urban carrion crows in Paris, France, using data from a capture-mark-(visual) recapture program started in 2015. In relation with reduced human disturbance but also reduced food resources, we expected antagonistic effects of lockdown on survival. This should result in either an improvement or reduction of survival during the lockdown period as compare to non-lockdown periods (16–22). If competition for food resources played a role during lockdowns, we also expected lockdown to have a more negative impact for young crows than for older individuals.

Material and methods

Study site and data acquisition. Carrion crows were captured and colour-ringed at Jardin des Plantes (hereafter JDP) (48,84°N, 2.36°E) since 2015. This urban park located in Paris city, France, near the Seine River covers 23.5 ha and is mainly frequented by families, tourists and schools for recreational and cultural activities.

We trapped crows using a baited cage trap (8 m³), which crows can enter through a horizontal ladder on the roof, but cannot escape. The trap was visited every day and birds were processed within 24 hours of their capture. From 2015 to 2021, we captured and ringed 667 carrion crows (496 first-calendar years, hereafter 1 cy crows, and 171 adults).

Authorization to capture and mark carrion crows was obtained from CRBPO under reference PP883. Once captured, we ringed both first-year and adult crows with a unique-coded metal ring from the national ringing scheme (CRBPO), and also marked with a pair of plastic colour coded rings (one on each tarsus), displaying a unique individual code, allowing the distant individual identification by citizen observers. Age was evaluated using the colour pattern of the palate (pink for 1 cy crows and black for adults) and moult contrasts between body and flight feathers (27)

For each bird, we recorded the following biometrics at ringing: bill height (BH, measured at the distal end of the nostril), bill length (BL, from the base of the skull to bill tip), wing length (WL, as flattened wing chord) and tarsus length (TL). Biometric measurements were recorded to the nearest 0.1mm using a calliper for bill and tarsus, and to the nearest 1mm with a ruler for wing. All measurements were performed by the same operator (FJ).

Capture-recapture histories. Carrion crows were visually “recaptured” following a participatory science scheme : any observer identifying a ringed bird (ring number) can report the observation, with bird identity, location and date, on a dedicated website (<http://corneilles-paris.fr/>). Each record submitted to the platform is checked and eventually validated. We used this validated database, together with recaptures at the cage traps, to produce the life histories of ringed individuals. Recaptures were made continuously (from 2015 to 2021), which deviates from traditional capture-mark-recapture frameworks, as capture sessions should be very short compared to intersessions. However, according to O’Brien et al (28), this duration assumption can be violated if recapture probability is higher than 20%, which was the case in our study.

Capture-mark-recapture survival and movement analysis. Individual Capture-Mark-Recapture multi-state histories (CMR) were constructed by considering two states, which corresponded to the spatial location of birds at capture and at each recapture event: the JDP state (for recaptures occurring

within a radius of 470m from the trap cage) and the Paris state, for recaptures occurring outside this circle (mainly in Paris city). As mentioned previously, all first captures occurred at JDP.

Each year of the study period was divided into 4 capture-recapture sessions: a winter session (from January to March), a spring session (from April to June), a summer session (from July to September) and a autumn session (from October to December). This structure enabled to introduce a season parameter, with an annual periodicity. The first session was summer 2015, and the last was autumn 2021, which corresponded to a total of 26 sessions.

We considered two age classes: young individuals in their first year (first-calendar year (1cy), from ringing as juvenile to 31 December of the hatching year) and adults (Ad). The age class was modelled with a combination of group (implemented in the dataset) and age-effect (as modelled in Mark) :each bird was assigned to a group depending on its age estimated at marking (either first-year or adult). Birds of the “adult” (Ad) age at marking group remained in the Ad age class over their capture-recapture history. Birds of the “first-year” age at marking group were initially in the 1cy age class but moved to the Ad age class when transition from their first autumn session to their first winter session.

The most stringent lockdown occurred from 17 March to 11 May 2020, while two further lockdowns (from 30 October to 15 December 2020, then from 3 April to 3 May 2021) were less stringent, with schools and public parks being functional.

Using this dataset, capture-mark-recapture analyses were performed with Program MARK 6.2 (29), to compare various models for survival, recapture and transition (movements between JDP and other places) probabilities (Φ , p and Ψ (30) respectively), using a logit-link function. The Akaike’s Information Criterion corrected for small sample size and data overdispersion (QAICc) was used in model selection (31). A low QAICc was considered revealing a good compromise between the fit to the data (likelihood of the model) and the number of parameters used by the model. The threshold for a significant difference between two models was set at two QAICc points. We considered that the Φ , p and Ψ parameters could potentially vary according to the following variables:

- Time (i.e., the focal parameter varies between all sessions)
- Season (i.e., the focal parameter varies between seasons only)
- Age class (1cy vs. Ad)
- Location (JDP vs. Paris).
- In addition, a lockdown effect was tested and defined as the period running from March 2020 to December 2020.

When more than one variable was tested for a given parameter, we tested models with full interaction between variables (*) and those with only additive effects between variables (+). In order to limit the number of models tested, we considered a step-by-step approach to investigate the various effects and parameters.

The starting model included the effects of time and location and their interaction (model 15). We simplified the model and first selected the best parameter structure for P , then simplified the model for Φ while keeping the best structure for P . Finally, we simplified Ψ while keeping the best structure for P and Φ . We then included an age effect on Φ , p and Ψ . Finally, the lockdown effect was tested only on a set of final models on the Φ and then Ψ parameters, using “season” as null models (the lockdown effect was not tested on P since P was already time dependent in the final models).

Prior to model selection in Mark, we used the program u-care (32) to assess the fit of the data to a Jolly MoVe (JMV) model for multistate models.

Body condition analysis. To try to interpret variations in survival probability, we wanted to compare the body condition of birds during and outside the lockdown period.

A new reference was set for years, from 1st May to 1st May, and the year was considered as a factor parameter.

We defined the lockdown parameter as a binary variable : 1 from May 2020 to May 2021, 0 the remaining years.

We performed a principal component analysis (PCA) on TL, WL, BH and BL measures, and considered coordinate of the individuals on the first principal component (PC1) as an index of body size; PC1 was indeed positively correlated with all biometric parameters. We performed a linear regression of the mass against the Axis 1, and the residuals of the regression were used as a body condition index for each individual and modelled with a linear mixed effects model (LMM). Two

LMM were led : the first one used the body condition index of 1cy crows only, the second one included all the carrion crows. The ringing date of each individual, at which biometric information was acquired, was converted in Julian days. This date was included as a quantitative covariate in a body condition model (the marking date reflects the age for individuals marked as 1cy and allows accounting for seasonal variation in body condition for individuals marked as adults).

Thus, the LMM used the age class (binary), the lockdown (binary), the ringing date (continuous, Julian date) as fixed-effects explaining variables, as well as first order interactions among these variables. The year was included as a random factor in all models. We implemented LMMs with the lme4 R package (1.1-32 (33)). Starting from this full model, we simplified it and selected the best model based on their AICc. The threshold for a significant difference between two models was set at two AICc points

Results

Movements and survival

Goodness of Fit. The overall test for multi-state models revealed a significant but moderate deviation from the Jolly-Move model (first-year age at marking group: $\chi^2_{218}=392.7$, $P<10^{-3}$; adult age at marking group: $\chi^2_{149}=196.2$, $P=0.006$). Analysis of the different components of the test indicated that this deviation was mainly related to a memory effect and a transience effect for the first-year age at marking group (WBWA test, $\chi^2_{33}=83.5$, $P<10^{-3}$, 3G.SR test, $\chi^2_{24}=36.7$, $P=0.04$) but not for the adult age at marking group, as well as an immediate trap-dependence for both groups (first-year age at marking group: $\chi^2_{26}=153.9$, $P<10^{-3}$; adult age at marking group: $\chi^2_{24}=69.8$, $P<10^{-3}$). To incorporate these deviations to model selection, we (1) incorporated and tested an age effect for the first-year age at marking group for parameters Phi, P, and Psi, and (2) incorporated a correction coefficient corresponding to the overall c-hat of the adult age at marking group (c-hat=196.2/149=1.3)

Best model structure for Φ , p and Ψ (without lockdown effect). The table 1 presents model selection for Φ , p and Ψ (without lockdown effect) and table 2 and 3 provide model selection to study the impact of lockdown on survival and transition probabilities, respectively.

The best model (with the lowest AICc) was Φ (season*Age class) p (t+location) Ψ (t*location) (model 1, table 1). This model assumed that Ψ and p are time and location dependant, with an additive effect between time and location for P and a non-additive effect for Ψ .

Φ did not vary between locations (models 6 vs 7, $\Delta\text{QAICc} = 2.1$ and models 1 vs 2, $\Delta\text{QAICc} = 6.3$, table 1), but it was season and age dependant (model 1 vs 5, $\Delta\text{QAICc} = 23.1$, table 1). Season structure was more appropriate than time to explain survival variations (model 8 vs model 9, $\Delta\text{QAICc} = 10$, table 1), suggesting that temporal variation in survival was mainly explained by inter-season than inter-year variation.

Ψ varied over time (model 21 vs 22, $\Delta\text{QAICc} = 10.3$, table 1) and time was more appropriate than season to explain transition variations (model 11 vs 18, $\Delta\text{QAICc} = 68.6$, table 1). Adding an age effect on Ψ improved model fit when combined with season (model 12 vs 18, $\Delta\text{QAICc} = 61.21$, table 1) but not when combined with time (model 13 vs 14, $\Delta\text{QAICc} = 1.68$, table 1)

1cy carrion crows transition probabilities out of JDP were higher than those of adults in Summer ($\Psi = 0.19$ [0.14 ;0.26] for adults and 0.50 [0.42 ;0.59] for 1cy, model 12 and fall ($\Psi = 0.29$ [0.22 ;0.36] for adults and 0.56 [0.48 ;0.64] for 1cy, model 12, figure 1). Movement probabilities to JDP were higher for 1cy than for adults in Summer ($\Psi = 0.11$ [0.08 ;0.16] for adults and 0.33 [0.15 ;0.56] for 1cy carrion crows, model 12, table 1, figure 1).

Model number	Model description	Δ QAICc	Number of parameters	QDeviance
1	Φ (season*Age class) p (time+location) Ψ (time*location)	0	83	3773.64
2	Φ (season*location*Age class) p (time+location) Ψ (time*location)	6.28	90	3765.04
3	Φ (location*Age class) p (time+location) Ψ (time*location)	7.13	80	3787.12
4	Φ (Age class) p (time+location) Ψ (time*location)	8.778	78	3792.99
5	Φ (.) p (time+location) Ψ (time*location)	23.11	77	3809.44
6	Φ (location) p (time+location) Ψ (time*location)	25.04	78	3809.26
7	Φ (season*location) p (time+location) Ψ (time*location)	27.53	84	3799.05
8	Φ (season) p (time+location) Ψ (time*location)	28.07	80	3808.06
9	Φ (time) p (time+location) Ψ (time*location)	38.09	101	3773.34
10	Φ (time+location) p (time+location) Ψ (time*location)	39.64	102	3772.74
11	Φ (time*location) p (time+location) Ψ (time*location)	71.45	126	3752.56
12	Φ (time*location) p (time+location) Ψ (season*location*Age class)	78.82	90	3837.59
13	Φ (time*location*Age class) p (time+location) Ψ (time*location)	91.97	164	3688.92
14	Φ (time* location*Age class) p (time+location) Ψ (time*location*Age class)	93.65	202	3604.08
15	Φ (time*location) p (time*location) Ψ (time*location)	104.13	149	3734.58
16	Φ (time*Age class*location) p ((Age class*time)+location) Ψ (time*location*Age class)	116.85	222	3580.77
17	Φ (time*Age class) p (time+location) Ψ (time*location)	129.68	119	3826.05
18	Φ (time*location) p (time+location) Ψ (season*location)	140.03	84	3911.55
19	Φ (time*location) p (time+location) Ψ (time+location)	162.68	102	3895.78
20	Φ (time*location) p (time+location) Ψ (location)	165.31	78	3949.53
21	Φ (time*location) p (time+location) Ψ (time)	327.54	101	4062.79
22	Φ (time*location) p (time+location) Ψ (.)	337.84	77	4124.16

Table 1 : General model selection for models on capture-recapture histories of 667 carrion crows caught from 2015 to 2021 in Jardin des Plantes (Paris). The importance of age class, time, season, location on survival (ϕ), recapture (p) and transition (Ψ) probabilities was tested. Models are based on $\hat{c} = 1.3$. Best model is Model 1 with QAICc = 6441.92.

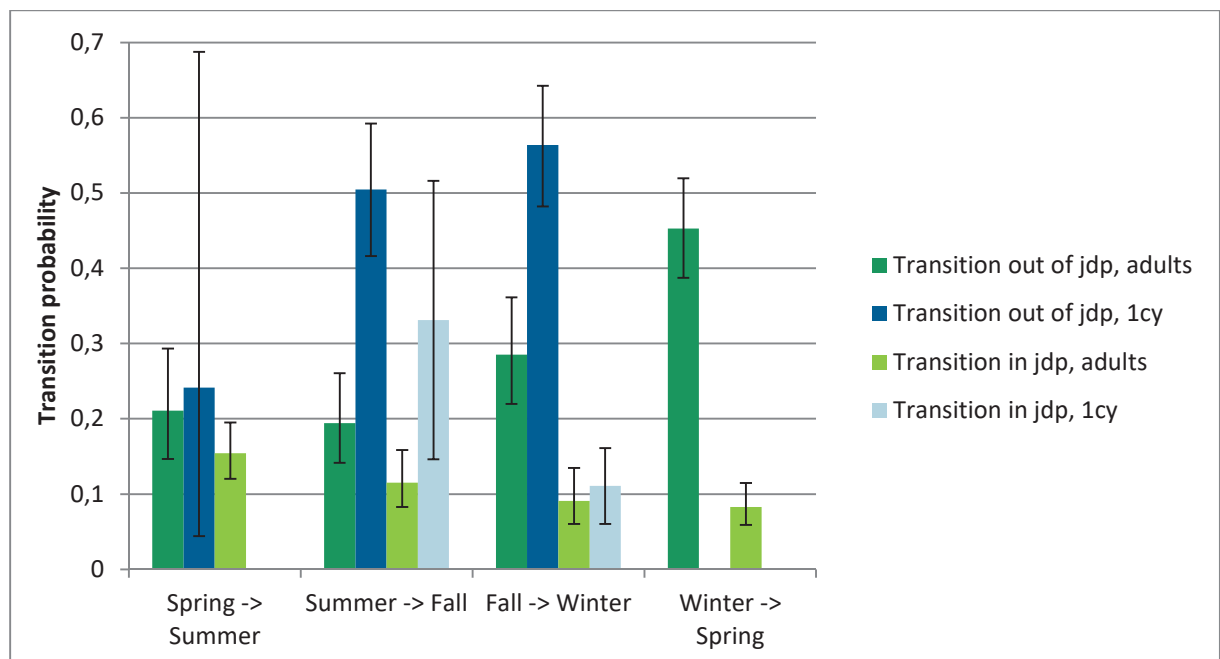


Figure 1 : Transition estimates in and out of jdp, for adults and 1cy carrion crows, from 2015 to 2021. 95% confidence intervals are shown. Estimates are issued from model 12 (table 1)

Lockdown effect on survival. Starting from the best model assuming that survival varies according to the season and the age class (model 1), we included a lockdown effect on several components of survival (summer, fall or winter) and for the two age classes (1cy and Ad). Model comparison indicated that including a lockdown effect on the survival of 1cy birds improved model fit (model 1 vs models 23, 24, 25, respectively $\Delta\text{QAICc} = 4.9; 4.5; 4.4$, table 2), especially in spring and fall. The estimates showed that the survival of young birds drastically decreased between summer and autumn 2020 ($\Phi = 0.85 [0.77;0.91]$) for 1cy between summer and fall of years without lockdown, and $\Phi = 0.59 [0.38;0.78]$ for 1cy between summer and fall 2020, figure 2. In contrast, the lockdown did not seem to induce variation in the survival of adults (model 1 vs model 31, $\Delta\text{QAICc} = 0.6$; model 1 vs model 33, $\Delta\text{QAICc} = 2.5$; model 1 vs model 34, $\Delta\text{QAICc} = 3.4$, table 2, $\Phi = 0.96 [0.91;0.98]$ between Spring and Autumn, $\Phi = 0.90 [0.86;0.93]$ between Autumn and Winter, $\Phi = 0.92 [0.88;0.95]$ between Winter and Spring, $\Phi = 0.91 [0.86;0.94]$ between Spring and Summer for adults, model 1, table 1).

Model number	Model description	ΔQAICc	Number of parameters	QDeviance
23	{ Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (time*location)}	0	85	3764.45
24	{ Φ (season*Age class+COVID[juv,F]) p(time+location) Ψ (time*location)}	1.47	84	3768.04
25	{ Φ (season*Age class+COVID[juv,SFW]) p(time+location) Ψ (time*location)}	1.57	86	3763.90
26	{ Φ (season*Age class+COVID[juv+adu, SF]) p(time+location) Ψ (time*location)}	2.53	87	3762.74
27	{ Φ (season*Age class+COVID[juv,FW]) p(time+location) Ψ (time*location)}	3.04	85	3767.49
28	{ Φ (season*Age class+COVID[juv+Ad, F]) p(time+location) Ψ (time*location)}	3.58	85	3768.03
29	{ Φ (season*Age class+COVID[juv,S]) p(time+location) Ψ (time*location)}	4.26	84	3770.83
1	{ Φ (season*Age class) p(time+location) Ψ (time*location)}	4.95	83	3773.64
30	{ Φ (season*Age class+COVID[juv+Ad, SFW]) p(time+location) Ψ (time*location)}	5.09	89	3761.04
31	{ Φ (season*Age class+COVID[adu, S]) p(time+location) Ψ (time*location)}	5.52	84	3772.09
32	{ Φ (season*Age class+COVID[juv,W]) p(time+location) Ψ (time*location)}	6.74	84	3773.31
33	{ Φ (season*Age class+COVID[Ad, SF]) p(time+location) Ψ (time*location)}	7.41	85	3771.86
34	{ Φ (season*Age class+COVID[Ad, SFW]) p(time+location) Ψ (time*location)}	8.34	86	3770.67

Table 2 : Survival selection for models on capture-recapture histories of 667 carrion crows caught from 2015 to 2021 in Jardin des Plantes (Paris). The importance of age class, time, season, location on survival (ϕ), recapture (P) and transition (Ψ) probabilities was tested. Starting from the best model of the general selection (model 1), lockdown effect was applied on survival of adults only, juveniles only or both of them (respectively COVID[Ad], COVID[juv] and COVID[juv + adu]), and its effect was tested during summer (S), fall (F) or winter (W) 2020. Models are based on $\hat{c} = 1.3$. Best model is Model 16 with $\text{QAICc} = 6436.97$.

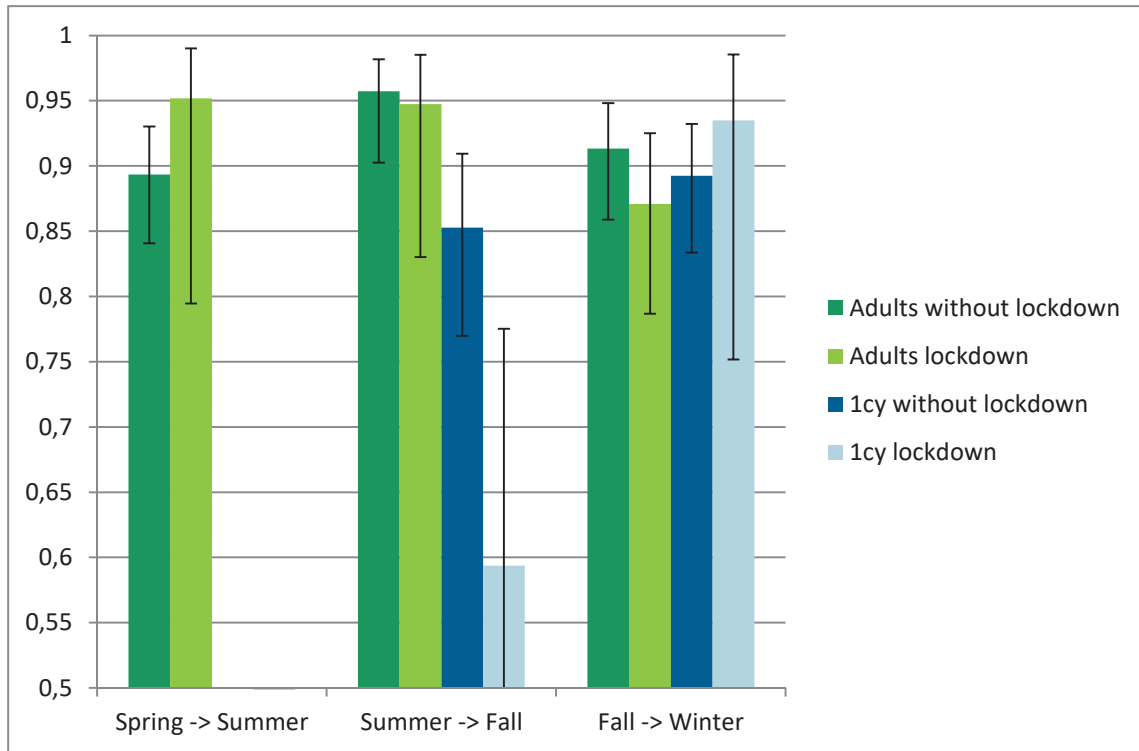


Figure 2 : Survival estimates of adults and 1cy carrion crows, the year of lockdown (2020) and the other years (2015-2019 and 2021). 95% confidence intervals are shown. Estimates are issued from model 30 (table 2)

Lockdown effect on movements. Lockdown seems to have influenced movements of adults (models 35 to 38 vs model 40, respectively $\Delta\text{QAICc} = 5.8; 3.3; 2.6; 2.2$), but this was not the case for 1cy birds (model 40 vs models 43, 44, 46, 50, 51, respectively $\Delta\text{QAICc} = 2.8; 3.4; 3.8; 10.0; 36.5$). Adult movements out of JDP increased during lockdown, between Summer and Fall ($\Psi = 0.18 [0.12 ; 0.25]$ without lockdown and $0.21 [0.15 ; 0.30]$ during lockdown, model 35, table 3, figure 3) and between Fall and Winter ($\Psi = 0.38 [0.22 ; 0.36]$ without lockdown and $0.46 [0.30 ; 0.62]$ during lockdown, model 35, table 3, figure 3). Adults transitions to JDP were not influenced by lockdown in Summer and Fall.

Model number	Model description	Δ QAICc	Number of parameters	QDeviance
23	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (time*location)	0	85	3764.45
35	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[Ad,FW])	18.39	53	3849.99
36	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[Ad,W])	20.90	51	3856.65
37	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[Ad,F])	21.48	51	3857.23
38	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*Age class+COVID[Ad,SFW])	21.94	55	3849.39
39	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[juv+Ad,W])	23.74	53	3855.34
40	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class)	24.16	49	3864.05
41	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[juv+Ad,F])	24.90	53	3856.51
42	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[Ad,SF])	25.02	53	3856.63
43	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[juv,W])	26.99	51	3862.74
44	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[juv,F])	27.57	51	3863.32
45	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[Ad,S])	27.63	51	3863.38
46	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[juv,S])	27.91	51	3863.66
47	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[juv+Ad,S])	31.39	53	3862.99
48	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[juv+ad,SFW])	32.00	61	3846.96
49	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[juv+Ad,SF])	32.22	57	3855.51
50	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[juv,SFW])	34.17	55	3861.62
51	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location*Age class+COVID[juv,SF])	60.67	54	3890.19
52	Φ (season*Age class+COVID[juv,SF]) p(time+location) Ψ (season*location)	84.43	43	3936.72

Table 3 : Transition selection for models on capture-recapture histories of 667 carrion crows caught from 2015 to 2021 in Jardin des Plantes (Paris). The importance of age class, time, season, location on survival (ϕ), recapture (P) and transition (Ψ) probabilities was tested. Starting from the best model of the survival selection (model 16), lockdown effect was applied on transitions of adults only, juveniles only or both of them (respectively COVID[Ad], COVID[juv] and COVID[juv + Ad]), and its effect was tested during summer (S), fall (F) or winter (W) 2020. Models are based on $\hat{c} = 1.3$. Best model is Model 16 with QAICc = 6436.97.

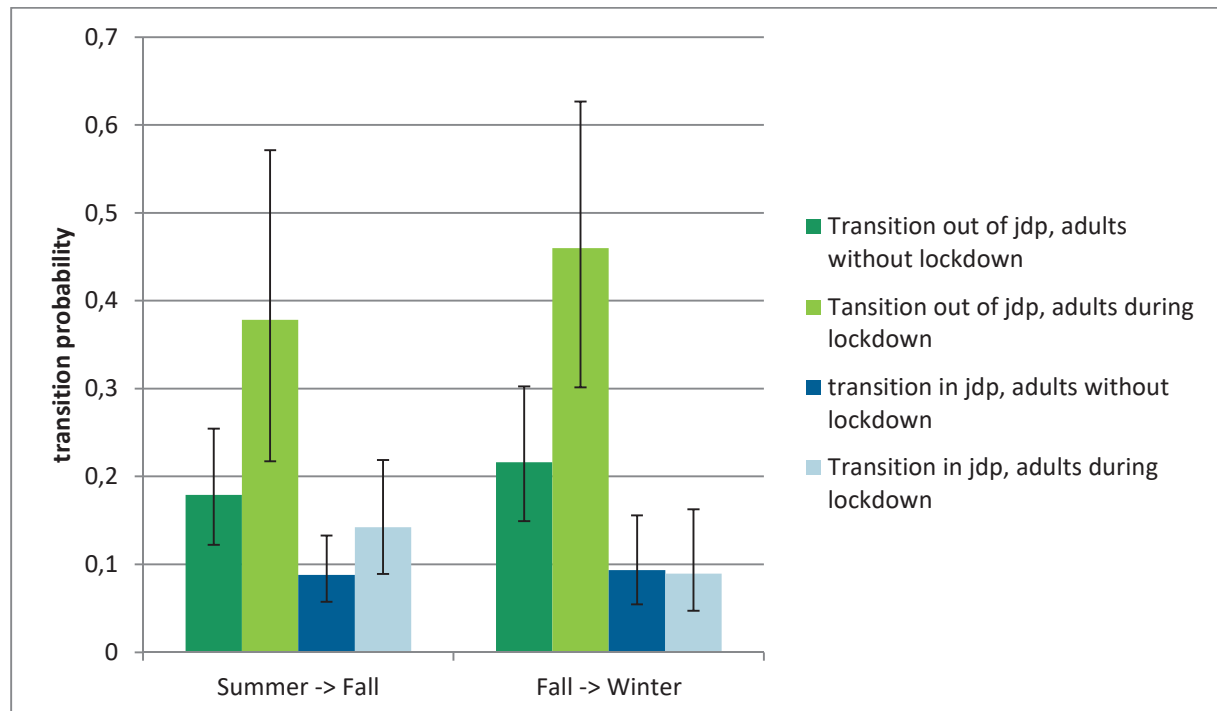


Figure 3 : Transition estimates in and out of jdp for adults and 1cy carrion crows, the year of lockdown (2020) and the other years (2015-2019 and 2021). 95% confidence intervals are shown. Estimates are issued from model 30 (table 2)

Body condition

First-calendar year crows. For 1cy crows, all body size measurements (BH, BL, WL and TL) were positively correlated with the first axis, which explained 60.7% of the variance. Axis 2, 3 and 4 respectively explained 19%, 12.7% and 7.7% of the variance (appendix, figure 4).

The best LMM to explain young carrion crows body condition included an additive effect of lockdown and ringing date (table 4). Both estimates were positive, which indicates that captured individuals were on average in better body condition just after lockdown, and that they had a better body condition when ringed late in the year (table 5).

Fixed parameters	AIC
lockdown+ ringing date	4779.9
lockdown* ringing date	4784.5
ringing date	4789.2
lockdown	4813.2
1	4825.6

Table 4 : Model selection on biometrics of 496 1cy carrion crows caught from 2015 to 2021 in Jardin des Plantes (Paris). Linear mixt models were implemented to study the effect of lockdown and ringing date on body condition index. Year was used as random effect

Parameter	Estimate	SD	Df	t-value	p
lockdown	12.4	4.4	483	2.8	0.005
ringing date	0.2	0.03	483	6.5	6.5e-10

Table 5 : Results of body-condition model for 1cy carrion crows (model lockdown + ringing date, table 4). sd: standard deviation. Df : degrees of freedom

All crows. For all crows, all body size measurements (BH, BL, WL and TL) were positively correlated with the first axis, which explained 53.7% of the variance. Axis 2, 3 and 4 respectively explained 22.3%, 16.2% and 7.9% of the variance (appendix, figure 5).

The best model explained carrion crows body condition with age class, ringing date, lockdown and an interaction between age class and ringing date, and between age class and lockdown (table 6). Estimates are given in table 7. Adults were on average in better body condition than 1cy (estimate = -61.0 ± 11 , $df = 629$, $t = -5.5$, $p = 4.9 \times 10^{-5}$, table 7), and young crows were in better condition when ringed later in the year (estimate = 0.1 ± 0.05 , $df = 629$, $t = 2.5$, $p = 0.01$, table 7). We detected no effect of lockdown on body condition.

Fixed parameters	AIC
Age class + ringing date + lockdown + Age class*ringing date + Age class*covid	6311.9
Age class * ringing date + lockdown	6317.2
Age class * ringing date	6324.0
Age class * lockdown	6332.2
Age class + lockdown	6339.2
Age class	6344.4
covid	6352.9
1	6397.2

Table 6 : Model selection on biometrics of 667 carrion crows caught from 2015 to 2021 in Jardin des Plantes (Paris). Linear mixt models were implemented to study the effect of lockdown, ringing date and age class on body condition index. Year was used as random effect

Parameter	Estimate	SD	Df	t-value	p
lockdown	4.0	6.9	629	0.6	0.6
Age class 1cy	-61.0	11.0	629	-5.5	4.9 ^e -8
Ringing date	0.06	0.04	629	1.8	0.07
Age class 1cy : ringing date	0.1	0.05	629	2.5	0.01
Age class 1cy : lockdown	9.1	8.3	629	1.1	0.27

Table 7 : Results of carrion crows body-condition model (model Age class + ringing date + lockdown + Age class*ringing date + Age class*covid, table 6). sd: standard deviation. Df : degrees of freedom

Discussion

Overall, our study indicates that the lockdowns implemented in France in 2020-2021 during the covid-19 pandemic had demographic consequences on the Parisian populations of crows, with differential effect according to age classes. In particular, the transient reduction in survival probabilities for younger individuals at a critical stage of their life cycle is consistent with a predominant effect of the reduction in available resources on demographic rates. Lockdowns drove adult carrion crows to leave the study site (JDP) in summer and autumn 2020, potentially because the park was closed to the public, so the public bins were empty and did not provide food to the birds. Surprisingly, lockdown had a positive impact on 1cy carrion crows body condition. This seems in contradiction with the lower survival during lockdown, but can be explained by a selective process. The hypothesis is that weakest individuals suffered a higher mortality rate during lockdown, in accordance with the decrease in survival probability observed just after lockdown, so that survivors were on average the individuals with the highest body condition. Alternatively, lockdown could have been beneficial for chicks' growth, by decreasing human presence. Indeed, disturbance generates stress, which is detrimental to reproduction (34) and causes costs for adults (flight, loss of opportunities) (35). In addition, adult carrion crows could have feed their chicks with "natural" food, as they could not rely on human food waste. This improvement of food quality could have enhanced young's growth.

Our study shows that carrion crows are very mobile, and allows quantifying thier movements.

As expected, our results show that carrion crows are very reliant on human waste. But our study also highlights the importance of these resources for juveniles. Indeed, a decrease in human food availability due to COVID-19 pandemic is sufficient to significantly reduce juvenile survival. Thus, seasonal mortality is multiplied by 3 during lockdown, as compared to "usual" periods.

These results show that corvid demography can be impacted by a drastic reduction in waste amount. Movements pattern is also modified but in a complex way. A decrease in local birds' number could be balanced by immigration, but if this reduction is caused by a decrease in food availability, the attractiveness should be finally reduced.

According to these results, it seems inappropriate to fight carrion crows' damages by killing them. Indeed, immigrants from suburban areas should replace the dead individuals, because of cities' attractiveness : it is the "source-sponge hypothesis", described by Marzluff et al (36). In addition to ethical issue, lethal regulation seems useless, and sometimes produces the opposite effect of what is expected (37). Instead, it could be interesting to decrease cities' attractiveness for carrion crows, by reducing human food resources' availability. This could be achieved by appropriate measures, such as stopping feeding birds, putting wastes in bins instead of throwing them on the floor, and putting lids on the bins. This loss of resources should contribute to reduce carrion crows' density in towns.

Ethic statements

All captures and bird processing were authorized by the French ringing centre (CRBPO) under the reference PP883.

Appendix

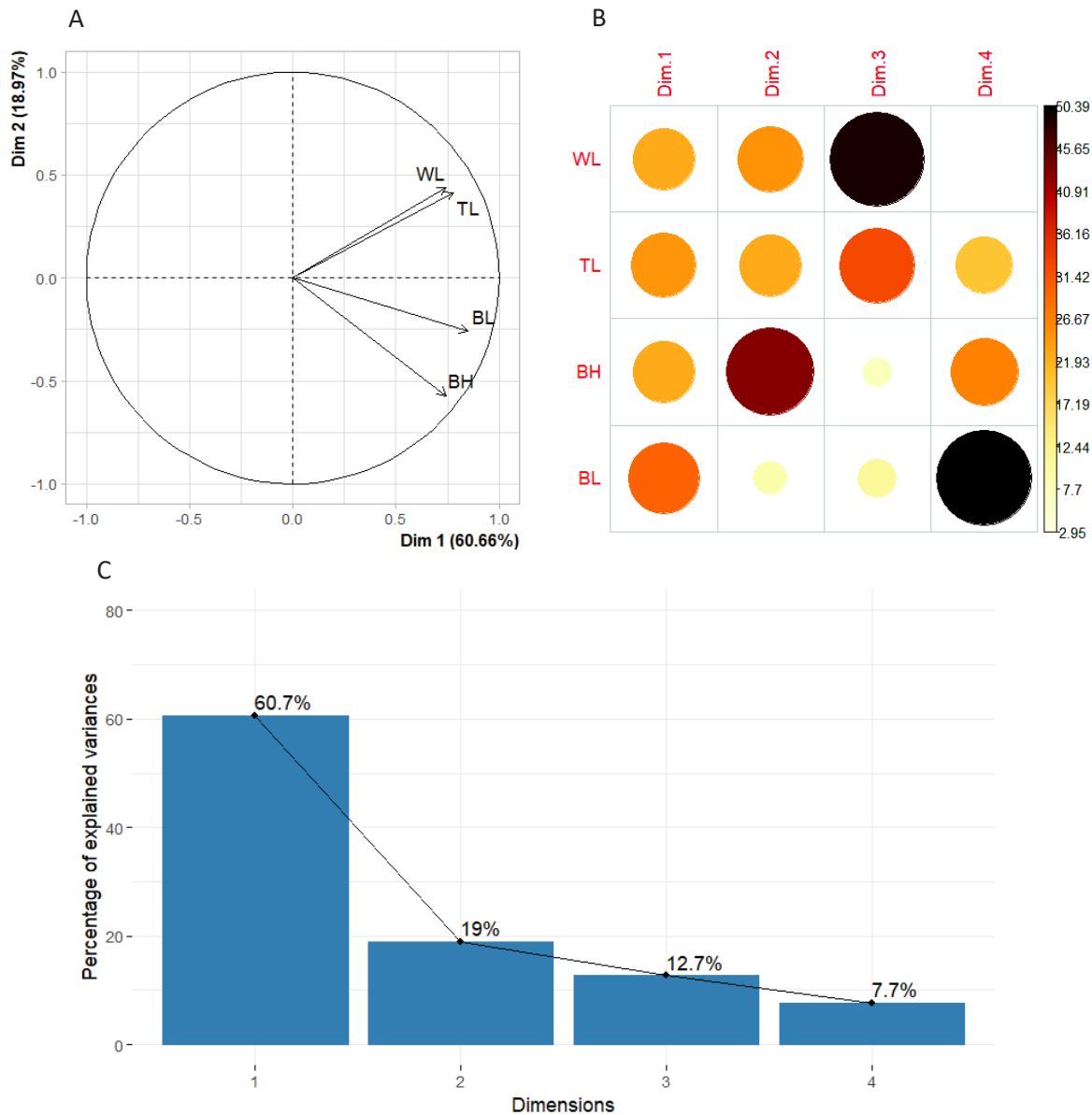


Figure 4 : Results of the PCA implemented on TL, WL, BH and BL of 496 1cy carrion crows caught from 2015 to 2021 in Jardin des Plantes (Paris). A. PCA graph of variables. B. Correlation plot of variables. C. Scree plot of dimensions percentages of explained variances. TL : tarsus length, WL : wing length, BH : bill height, BL : bill length

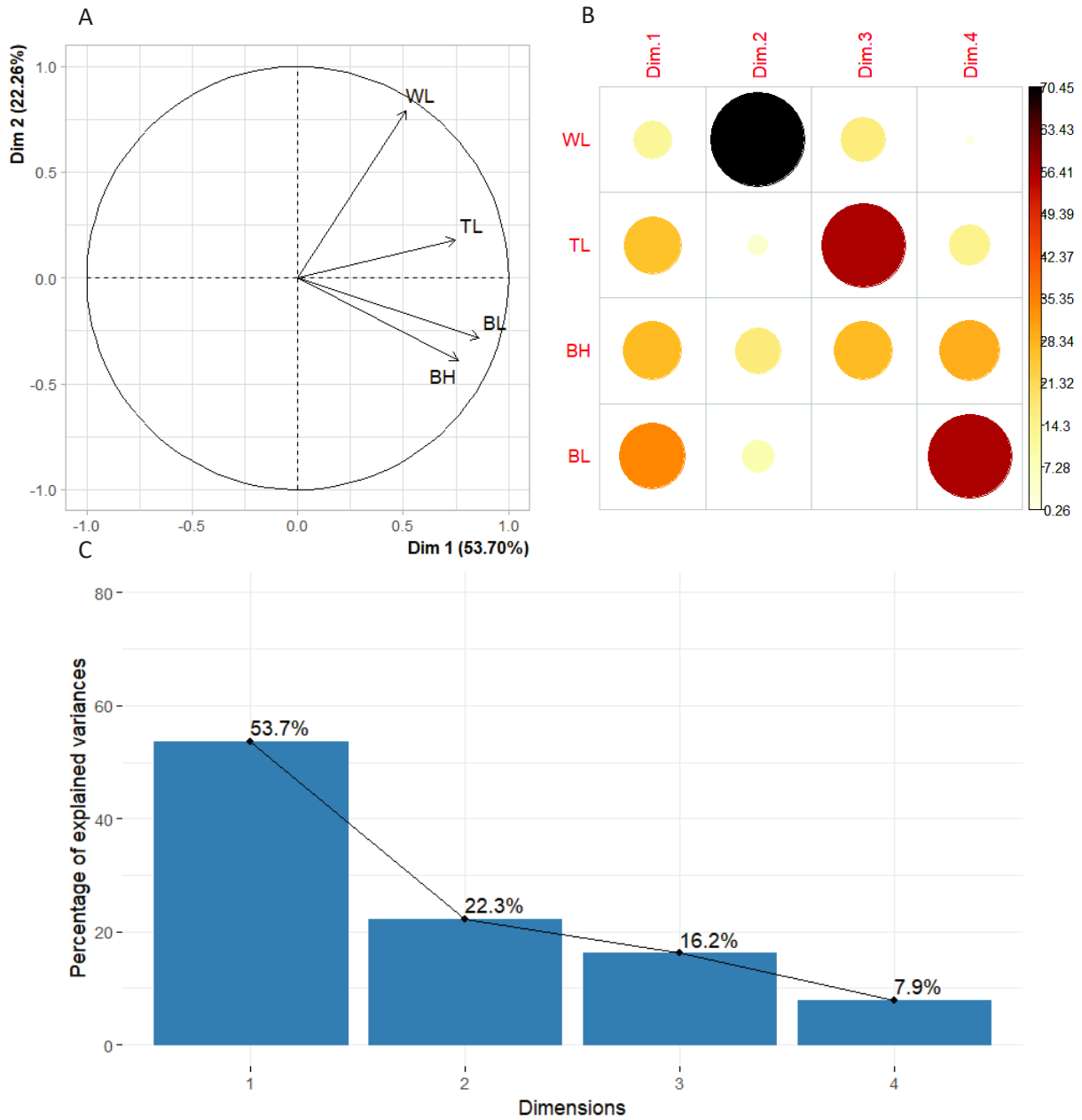


Figure 5 : Results of the PCA implemented on TL, WL, BH and BL of 667 carrion crows caught from 2015 to 2021 in Jardin des Plantes (Paris). A. PCA graph of variables. B. Correlation plot of variables. C. Scree plot of dimensions percentages of explained variances. TL : tarsus length, WL : wing length, BH : bill height, BL : bill length

Data availability

The datasets used and analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

References

1. McDonnell MJ, Hahs AK. Adaptation and Adaptedness of Organisms to Urban Environments. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2015;46(1):261-80.
2. Sol D, Lapiedra O, González-Lagos C. Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour*. 1 mai 2013;85(5):1101-12.
3. Shochat E, Lerman S, Fernández-Juricic E. Birds in Urban Ecosystems: Population Dynamics, Community Structure, Biodiversity, and Conservation. In: *Urban Ecosystem Ecology* [Internet]. John Wiley & Sons, Ltd; 2010 [cité 28 juin 2022]. p. 75-86. Disponible sur: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2134/agronmonogr55.c4>
4. Isaksson C. Impact of Urbanization on Birds. In: Tietze DT, éditeur. *Bird Species: How They Arise, Modify and Vanish* [Internet]. Cham: Springer International Publishing; 2018 [cité 30 mai 2022]. p. 235-57. (Fascinating Life Sciences). Disponible sur: https://doi.org/10.1007/978-3-319-91689-7_13
5. Ibáñez-Álamo JD, Rubio E, Benedetti Y, Morelli F. Global loss of avian evolutionary uniqueness in urban areas. *Global Change Biology*. 2017;23(8):2990-8.
6. Shochat E, Lerman SB, Anderies JM, Warren PS, Faeth SH, Nilon CH. Invasion, Competition, and Biodiversity Loss in Urban Ecosystems. *BioScience*. mars 2010;60(3):199-208.
7. Fontaine B, Moussy C, Carricaburu JC, Dupuis J, Schmaltz L, Lorrillière R, et al. Résultats 2019 des programmes participatifs de suivi des oiseaux communs. 2020;
8. Emlen JT. An Urban Bird Community in Tucson, Arizona: Derivation, Structure, Regulation. *The Condor*. 1 avr 1974;76(2):184-97.
9. Mennechez G, Clergeau P. Settlement of breeding European Starlings in urban areas: Importance of lawns vs. anthropogenic wastes. In: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R, éditeurs. *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World* [Internet]. Boston, MA: Springer US; 2001 [cité 2 janv 2023]. p. 275-87. Disponible sur: https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9_13
10. Pokorný B, Flajšman K, Jelenko I. The importance and impacts of crows, with emphasis on hooded crow (*Corvus cornix*), in the (sub)urban environment. *Acta Silvae et Ligni*. 2014;(No.103):47-60.
11. maires de grandes villes. Enquête sur les nuisances causées par la présence de corbeaux, corneilles et autres oiseaux dans les grandes villes. 2004.
12. Aletta F, Oberman T, Mitchell A, Tong H, Kang J. Assessing the changing urban sound environment during the COVID-19 lockdown period using short-term acoustic measurements. *Noise Mapping*. 1 janv 2020;7(1):123-34.
13. Briz-Redón Á, Belenguer-Sapiña C, Serrano-Aroca Á. Changes in air pollution during COVID-19 lockdown in Spain: A multi-city study. *J Environ Sci (China)*. mars 2021;101:16-26.
14. Venter ZS, Aunan K, Chowdhury S, Lelieveld J. COVID-19 lockdowns cause global air pollution declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 11 août 2020;117(32):18984-90.
15. Le Tourneux F, Grandmont T, Dulude-de Broin F, Martin MC, Lefebvre J, Kato A, et al. COVID19-induced reduction in human disturbance enhances fattening of an overabundant goose species. *Biological Conservation*. mars 2021;255:108968.
16. Saladié Ò, Bustamante E, Gutiérrez A. COVID-19 lockdown and reduction of traffic accidents in Tarragona province, Spain. *Transportation Research Interdisciplinary Perspectives*. nov 2020;8:100218.
17. Bíl M, Andrášik R, Cícha V, Arnon A, Kruuse M, Langbein J, et al. COVID-19 related travel restrictions prevented numerous wildlife deaths on roads: A comparative analysis of results from 11 countries. *Biological Conservation*. 1 avr 2021;256:109076.
18. Driessen MM. COVID-19 restrictions provide a brief respite from the wildlife roadkill toll. *Biol Conserv*. avr 2021;256:109012.
19. LeClair G, Chatfield MWH, Wood Z, Parmelee J, Frederick CA. Influence of the COVID-19 pandemic on amphibian road mortality. *Conserv Sci Pract*. nov 2021;3(11):e535.

20. Shilling F, Nguyen T, Saleh M, Kyaw MK, Tapia K, Trujillo G, et al. A Reprieve from US wildlife mortality on roads during the COVID-19 pandemic. *Biological Conservation*. 1 avr 2021;256:109013.
21. Pokorný B, Cerri J, Bužan E. Wildlife roadkill and COVID-19: A biologically significant, but heterogeneous, reduction. *Journal of Applied Ecology*. 2022;59(5):1291-301.
22. Rutz C, Loretto MC, Bates AE, Davidson SC, Duarte CM, Jetz W, et al. COVID-19 lockdown allows researchers to quantify the effects of human activity on wildlife. *Nat Ecol Evol*. sept 2020;4(9):1156-9.
23. Seress G, Sándor K, Vincze E, Pipoly I, Bukor B, Ágh N, et al. Contrasting effects of the COVID-19 lockdown on urban birds' reproductive success in two cities. *Sci Rep*. 3 sept 2021;11(1):17649.
24. Soh MCK, Pang RYT, Ng BXK, Lee BPYH, Loo AHB, Er KBH. Restricted human activities shift the foraging strategies of feral pigeons (*Columba livia*) and three other commensal bird species. *Biological Conservation*. 1 janv 2021;253:108927.
25. Gilby BL, Henderson CJ, Olds AD, Ballantyne JA, Bingham EL, Elliott BB, et al. Potentially negative ecological consequences of animal redistribution on beaches during COVID-19 lockdown. *Biological Conservation*. 1 janv 2021;253:108926.
26. Unwin M. Crows. *Bloomsbury Wildlife*; 2021. 128 p.
27. Demongin L. Guide d'identification des oiseaux en main. Imprimerie Moderne de l'Est. Beaumes-les-Dames (Doubs, France); 2013.
28. O'Brien S, Robert B, Tiandry H. Consequences of violating the recapture duration assumption of mark-recapture models: a test using simulated and empirical data from an endangered tortoise population. *Journal of Applied Ecology*. 2005;42(6):1096-104.
29. White G, Burnham K. Program MARK: Survival Estimation from Populations of Marked Animals. *Bird Study*. 1 janv 1999;46 Supplement:120-38.
30. Lebreton JD, Burnham K, Clobert J, Anderson D. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs*. 1 mars 1992;62:67-118.
31. Burnham KP, Anderson DR. Practical Use of the Information-Theoretic Approach. In: Burnham KP, Anderson DR, éditeurs. *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* [Internet]. New York, NY: Springer; 1998 [cité 20 juin 2022]. p. 75-117. Disponible sur: https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2917-7_3
32. Pradel R, Wintrebert CMA, Gimenez O. A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics*. mars 2003;59(1):43-53.
33. Bates D, Maechler M, Bolker [aut B, cre, Walker S, Christensen RHB, et al. *lme4: Linear Mixed-Effects Models using «Eigen» and S4* [Internet]. 2023 [cité 23 avr 2023]. Disponible sur: <https://CRAN.R-project.org/package=lme4>
34. Wingfield JC, Sapolsky RM. Reproduction and Resistance to Stress: When and How. *Journal of Neuroendocrinology*. 2003;15(8):711-24.
35. Frid A, Dill L. Human-caused Disturbance Stimuli as a Form of Predation Risk. *Conservation Ecology* [Internet]. 1 mai 2002 [cité 27 juin 2022];6(1). Disponible sur: <https://www.ecologyandsociety.org/vol6/iss1/art11/>
36. Marzluff JM, McGowan KJ, Donnelly R, Knight RL. Causes and consequences of expanding American Crow populations. In: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R, éditeurs. *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World* [Internet]. Boston, MA: Springer US; 2001 [cité 21 oct 2020]. p. 331-63. Disponible sur: http://link.springer.com/10.1007/978-1-4615-1531-9_16
37. Jiguet F. The Fox and the Crow. A need to update pest control strategies. *Biological Conservation*. 1 août 2020;248:108693.

Acknowledgements

The authors thank all volunteers who took part in data collection.

Author contributions

P.L.C, F.J and A.R were involved in study conception and design. P.L.C and F.J took part in data collection. P.L.C and A.R analysed the data. All authors wrote the manuscript, reviewed it and approved the final version.

Competing interests

The authors declare no competing interests.

4.3. Perspectives

Les ressources d'origine humaine jouent donc un rôle important dans la forte densité des corneilles à Paris. Les conflits avec ces corvidés ne seront donc pas résolus tant que les déchets seront accessibles. En effet, la densité de corvidés semble plus importante à proximité de sources de nourritures d'origine anthropique, notamment les décharges et les poubelles publiques (Preininger et al., 2019; Szala et al., 2020), qui pourraient favoriser leur survie. Il faudrait une politique publique forte pour réduire durablement les ressources disponibles : interdire le nourrissage, mieux nettoyer les rues, loger les sans domicile fixe. Une autre solution serait de diminuer le gaspillage alimentaire, un des leviers les plus efficaces pour réduire nos déchets et notre impact environnemental. En effet, d'après l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO), un tiers des denrées alimentaires produites dans le monde sont gaspillées (FAO, 2011), alors que le problème de l'alimentation de la population humaine, en croissance, est un défi majeur des prochaines années. La marge de progression est donc conséquente dans ce domaine, et une réduction du gaspillage alimentaire permettrait non seulement de diminuer le nombre de corneilles en ville, mais également de limiter nos impacts environnementaux et de nourrir plus d'humains.

Une autre manière de mettre en évidence le l'impact des déchets sur les déplacements des corneilles de Paris aurait été d'étudier la densité des corneilles noires autour des tas de poubelles pendant la grève des éboueurs pour protester contre la réforme des retraites (mars 2023). Cette situation aurait en effet permis d'étudier l'effet d'un supplément de nourriture sur les patrons de distribution des corneilles noires à l'échelle locale (même si son impact sur la survie n'aurait pas pu être étudié, la grève ayant duré trop peu de temps).

5. Chapitre 3 : Construction des modèles démographiques

5.1. Introduction

Pour résoudre les conflits entre les corneilles noires et les habitants de Paris, la question d'une régulation létale des individus s'est posée. Toutefois, cette solution soulevant des problèmes éthiques et pratiques, il était nécessaire de s'assurer auparavant de son efficacité pour diminuer durablement la densité de corneilles noires en ville. Or, certains chercheurs ont émis l'hypothèse que des flux existeraient entre les populations suburbaines et urbaines de corneilles d'Amérique, selon une dynamique « source-puits ». Ainsi, des immigrants des quartiers suburbains, trouvant des ressources abondantes en ville, contribueraient à la croissance de la population urbaine (Marzluff et al., 2001). Si de tels échanges existaient à Paris, une régulation létale des corneilles noires seraient inutile, les individus éliminés étant immédiatement remplacés par d'autres corneilles. Nous avons donc étudié la dynamique des populations de corneilles parisiennes, afin de savoir comment les effectifs évolueraient dans un système fermé.

Les systèmes de métapopulations type puits/source ont été développés à l'échelle des populations écologiques, pour les espèces ayant des habitats fragmentés (Hanski, 1998). Toutefois, je n'ai pas réellement étudié un tel système. En particulier, je ne me suis pas intéressée à de la dispersion, mais à des « déplacements », se déroulant à des échelles spatiales et temporelles plus fines que ce que l'on nomme de la dispersion sur le plan écologique. Ils sont cependant tout aussi importants pour la gestion car susceptibles d'impacter fortement les variations d'abondance locale et d'éventuelles réponses à la régulation ou à la disponibilité alimentaire

Pour cette étude, il est possible d'utiliser des modèles démographiques basés sur une matrice de transition structurée en âge, simulant la croissance d'une population théorique, à partir de paramètres démographiques connus (Han et al., 2022). Différentes caractéristiques du modèle ont été évaluées. Le taux de croissance (λ) permet de prédire l'évolution de la population, l'élasticité estime le changement relatif dans le taux de croissance d'une population pour une modification relative dans un paramètre vital (survie ou reproduction) (Benton and Grant, 1999) et le temps de génération fournit l'âge moyen des femelles reproductrices. La répartition de la population dans les différentes classes d'âge à l'équilibre a également été estimée. Il s'agit de la proportion des différentes classes d'âge à l'équilibre, qui reste inchangée au cours du temps et quelle que soit la taille de la population, et qui est obtenue pour des paramètres démographiques donnés. Afin de construire ces modèles, nous avons évalué les paramètres démographiques des corneilles parisiennes (survie, reproduction) grâce à des études de terrain et des modèles de capture-marquage-recapture. Puis nous avons comparé leurs valeurs à celles

de la littérature, pour des espèces proches. Enfin, nous avons simulé les modèles démographiques pour une gamme de paramètres, et évalué la valeur de λ pour nos valeurs.

5.2. Méthodes

5.2.1 Estimation des paramètres

5.2.1.1. Taux de survie

Les taux de survie annuelle des individus de première année et des individus adultes ont été estimés à partir des modèles de capture-marquage recapture.

Espèces et site d'étude

Les corneilles noires ont été capturées au JDP (48,84°N, 2.36°E) depuis 2015. Ce parc urbain, situé à Paris, près de la Seine, a une superficie de 23.5 ha, et est surtout fréquenté par des familles, touristes et groupes scolaires, dans le cadre d'activités récréatives et culturelles.

Les corneilles noires ont été capturées à l'aide d'une cage de capture (8 m³), dans laquelle elles peuvent entrer par un trou horizontal dans le toit, mais dont elles ne peuvent pas sortir. Elles y sont attirées par de la nourriture et par la première corneille qui pénètre dans la cage. Elles y ont été maintenues au maximum 24h en captivité, de l'eau et de la nourriture étant fournie à volonté, et la cage était visitée chaque jour. De 2015 à 2021, 667 corneilles ont été capturées et baguées (496 corneilles de première année et 171 adultes).

Après capture, les corneilles ont été baguées avec une bague en métal, portant l'identifiant officiel du Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), et une paire de bagues en plastique coloré (une sur chaque tarse), comportant un code individuel unique, pouvant être lu à distance par des bénévoles. L'âge a été évalué grâce à la couleur du palais (rose pour les juvéniles, noir pour les adultes) et au contraste dû à la mue entre les plumes du corps et les plumes de vol (Demongin, 2013).

Histoires de capture-recapture

Les corneilles noires étaient recapturées "visuellement" suivant un protocole de sciences participatives : n'importe quel bénévole pouvait relever le numéro d'identification d'un oiseau bagué, et le reporter avec la localisation et la date sur le site internet dédié (<http://corneilles-paris.fr/>). Cette

base de données a ensuite été utilisée avec les âges de première capture pour produire les histoires de vie des individus bagués. Les recaptures ont été réalisées en continu (de 2015 à 2021), contrairement aux études de capture-marquage-recapture classiques, dans lesquelles les sessions de capture doivent être de durée très inférieure aux intersessions. Cependant, d'après O'brien et al (O'brien et al., 2005), cette hypothèse de durée peut être violée à condition que la probabilité de recapture soit supérieure à 20%, ce qui était le cas dans notre étude.

Les histoires de capture-marquage-recapture (CMR) individuelles ont été construites en considérant deux états ou « sites », qui correspondent à la localisation spatiale des oiseaux à chaque capture : le site “JDP” (pour les captures se produisant à moins de 470 m de la cage de capture) et le site “Paris” pour les recaptures se produisant hors de ce cercle (principalement dans Paris). Toutes les premières captures ont eu lieu au JDP.

Chaque année a été divisée en sessions de capture (d'avril à novembre) et en intersessions (de janvier à mars, et en décembre). Toutes les données situées en intersessions ont été retirées du jeu de données. Les captures ayant lieu de 2015 à 2021, le nombre total de sessions était de 7. Cette périodicité annuelle nous a permis d'évaluer des survies annuelles.

Nous avons considéré deux classes d'âge : les individus de première année (1A, individus bagués juvéniles, jusqu'au 31 décembre de leur année de naissance) et les adultes (Ad). La classe d'âge a été modélisée à l'aide d'une combinaison du groupe (implémenté dans la base de donnée) et l'effet de l'âge (modélisé dans le programme d'analyse CMR) : un groupe a été assigné à chaque oiseau en fonction de son âge, estimé au moment du baguage (première année ou adulte). Les oiseaux d'âge “adulte” au moment du baguage ont été laissés dans la classe d'âge Ad pendant toute leur histoire de capture-recapture. Les oiseaux de “première année” au moment du marquage étaient initialement dans la classe d'âge 1A, puis transférés dans la classe d'âge Ad au moment de la transition de leur première vers leur deuxième session de capture.

À l'aide de ce jeu de données, des analyses de capture-marquage-recapture ont été menées à l'aide du logiciel MARK 6.2 (White and Burnham, 1999) pour comparer différents modèles de survie, recapture et transitions (déplacements entre le JDP et d'autres endroits) (probabilités Φ , p et Ψ (Lebreton et al., 1992) respectivement), grâce à une fonction de lien logit. Nous avons considéré que les paramètres Φ , p et Ψ pouvaient varier selon les variables suivantes :

- Temps (les paramètres varient entre les sessions)
- Classe d'âge (1A vs Ad)
- Site (JDP vs Paris)
- Le symbole . indique que le paramètre est constant

Quand plus d'une variable était testée pour un paramètre donné, nous avons testé les modèles avec des interactions entre les variables (*) et ceux avec des effets additifs seulement (+). Afin de limiter le nombre de modèles testés, nous avons utilisé une approche étape-par-étape afin de déterminer les effets des différents paramètres.

Le critère d'information d'Akaike corrigé pour les échantillons de petite taille et la surdispersion des données (QAICc) a été utilisé dans la sélection de modèles (Burnham and Anderson, 1998). Nous avons considéré qu'un faible QAICc indiquait un bon compromis entre l'accord des données avec le modèle (probabilité de vraisemblance) et le nombre de paramètres du modèle. La limite pour une différence significative entre deux modèles a été fixée à 2 points de QAICc.

Les modèles réalisés sont donnés en tableau 1. Le modèle 2 bis (Φ (âge*site) p (t+site) Ψ ([âge+t]*site) a été utilisé pour estimer les survies. Les valeurs de survie estimée dans le JDP ont été retenues, car elles sont estimées plus précisément que celles de Paris, le nombre d'observations étant plus élevé dans le JDP. Deux survies ont été évaluées : celles des individus de moins de 1 an, et celles des individus plus âgés (les individus de 1 à 2 ans, de 2 à 3 ans et de plus de 3 ans ne sont pas distingués dans les modèles de CMR, contrairement aux modèles démographiques, cf 4.2.3)

5.2.1.2. Sex-ratio

La valeur du sex-ratio a été fixée à 0.5 par défaut, qui représente une valeur à l'équilibre. Nous n'avons pas utilisé la valeur de sex-ratio estimée en chapitre 1 car elle représente la proportion de mâles et femelles capturés au Jardin des Plantes après leur envol, tandis que le paramètre utilisé dans les modèles fait référence à la proportion de mâles et de femelles à la naissance. De plus, la valeur évaluée en chapitre 1 ne représente pas nécessairement une survie différente entre les sexes, mais plutôt une hétérogénéité de capture.

5.2.1.3. Paramètres de reproduction

Les nids de corneille construits les années précédentes ont été recensés dans Paris de février à mars 2022, par 6 équipes de 1 à deux personnes. Pour réaliser une étude exhaustive de Paris, nous avons utilisé des regroupements de quartiers créés par l'insee, appelés des « Ilots Regroupés pour l'Information Statistique » (iris). Chaque iris a été parcouru en entier par une équipe, et la localisation de tous les anciens nids relevée avec précision. 2140 anciens nids ont ainsi été observés dans Paris *intra-muros*.

Les agrégats d'anciens nids ont été utilisés pour estimer un nombre de territoires potentiels. Nous avons supposé que chaque couple territorial réutilise le nid de l'année précédente ou en construit un à proximité. Plusieurs nids regroupés à une faible distance appartiendraient ainsi à un même couple, et seraient situés sur un même territoire. Par conséquent, nous avons regroupés les anciens nids les plus

proches en cluster, à l'aide de du logiciel R (R-4.3.0, fonction *hclust*) puis compté le nombre de clusters (et de nids isolés) pour estimer le nombre maximal de territoires. La distance maximale entre deux nids appartenant à un même couple a été estimée par deux méthodes. Premièrement, les distances entre plus proches voisins ont été calculées avec le logiciel QGis (QGs 3.28), puis l'histogramme des distances entre plus proches voisins a été réalisé avec le logiciel R (R-4.3.0). Le décrochement dans la répartition de ces distances a été considéré comme la distance maximale entre deux nids d'un même territoire (longueur maximale d'un territoire, figure 11). Deuxièmement, ce résultat a été comparé avec les données de la littérature, qui estimaient une distance entre deux couples reproducteurs pouvant aller de 28m (Géroudet, 2010) à 173m (Kövéer et al., 2019). Le nombre de territoires potentiels représente la capacité de charge des populations de corneilles parisiennes.

Un échantillon de nids a ensuite été visité à deux reprises, afin de savoir lesquels étaient réutilisés. L'ensemble des nids d'un iris étaient visités, par l'équipe qui avait procédé au relevé initial. Chaque nid de l'échantillon a ainsi été visité 2 fois à 3 semaines d'intervalle (car les corneilles ne couvent pas toutes au même moment). Les observations ont donc été organisées en 3 vagues de 2 semaines, tous les iris prospectés au cours de la première vague devant obligatoirement être parcourus au cours de la suivante. La première vague courait du 10 avril au 30 avril 2022, et la seconde du 1^{er} mai au 22 mai 2022. Au cours de la deuxième vague, le nombre de jeunes par nid a également été relevé, si des poussins étaient visibles. Un nid était défini comme « occupé » (c'est à dire qu'un couple y avait tenté une reproduction) si une corneille y était visible (queue ou bec dépassant du nid) ou si un cri d'adulte en provenance du nid était audible. Ce couple était alors considéré comme « actif » 434 nids ont été suivis.

Enfin, un échantillon de nids « occupés » a été suivi jusqu'à fin juin, afin de relever le nombre de jeunes à l'envol : avant de quitter le nid, les corneillons en émancipation s'aventurent au bord du nid, puis dans les branches alentour, et sont donc visibles depuis le sol. Chaque nid suivi était visité au moins une fois par semaine, afin de ne pas manquer l'envol des juvéniles.

A partir du nombre de territoires potentiels, du nombre de couples actifs (en reproduction), et du nombre de juvéniles observés par nids, différents paramètres ont été évalués.

- Couple actif : couple qui se reproduit
- Nombre de territoires potentiels : nombre maximal de territoires, où un couple s'est reproduit à un moment donné
- Nids avec tentative de reproduction : nids où l'on voit une corneille couvrir (il y a eu ponte)
- Nids avec succès reproducteur : nids produisant au moins un jeune à l'envol

- Nombre de jeunes à l'envol par nid avec succès reproducteur :

$$\frac{\text{Nombre de jeunes par nid}}{\text{Nombre de nids avec des jeunes à l'envol}} \rightarrow \text{néglige les échecs}$$
- Nombre de jeunes à l'envol sur l'ensemble des nids avec tentative de reproduction :

$$\frac{\text{Nombre de jeunes par nid}}{\text{Nombre de nids suivis}} \rightarrow \text{compte les échecs}$$

De février à juin 2021, une autre campagne de suivi de la reproduction avait été menée, mais les nids avaient été relevés de manière opportuniste. 30 nids occupés avaient été suivis jusqu'à l'envol des jeunes. Ceux pour lesquels aucun juvénile n'avait été observé ont été considérés comme des échecs de reproduction (avec 0 jeunes), le nombre de poussins a été relevé dans les autres. En revanche, en 2022, seuls 10 nids avec succès reproducteur ont été suivis, et le nombre de poussins comptabilisé. Les résultats des campagnes de 2021 et 2022 ont été combinés pour évaluer le nombre de jeunes à l'envol

- Nombre de jeunes sur l'ensemble des nids avec succès de reproduction (20 nids en 2021 et 10 nids en 2022)
- Nombre de jeunes sur l'ensemble des nids de 2021, y compris ceux avec échec de reproduction (30 nids)

5.2.2. Relevé des paramètres de la littérature

Une étude bibliographique a été menée, pour comparer les valeurs des paramètres obtenus sur notre terrain à ceux de la littérature.

5.2.3. Réalisation des modèles démographiques

Les modèles démographiques ont été réalisés selon un cycle démographique de Leslie à 3 classes (figure 10) : individus de première année (1A), de deuxième année (2A), de troisième année et plus (+3A). En effet, d'après la base de données AnAge ("AnAge: The Animal Ageing and Longevity Database," 2017), les corneilles noires sont matures sexuellement à 3 ans environ. Mais, dans nos analyses, nous n'avons discriminé que les survies de 1A et plus de 2A. Dans un premier temps, nous avons considéré que seules les femelles de plus de trois ans se reproduisent (γ_2 fixé à 0 sur la figure 10). Cependant, d'après certaines études (Rowley et al., 1973), plusieurs espèces de corvidés peuvent se reproduire à deux ans. Dans un second temps, nous avons donc réalisé un modèle démographique en ajoutant une reproduction à l'âge de deux ans, mais avec une probabilité de reproduction plus faible que pour les oiseaux de trois ans et plus ($\gamma_2 < \gamma_3$).

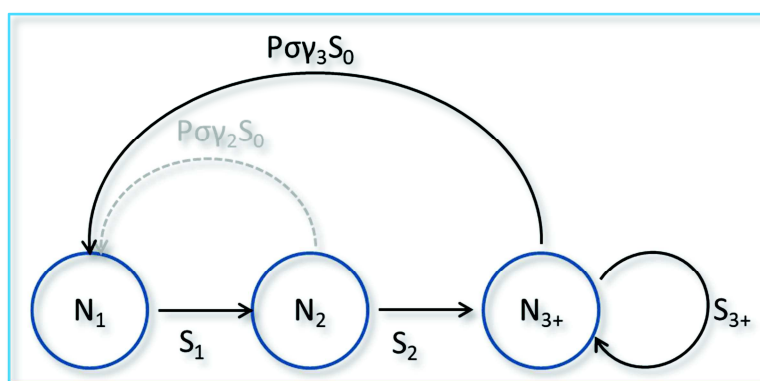


Figure 10 : Cycle démographique de Leslie appliqué aux populations de corneilles noires de Paris.

P : Succès reproducteur = nombre moyen de jeunes à l'envol par couple; σ : sex-ratio ; γ_2 : Proportion de femelles reproductrices parmi l'ensemble des femelle de 2 à 3 ans ; γ_3 : Proportion de femelles reproductrices parmi l'ensemble des femelle de plus de 3 ans ; N_1 : nombre d'individus âgés de 1 an ; N_2 : 2 ans ; N_3 : nombre d'individus âgés d'au moins 3 ans ; S_0 : survie des individus de moins de 1 an ; S_1 : survie des individus âgés de 1 à 2 ans ; S_2 : survie des individus âgés de 2 à 3 ans ; S_{3+} : survie des individus âgés de plus de 3 ans.

Expression matricielle :

Soit la structure en âge à un instant t donné : $\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_{3+} \end{pmatrix}_t = N_t$

Et la matrice de transition (ou de Leslie étendue) : $\begin{pmatrix} 0 & P\sigma\gamma_2 S_0 & P\sigma\gamma_3 S_0 \\ S_1 & 0 & 0 \\ 0 & S_2 & S_{3+} \end{pmatrix}$

On a alors : $\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_{3+} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 & P\sigma\gamma_2 S_0 & P\sigma\gamma_3 S_0 \\ S_1 & 0 & 0 \\ 0 & S_2 & S_{3+} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_{3+} \end{pmatrix}_t$

Dans le cadre d'un modèle de Leslie étendu, la population (quel que soit son état initial) va atteindre au bout de plusieurs pas de temps une structure stable des classes d'âge (i.e. des proportions fixes des différentes classes d'âge dans le temps). Cet état asymptotique est appelé l'équilibre démographique (Caswell, 2001). A l'équilibre démographique, le taux de croissance asymptotique est défini par :

$$\lambda = \frac{N_t}{N_{t-1}}$$

Si $\lambda=1$, alors la population est stationnaire, si $\lambda<1$, la population décroît et si $\lambda>1$, la population croît.

Deux mesures permettent d'évaluer l'importance des paramètres démographiques dans la valeur de λ :

- La sensibilité d'un paramètre, définie par $\frac{d\lambda}{dxy}$ où xy est l'élément de la x ième ligne et y ième colonne de la matrice de Leslie. Plus la sensibilité est élevée, plus un petit changement du paramètre xy induit une grande variation du taux de croissance. L'inconvénient de cette mesure est qu'elle ne tient pas compte de la possibilité que le paramètre xy soit nul.
- L'élasticité du paramètre est une sensibilité relative : $\frac{pxy \times sxy}{\lambda}$

Les matrices de transitions ont été implémentées à l'aide du logiciel R (R-4.3.0), avec le package popbio 2.7 (Stubben et al., 2022).

Les modèles démographiques ont été réalisés pour une gamme de valeurs de survie variant de 0 à 1, et pour 6 valeurs de succès reproducteurs (de 0.5 à 3 jeunes par couple, avec un pas de 0.5). Nous avons utilisés ces résultats pour en déduire les taux de croissances obtenus avec nos paramètres. Le sex-ratio a été fixé à 0.5 et la proportion de couples reproducteurs à 0.9. En effet, la proportion de femelles reproductrice est très affectée par la densité-dépendance (Arcese and Smith, 1988; Katzenberger et al., 2021), mais les modèles matriciels étant des modèles sans densité-dépendance, nous avons considéré qu'une forte proportion de femelles est reproductrice, en l'absence de données spécifiques sur ce paramètre.

5.3. Résultats

5.3.1. Survie

La sélection de modèles est présentée en tableau 1. Le modèle 2 a été utilisé pour estimer la survie des corneilles. Les valeurs de survie retenues sont celles estimées au JDP, car le nombre d'observateurs y étant très important, la survie est mieux estimée qu'ailleurs dans Paris. Les valeurs de survie annuelles retenues sont 0.71 [0.65, 0.77] pour les individus de première année, et 0.75 [0.69, 0.80] pour les individus de 2 ans et de trois ans et plus.

Tableau 1 : Sélection de modèles d'histoires de capture-recapture de 663 corneilles noires capturées au Jardin des Plantes (Paris) de 2015 à 2021

Index	Description du modèle	Δ AICc	Nombre de paramètres	Déviante
1	Φ (site) P (temps+site) Ψ ([âge+temps]*site)	0	23	337.4148
2	Φ (âge*site) P (temps+site) Ψ ([age+temps]*site)	2.76	25	335.9806
3	Φ (âge*site) P (temps+site) Ψ (âge*site)}	4.53	15	358.5615
4	Φ (.) P (temps+site) Ψ ([age+temps]*site)	5.39	22	344.8912
5	Φ (âge) P (temps+site) Ψ ([âge+temps]*site)	7.00	23	344.4209
6	Φ (âge*site) P (temps*site) Ψ (âge*site)	9.81	20	353.485
7	Φ (âge*site) P (temps+site) Ψ (âge*temps*site)	14.00	35	325.9786
8	Φ (âge*site) P (temps*site) Ψ (âge*temps*site)	23.85	40	325.0757
9	Φ (âge*temps*site) P (temps*site) Ψ (âge*temps*site)	57.08	60	314.1405

L'effet de l'âge, du temps (sessions de capture), du site (Jardin des Plantes ou Paris) sur les probabilités de survie (ϕ), de recapture (p) et de transition (Ψ) a été testé. Le symbole . indique que la probabilité est constante. Le meilleur modèle est le modèle 1 avec un AICc égal à 2412.62.

5.3.2. Reproduction

En 2022, 2140 anciens nids de corneilles ont été recensés dans Paris *intra-muros*. L'histogramme des distances (figure 11) entre plus proches voisins montrait un décrochement au niveau de la valeur 24 m, distance qui a été retenue comme distance maximale entre deux nids appartenant à un même territoire, et qui était cohérente avec les données de la littérature. Le regroupement des nids en clusters a permis d'estimer à 1822 le nombre de territoires potentiels de corneilles dans Paris. D'autres distances inter-nids ont été testées (36m, 48m et 100m), toutes se situant dans l'intervalle de la littérature. Les résultats sont présentés en tableau 2. 434 nids ont été suivis, 105 d'entre eux ont été utilisés par un couple.

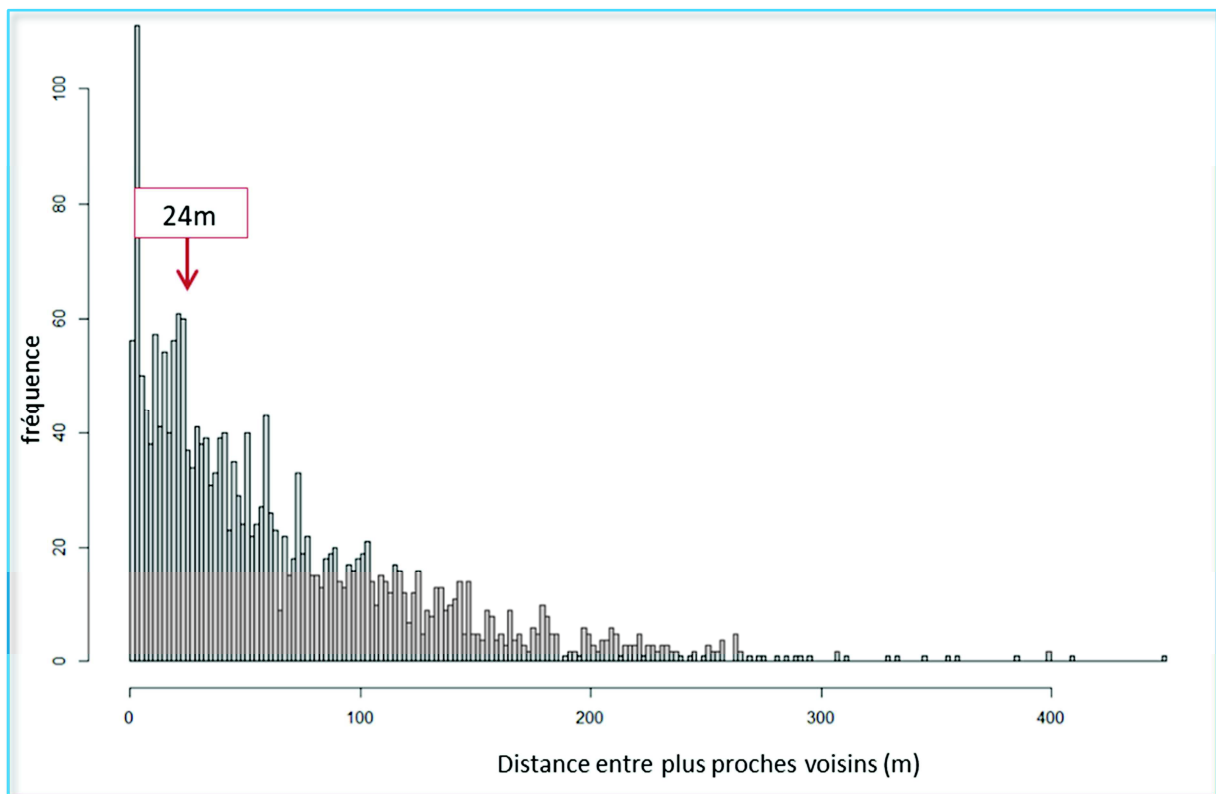


Figure 11 : Histogramme des distances entre plus proches voisins, pour l'ensemble des anciens nids relevés dans Paris intra-muros de février à mars 2022

Tableau 2 : Nombre de territoires potentiels estimé pour différentes valeurs de distances inter-nids

Distance inter-nid	Nombre de territoires potentiels estimé
24m	1822
36m	1706
48m	1603
100m	1247

En utilisant les données issues du suivi de 2021, le nombre de jeunes par couples a été estimé à 1.03 ± 0.95 (en comptabilisant les échecs). Sans tenir compte des échecs, et en utilisant les valeurs de 2021 et 2022, le nombre de juvéniles par couple à succès a été estimé à 1.55 ± 0.7 . Le mode de calcul et les valeurs des paramètres sont présentés en tableau 3, et le résultat du suivi de la reproduction de 2022 est schématisé en figure 12.

Tableau 3 : Signification et mode de calcul des paramètres démographiques utilisés dans les modèles démographiques.

Paramètre	Signification	Mode de calcul	Estimation
P	Succès reproducteur = nombre moyen de jeunes à l'envol par couple	Nombre de jeunes moyens observé par nid suivis	$1,03 \pm 0,95$
γ_2	Proportion de femelles reproductrices parmi l'ensemble des femelles de 2 ans	Difficile à estimer	-
γ_3	Proportion de femelles reproductrices parmi l'ensemble des femelles de plus de 3 ans	Difficile à estimer	-
σ	Sex-ratio	Sexage moléculaire	0.5
S_0	Survie de l'envol à la première année	Modèles CMR	0.71
S_1	Survie de 1 à 2 ans	Modèles CMR	0.75
S_2	Survie de 2 à 3 ans	Modèles CMR	0.75
S_{3+}	Survie à partir de 3 ans	Modèles CMR	0.75
N_1	Nombre d'individus femelles de de 1 an	-	-
N_2	Nombre d'individus femelles 2 ans	-	-
N_{3+}	Nombre d'individus femelles de 3 ans et plus	-	-

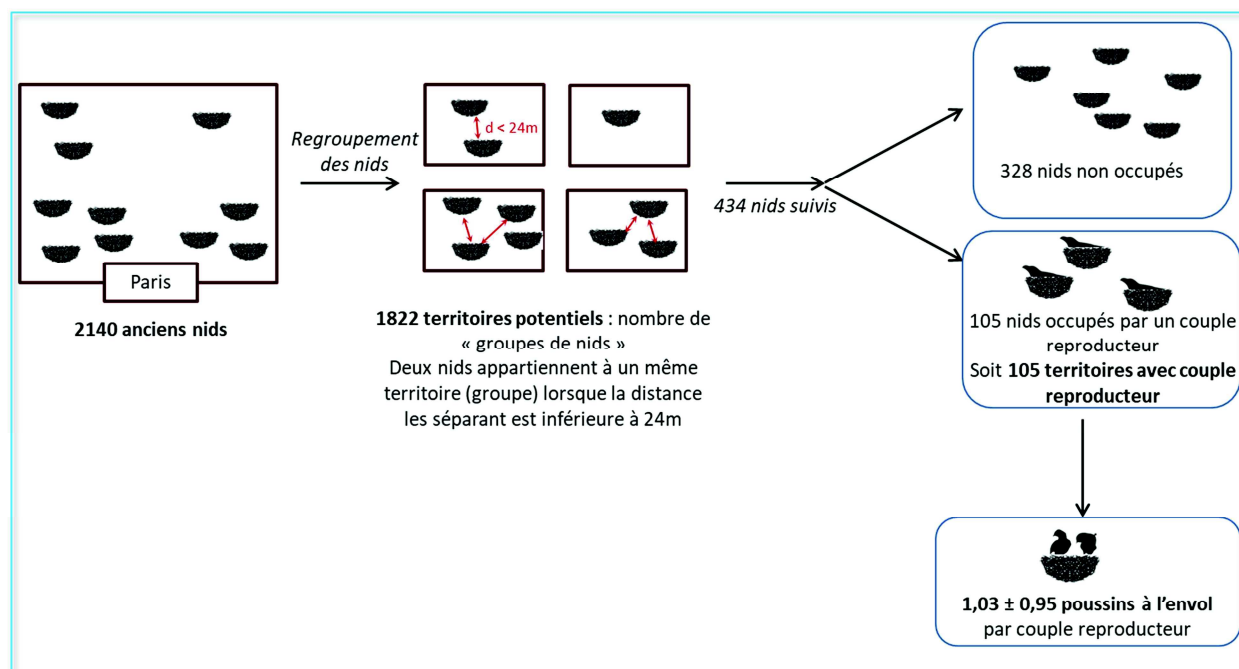


Figure 12 : Schéma récapitulatif du suivi de la reproduction des corneilles noires dans Paris. Les relevés ont été effectués de février 2022 à juin 2022.

5.3.3. Paramètres de la littérature

Les valeurs des paramètres de survie et reproduction de la littérature sont présentés en figure 13, ainsi que les valeurs des paramètres que nous avons estimés pour les corneilles noires de Paris.

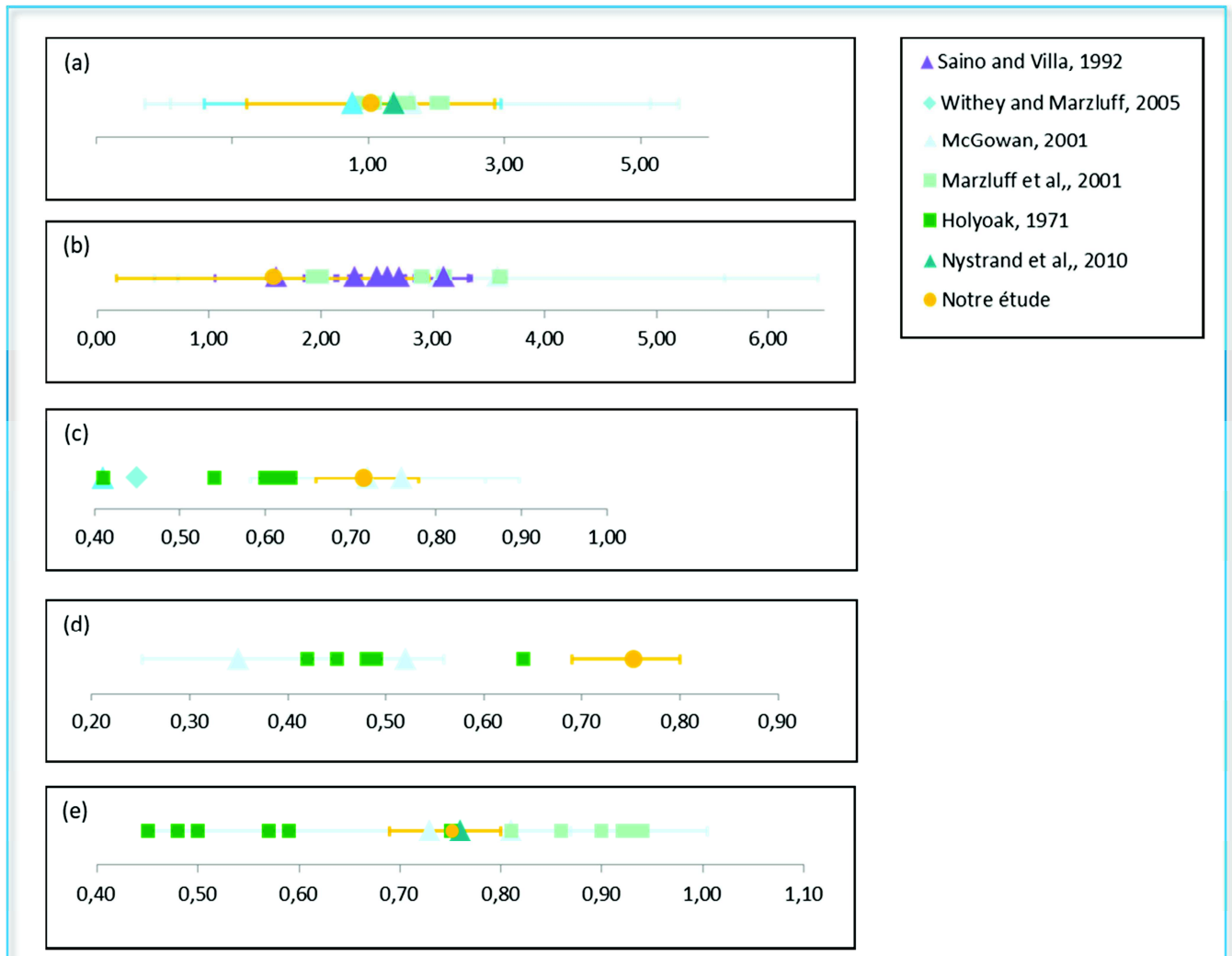


Figure 13 : Valeurs de paramètres démographiques pour différentes espèces de corvidés trouvés dans la littérature, comparés à nos paramètres

(a) Nombre moyen de jeunes à l'envol par couple reproducteur, sur l'ensemble des nids avec tentative de reproduction ; (b) Nombre moyen de jeunes à l'envol par couple reproducteur, sur l'ensemble des nids avec succès reproducteur ; (c) Survie des individus de première année ; (d) Survie des individus de deuxième année ; (e) Survie des individus de plus de 2 ans. Les barres d'erreurs représentent les intervalles à 95%, estimés à partir des écart-types, lorsqu'ils étaient fournis. Certaines études présentent plusieurs valeurs car différentes espèces ou populations de corvidés ont été étudiées.

Holyoak, D., 1971. Movements and Mortality of Corvidae. *Bird Study* 97–106.

Marzluff, J.M., McGowan, K.J., Donnelly, R., Knight, R.L., 2001. Causes and consequences of expanding American Crow populations, in: Marzluff, J.M., Bowman, R., Donnelly, R. (Eds.), *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer US, Boston, MA, pp. 331–363. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9_16

McGowan, K.J., 2001. Demographic and behavioral comparisons of suburban and rural American Crows, in: Marzluff, J.M., Bowman, R., Donnelly, R. (Eds.), *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer US, Boston, MA, pp. 365–381. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9_17

Nystrand, M., Griesser, M., Eggers, S., Ekman, J., 2010. Habitat-specific demography and source–sink dynamics in a population of Siberian jays. *J. Anim. Ecol.* 79, 266–274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01627.x>

Richner, H., 1992. The Effect of Extra Food on Fitness in Breeding Carrion Crows. *Ecology* 73, 330–335. <https://doi.org/10.2307/1938744>

Saino, N., Villa, S., 1992. Pair Composition and Reproductive Success across a Hybrid Zone of Carrion Crows and Hooded Crows. *The Auk* 109, 543–555.

Withey, J., Marzluff, J., 2005. Dispersal by juvenile American Crows influences population dynamics across a gradient of urbanization. *The Auk* 122, 205–221. <https://doi.org/10.1093/auk/122.1.205>

5.3.4. Modèles démographiques

5.3.4.1. Modèles avec première reproduction à 3 ans

Dans un premier temps, γ_2 a été fixé à 0. Les taux de croissance de population obtenus pour une gamme de valeurs de survie et de succès reproducteurs sont présentés en figure 20.

Avec nos paramètres ($P = 1.03$; $S_0 = 0.71$; $S_1 = S_2 = S_3 = 0.75$; $\gamma_3 = 0.9$, $\gamma_2 = 0$; $\sigma = 0.5$), le taux de croissance théorique est de 0.95. L'élasticité des survies adultes (S_1 , S_2 , et S_3) est de 0.85 et le temps de génération vaut 6.3. La répartition de la population à l'équilibre est donnée en tableau 4.

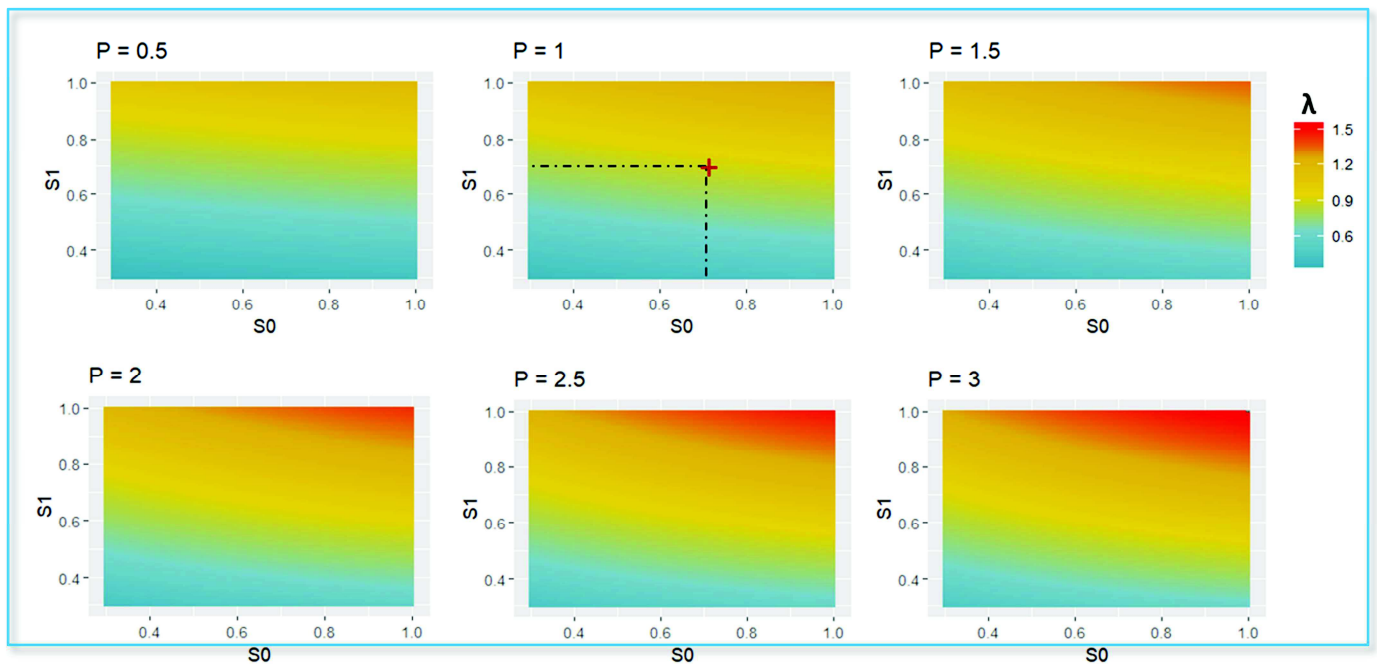


Figure 14 : Valeurs de taux de croissance (λ) obtenues pour 6 valeurs de taux de reproduction, et une gamme de valeurs de survies

P : taux de reproduction ou fécondité; S_0 : survie des individus de première année; S_1 : survie des individus de 2 ans ou plus; + valeur de taux de croissance obtenue avec nos paramètres ($P = 1.03$; $S_0 = 0.71$; $S_1 = 0.75$; $\gamma_3 = 0.9$, $\gamma_2 = 0$; $\sigma = 0.5$).

Tableau 4 : Répartition de la population à l'équilibre pour un modèle démographique réalisé à partir d'un cycle de Leslie à trois niveaux, et pour un âge de première reproduction fixé à 3 ans.

Femelles de 1 an	Femelles de 2 ans	Femelles de 3 ans
0.21	0.17	0.62

$P = 1.03$; $S_0 = 0.71$; $S_1 = 0.75$; $\gamma_3 = 0.9$, $\gamma_2 = 0$; $\sigma = 0.5$

5.3.4.2. Modèles avec première reproduction à 2 ans

En supposant que la moitié des femelles se reproduisent à 2 ans ($P = 1.03$; $S_0 = 0.71$; $S_1 = S_2 = S_3 = 0.75$; $\gamma_3 = 0.9$, $\gamma_2 = 0.5$; $\sigma = 0.5$), le taux de croissance est de 0.98. L'élasticité des survies adultes (S_1 , S_2 , et S_3) est de 0.83 et le temps de génération vaut 5.5. La répartition de la population à l'équilibre est présentée dans le tableau 5.

Tableau 5 : Répartition de la population à l'équilibre pour un modèle démographique réalisé à partir d'un cycle de Leslie à trois niveaux, et pour un âge de première reproduction fixé à 3 ans et à 2 ans.

Femelles de 1 an	Femelles de 2 ans	Femelles de 3 ans
0.23	0.18	0.59

$P = 1.03$; $S_0 = 0.71$; $S_1 = 0.75$; $\gamma_3 = 0.9$, $\gamma_2 = 0.5$; $\sigma = 0.5$

5.4. Discussion

Ainsi, nos paramètres démographiques se situaient dans l'étendue des valeurs estimées pour des espèces proches par d'autres chercheurs, et notamment pour la corneille noire. Avec ces valeurs de paramètres démographiques, la population de corneilles noires devrait décroître à Paris (taux de croissance inférieur à 1). Par conséquent, en l'absence d'intervention extérieure, la dynamique interne des populations de corneilles noires devrait théoriquement être négative et leurs effectifs devraient décroître. L'élasticité du taux de survie adulte étant élevée, le taux de croissance est fortement influencé par la survie des corneilles adultes. Pour réduire efficacement le taux de croissance local des corneilles en ville, il faudrait donc cibler les adultes plutôt que les individus de première année, mais de telles opérations ne se traduiraient pas nécessairement par une baisse d'abondance en ville si les déplacements d'individus de l'extérieur vers l'intérieur des zones urbaines sont importants.

La forte densité de corneilles noires à Paris pourrait donc s'expliquer par des phénomènes extérieurs. Une hypothèse serait des flux d'individus en provenance des territoires suburbains et ruraux alentours, qui trouveraient en ville des ressources abondantes, selon la dynamique source-puits (Kawecki, 2004; Marzluff et al., 2001). Pour mettre en évidence ces échanges, il serait intéressant de les simuler dans les modèles démographiques, afin d'étudier leur impact sur le taux de croissance des corneilles parisiennes. Une perspective serait également d'introduire une régulation létale dans nos modèles, et de voir si le taux de croissance s'en trouve diminué. La croissance des populations de corneilles noires pourrait également être simulée dans d'autres types d'habitats (urbain et suburbain), à partir de paramètres évalués pour ces milieux. Puis les échanges entre ces zones pourraient être implémentés, pour voir comment la dynamique d'un espace influence les autres milieux géographiques. En effet, la diminution d'un type d'habitat serait susceptible d'influencer la dynamique de l'ensemble de la

population (Pulliam and Danielson, 1991). L'urbanisation croissante et la perte d'espaces agricoles pourraient donc être une cause de l'augmentation du nombre de corneilles en ville. En effet, celles-ci trouveraient en milieu urbain les ressources alimentaires qui font défaut dans les zones rurales et suburbaines. Pour diminuer la densité de corneilles en ville, une solution pourrait donc être de réduire la quantité de ressources disponibles, en stoppant le nourrissage des oiseaux ou en retirant les déchets facilement accessibles. Ces méthodes pourraient être une alternative aux mesures de régulation densité-dépendante, dont l'efficacité n'est pas toujours avérée, même en ciblant une classe d'âge (Juliano, 2007), et qui produisent parfois l'inverse de l'effet désiré (Lorand et al., 2022), voire favorisent la propagation de maladies infectieuses (Jiguet, 2020). De même, la régulation des grands carnivores, tels les loups, accusés de chasser des animaux d'élevage, est parfois inefficace pour diminuer les dégâts qui leur sont imputés (Zarzo-Arias et al., 2021). Enfin, la dynamique négative intrinsèque des populations de corneilles parisiennes pourrait s'expliquer par une trop forte densité d'individus : la ville ne serait pas capable d'offrir suffisamment de ressources pour toutes les corneilles, et les effectifs seraient augmentés artificiellement par l'immigration. En effet, les ressources d'origine humaine semblent favoriser l'augmentation de la densité des animaux opportunistes en ville, tant des corvidés (Marzluff et al., 2001; Preininger et al., 2019) que des mammifères carnivores tels les renards ou les coyotes (Contesse et al., 2004; Fedriani et al., 2001).

6. Chapitre 4 : Etude d'une mesure de gestion pour diminuer les dégâts dus aux corneilles noires

6.1. Introduction

L'augmentation croissante du nombre de corneilles noires dans Paris cause de plus en plus de conflits avec les usagers et gestionnaires des espaces publics. Le même problème se posant avec d'autres corvidés, des campagnes de capture sont régulièrement entreprises en période de reproduction, et semblent durablement réduire leur densité (Chiron and Julliard, 2013; Díaz-Ruiz et al., 2010; Kover et al., 2018). En revanche, selon d'autres études, l'abattage paraît inefficace pour diminuer le nombre de corneilles noires ou de grand corbeaux (Preininger et al., 2019) en raison de leurs déplacements à large échelle et de leur dynamique de métapopulation (Loretto et al., 2017; Marchand et al., 2018). Les résultats de nos modèles démographiques (chapitre 3) suggèrent que la dynamique des corneilles parisienne est également complexe, rendant les mesures de régulation létale inefficaces. C'est pourquoi, des mesures de gestion ciblant l'environnement des corneilles noires pourraient être mises en place.

Dans cette étude, nous avons cherché à montrer l'efficacité d'une mesure de gestion pour réduire les nuisances des corneilles noires. Nous nous sommes concentrés sur l'arrachage des pelouses par les corneilles au jardin des plantes (pour trouver des larves dans le sol), et nous avons essayé de déterminer si une pelouse haute limiterait ces dégâts.

De janvier à février 2020 puis 2021, une expérience de tonte différenciée a été mise en place sur 12 pelouses du jardin des plantes : la moitié a été tondue comme à l'habitude, l'autre moitié laissée haute. Les pelouses non tondues ont été significativement moins endommagées par les corneilles, bien qu'elles contiennent autant de larves que les parcelles contrôle.

Ces résultats suggèrent que les nuisances des corneilles noires peuvent être diminuées par des mesures de gestion adaptée, ciblant leur environnement. En effet, en réduisant l'accessibilité des ressources alimentaires dans les lieux publics, leur attractivité s'en trouve diminuée. Les corneilles noires sont donc moins nombreuses et leurs dégâts moins importants.

6.2. Restricted mowing reduces grass uprooting by urban crows

Perrine Lequitte-Charransol et Frédéric Jiguet

Accepté dans *European Journal for Wildlife Research* - Mai 2021



Restricted mowing reduces grass uprooting by urban crows

Perrine Lequitte-Charransol¹ · Frédéric Jiguet¹

Received: 18 December 2020 / Revised: 17 May 2021 / Accepted: 19 May 2021 / Published online: 2 June 2021
© The Author(s), under exclusive licence to Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2021

Abstract

Urban crows feed mainly on food wastes, also often dig up plantations and uproot grass in search of soil invertebrates, locally leading to extended damages to flower and lawn beds. Lethal methods to reduce crow numbers are largely inefficient, because of the large spatial scale of metapopulation dynamics. We tested experimentally if the mowing management of lawns could reduce grass uprooting by foraging crows in Paris during two consecutive years. Six lawn beds were mown as usual, six others remained unmown from September until February when we estimated the uprooted extend and the abundance of underground invertebrates. Unmowing led to taller grass, higher invertebrate abundances and a reduction of uprooting by 50%. It is ethically more acceptable than any lethal method, and provides economic benefits, by reducing the costs of lawn restoration, but also of mowing. We conclude that restricted mowing is ecologically, economically and ethically efficient to reduce grass uprooting by foraging urban crows.

Keywords *Corvus corone* · Chaffer · Experimental mowing · Lawn beds · Lawn management · Urban wildlife conflict · Urban wildlife management

Introduction

Some animals are considered as pests, such as corvids, foxes or other predators, if they threaten other flora and fauna (Goodrich and Buskirk 1995; Côté and Sutherland 1997; Parkes and Murphy 2003) and humans because of sanitary and security risks (Comte et al. 2017), damages to economic activities and to any other form of human goods (Jiguet 2020). Corvids are avian predators and scavengers with an omnivorous diet, believed to limit other wildlife, though a comprehensive review did not support a widespread effect of corvids on the demography of prey species (Madden et al. 2015). Corvids also largely feed on vegetation, providing ecosystem services as seed dispersers (Green et al. 2019) but also causing damages to crops. As a consequence, culling is largely implemented to regulate corvid numbers, and

long-term repeated trapping during the breeding season can durably reduce their densities (Díaz-Ruiz et al. 2010; Chiron and Julliard 2013; Kövér et al. 2018a). However, in most study cases, culling is inefficient to reduce numbers (Preininger et al. 2019) and so damages, because of the local scale of trapping and the large spatial scale of metapopulation dynamics (Marchand et al. 2018; Lorreto et al. 2017). Indeed, large-scale long-term culling cannot be implemented efficiently when the nuisance is only local. Preininger et al. (2019) considered that the sustainable long-term stabilization and reduction of generalist corvid species populations can only be achieved if anthropogenic food resources are limited (Baltensperger et al. 2013; Kövér et al. 2018b).

Other non-lethal management options, i.e. scaring and translocation, have been tested but proved inefficient too. Despite initial dispersal upon laser treatment, American crows *Corvus brachyrhynchos* returned to treated urban roosts within 15 min (Gorenzel et al. 2002). Similarly, scaring with distress calls marginally reduced *Corvus corax* numbers at roost but during a single night only (Marchand et al. 2018). Finally, translocations are expensive and do not prevent displaced individuals to return, because non-breeding individuals are highly mobile within very large home ranges (Marchand et al. 2018). As most current control strategies seem inefficient (Jiguet 2020), it appears necessary

Key message

- Restricted mowing is ecologically, economically and ethically efficient to reduce grass uprooting by foraging urban crows.

✉ Frédéric Jiguet
frederic.jiguet@mnhn.fr

¹ UMR7204 CESCO, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, MNHN-CNRS-SU, 43 Rue Buffon, CP135 Paris, France

to look for other solutions to reduce or mitigate the damages. Ideally, such solutions would ensure a sustainable co-existence of humans and corvids, also minimizing the costs both of corvid management and of compensation/restoration.

There are numerous reports of the modern increase in urban populations of corvids, reported to be linked to an increase in food (Vuorisalo et al. 2003) and nesting site availability (Kövéř et al. 2015; Jokimäki et al. 2017). The establishment of urban parks was a prerequisite to the initial colonization of cities by crows, while recent increases in biological waste production allowed the increase of urban populations (Vuorisalo et al. 2003). Indeed, in cities, foraging urban crows feed on food wastes and do not hesitate to empty public trash bins to access food, spreading garbage around (Takenaka 2003). They also dig up freshly set-up plantations, in search of invertebrates in the plantation holes. Finally, they uproot grass to access soil invertebrates, locally leading to extended damages to lawn beds. Culling crows is no solution because of large-scale movements within the metapopulations (Jiguet 2020), so other solutions have been searched to reduce their urban nuisances. Adding a lid to the public bins keeps the crows away from wastes. Fixing safety nets over recently planted flower beds, until proper rooting, proved to be a sustainable solution for crows and flowers to coexist. This was done at Jardin des Plantes, a city park managed by the National Museum of Natural History in central Paris, France. In Paris, urban carrion crows *Corvus corone* also do uproot grass to access underground invertebrates, resulting in extended damages to grass lawns. Such damages increased dramatically in the city since a drastic reduction of pesticide use within the green spaces, allowing the return of some insect species, like chaffers, with locally high larvae densities in the soil. Urban crows exploit this abundant and predictable food resource in autumn and winter and locally uproot the grass systematically when the larvae densities are high. Preserving lawn beds could not be reached by implementing lethal methods, either to reduce crow numbers (because of large influxes of rural crows to cities; Withey and Marzluff 2005) or to reduce larvae density (pesticides being banned). Non-lethal solutions should be favoured if they prove efficient to solve the problem, as they are more ethically responsible, with further advantages if they reduce the economic costs of damage reduction.

In this study, we implemented an experimental design in an urban park in Paris during two consecutive years, in order to test whether the height of the grass could influence the occurrence and extend of grass uprooting by foraging carrion crows. Taller grasses could prevent the crows to initially detect the presence of underground larvae, and/or their ability to grasp grass tufts and plug them. We hypothesized that reduced mowing would increase the height of the grass in winter and reduce uprooting by foraging crows. We also aimed at verifying that

any difference in uprooting between experimental and control grass lawns is not driven by soil chafer density.

Material and methods

Study site

The study was conducted in the Jardin des Plantes, Paris, France (48.84° N, 2.36° E), which is a large urban park managed by the National Museum of Natural History. The park is mainly a botanical garden, including an Alpine garden and a so-called ecological garden where trees and bushes are free evolving. The park covers 0.4 ha and includes numerous tall trees, some planted at the end of the eighteenth century. The park has no night lighting, is closed to the public before sunset and hosts a crow nocturnal roost which can receive up to two hundred individuals. It focused on the Carré Lamarck, composed of 16 lawn beds, 4 including bushes (and not considered here) and 12 being full grass lawns bordered by edges or tracks, where the experiment was conducted.

Experimental design

The experimental treatment consisted of stopping mowing from the 1 September 2019 onwards, with control beds being mown as usual, meaning regular mechanical mowing (petrol mower) every 2 weeks until the end of October. The first regular spring mowing occurs in early March, so we conducted our experiment until February. The experimental design included replicates of lawn beds within two blocks (see Appendix 1). The lawns were arranged in 6 lines (3 per block) of two beds, one mown and one unmown (see Appendix 1). The cross design was intended to control for potential placement effect of lawns within the site, as proximity to passes, bushes and orientation could also influence grass height and invertebrate abundance. The lawns slightly differed in size, with an average area \pm sd of 51 ± 7 m² (range 42–64; see Table 1). The experiment was conducted again in 2021, but the treatment was reversed between mown and unmown lawns.

Invertebrate censuses and vegetation height

Each lawn was divided in 50×50 cm cells (see Appendix 2). The cells were temporarily delineated in the field with stakes and strings, during the few hours necessary to collect the damage, vegetation and invertebrate data, which we collected from 4 to 11 February 2020 and 22–23 February 2021. We selected four cells in each lawn where we measured the vegetation height and further scalped the vegetation to detect larvae in the soil. These cells were located at 7 cells of the lawn's border length wise and 3 cells width wise (see Appendix 2). If the cell was damaged, we switched to

Table 1 Area (in meter squares) and proportion (in %) of lawn bed's area uprooted by carrion crows, in 2020 and 2021. Mown beds are number: 1, 3, 5, 8, 10, 12 in 2020; 2, 4, 6, 7, 9, 11 in 2021 (corresponding to proportion of uprooted area in bold)

Bed	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Area (m ²)	64.4	60	57.6	54	42	54	43.75	43.75	43.75	48	48.25	47.5
% of uprooted area in 2020	2.3	3.0	1.4	0.3	11.9	1.4	0.05	4.6	7.6	13.3	5.8	18.2
% of uprooted area in 2021	0	0.24	0	0.47	0	0.01	0.8	0.06	0.09	0.2	0.19	0

a next cell for scalping. The next cell was chosen, located in the inner side of the lawn, first width wise, then length wise, if necessary (see Appendix 2 for an illustration of this selection process).

For each lawn, we measured the grass height in the four cells (rule and plate method; López-Díaz et al. 2011). We made three measures in each cell and retained the average as the grass height in that cell. We further scalped the vegetation and roots of the four cells (10 cm deep) to detect invertebrates present in the soil and roots. We counted and identified the encountered larvae. We further summed the number of larvae for the 4 cells of a lawn.

Estimating damages to lawns

In all cells, we reported the number of patches where lawn has been uprooted, and the total damaged area. For each lawn bed, the proportion of area damaged by crows was calculated as the sum of the damaged areas for all cells of a lawn divided by the total area of the lawn (Appendix 2).

Statistical analyses

We first verified that the vegetation height was taller in unmown than in mown beds with a paired Wilcoxon test. We then investigated the relation between experimental treatment and damages. We conducted these analyses at the cell scale, using generalized linear mixed models (GLMMs), where fixed effects were treatment (mown or unmown) and random effects were the lawn nested in the line. We investigated the probability for a cell to be damaged with a binomial model in which the parameter to explain was the state of the cell (damaged: 1, undamaged: 0). We also investigated the damaged area in cells with a quasi Poisson model. Finally, we compared the invertebrate abundance between treatments using Poisson GLMMs, with a random effect of lawn bed identity. We performed all statistical analyses with R, using packages lme4 and MASS for the quasi Poisson model.

We also analysed data collected in 2020 and 2021 simultaneously. The relation between experimental treatment and damage (area uprooted in each bed, normalized by the area of the bed, $n = 24$) was investigated with a quasi-Poisson model with fixed effect of treatment (mown or unmown) and random effects of lawn nested in line, nested in year (2020 or 2021). The abundance of larvae was compared between mown and unmown lawns using a Poisson model, with fixed effect of treatment and random effects of bed nested in year.

Results

Lawn damages and experimental treatment

As expected, the treatment resulted in higher vegetation height for unmown beds than for mown beds: 8.6 ± 1.9 cm vs. 3.9 ± 0.9 cm in 2020 and 11.6 ± 2.6 cm vs. 3.9 ± 0.6 cm in 2021, respectively (for both: paired Wilcoxon tests, $V = 0$, $P = 0.03$). In 2020, all lawns presented some damaged grass area, with a proportion varying between 0.05 and 18.2% (Table 1; see Fig. 1). In 2021, all six mown beds presented some damaged grass area, but in more restricted proportion than in 2020 (between 0.01 and 0.8%), whereas only two unmown beds had been damaged (proportions of 0.06% and 0.02%; see Table 1). Analysing the data at the grid cell level, the probability of being damaged was significantly different between treatments in both years (2020: $z = 3.97$, $df = 1$, $P < 0.001$, estimate 1.52 ± 0.38 ; 2021: $z = 4.65$, $df = 1$, $P < 0.001$, estimate 3.35 ± 0.71), while the damaged area per grid cell was higher for control beds (2020: $z = 2.63$, $df = 5$, $P = 0.047$, estimate $= 1.12 \pm 0.43$; 2021: $z = 4.07$, $df = 5$, $P = 0.010$, estimate $= 3.28 \pm 0.80$). When analysing 2020 and 2021 data together, the area uprooted in unmown beds was significantly lower than in mown beds ($z = 3.89$, $df = 11$, $P = 0.002$, estimate $= 1.89 \pm 0.48$).

Invertebrates and experimental treatment

Within the soil of the 24 scalped grass cells, the main invertebrates found in 2020 were larvae of the chaffer *Amphimallon majalis* ($n = 242$), of *Agriotes sp.* ($n = 84$) and of *Noctuidae* ($n = 8$), representing 84% of all detected invertebrates (excluding earthworms). We found larger numbers of invertebrate larvae in unmown lawns than in mown lawns ($z = -4.86$, $P < 0.001$), while this difference remained significant if restricting the data to only chaffer larvae ($z = -3.84$, $P < 0.001$). The mean number of chaffer larvae \pm s.d. per 50×50 cell was 0.6 ± 0.8 in mown beds and 4.4 ± 5.0 in unmown beds. In 2021, we found mainly larvae of chaffer *Amphimallon majalis* ($n = 105$), of *Agriotes sp.* ($n = 50$) and of *Noctuidae* ($n = 7$), representing 85% of all detected invertebrates (excluding earthworms). The number of invertebrate larvae did not differ between mown and unmown lawns ($z = 1.90$, $P = 0.06$), with a similar result when considering only chaffer larvae ($z = 1.42$, $P = 0.155$). The mean number of chaffer larvae \pm s.d. per 50×50 cell was 2.7 ± 2.8 in mown beds and 1.7 ± 1.9 in unmown beds. See Fig. 2 for an example



Fig. 1 Examples of experimental and control lawn beds, as observed in February 2020 after 5 months of differential treatment. Upper: control lawn, mown as usual. Lower: experimental lawn, unmown

of chaffer larvae as found under the grass of the studied lawns. When analysing 2020 and 2021 data together, the abundance of larvae did not differ between mown and unmown beds ($z = -1.70$, $P = 0.089$), with similar results when focusing on chaffer larvae ($z = -1.48$, $P = 0.14$).

Discussion

By implementing an experimental treatment to the mowing of lawn beds in a city park, we contrasted the grass height of lawns and compared the frequency and intensity of grass plugging by foraging urban crows, in two consecutive years. We found that unmown lawns were less uprooted by carrion crows, despite holding at least as many invertebrate larvae underground as mown lawns.

Two hypotheses can be formulated to explain this result. First, high grass may prevent crows from detecting the presence of chaffer larvae in the soil. Piérard et al. (2021) have reported the presence of a stridulatory apparatus on the legs and mandibles

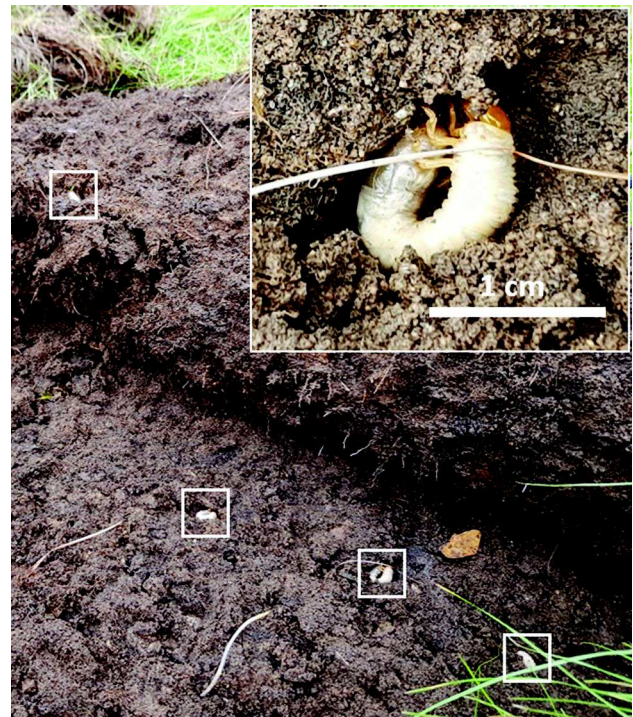


Fig. 2 An example of chaffer larvae (*Amphimallon majalis*) as found under the grass lawn of the study site. White squares frame the larvae, with a zoom on one of them

of *melolonthidae* larvae. If we hypothesize that the crows are initially detecting chaffer larvae when they stridulate, we can expect a higher grass to decrease the probability that the birds perceive the stridulations. This hypothesis is not contradicted by the lower number of chaffer larvae in mown lawns compared to unmown ones. Indeed, lower food density is not responsible for preventing the crows from plugging. Further experiments should be conducted to test if crows detect larvae in the soil by sound. The second possibility is that higher grasses are harder to unroot, while shorter grasses are more fragile (Dobbs and Potter 2014) hence easier to plug, either because longer strands are harder to pull or because higher grasses are better rooted. Cutting the lawns too short inhibits the growth of the lawn's root system. The plants invest more in strand regrowth than in root development.

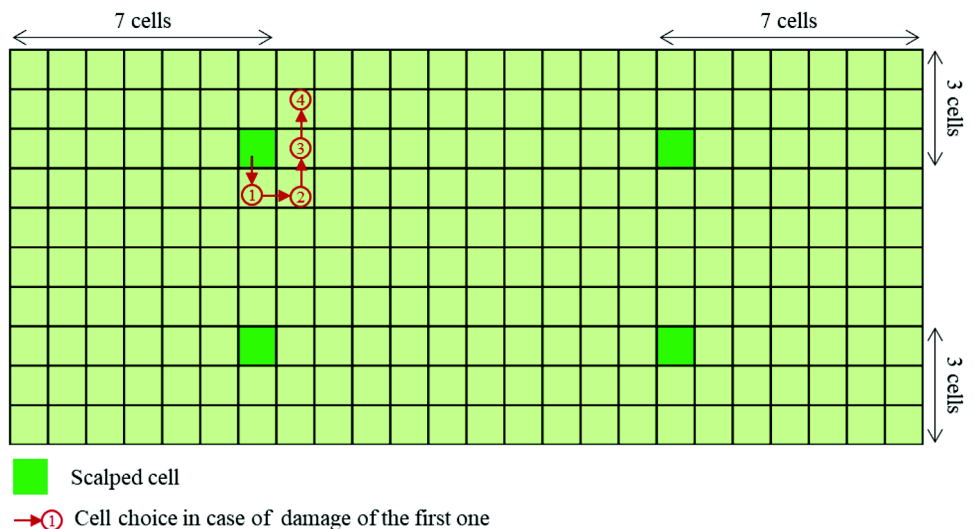
The higher chaffer larvae abundance in unmown lawns in 2020 can be explained by several factors. First, *Amphimallon majalis* seems to lay heterogeneous groups of eggs in the soil (Shorey et al. 1960). This laying could depend on surrounding trees or grass height; indeed, some experiments have shown that tall vegetation reduces the number of laid eggs (Gyrisco et al. 1954). This point could appear as contrary to our results, but the larvae we found were 1 or 2 years old, so laying occurred long before the implementation of the experimental mowing—when all lawns were mown similarly. Another possibility is that chaffer larvae move after laying. Indeed, some authors have found out that these larvae are able to move horizontally and vertically (Villani and Nyrop 1991; Shorey and Gyrisco 1960),

e.g. in response to changing temperatures and humidity (Shorey et al. 1960). Chaffer larvae might sink deeper in the soil when the lawns are mown regularly hence when the grass is shorter. Finally, the lower density of larvae in mown beds could result from a higher predation by crows, though we sampled the invertebrates in undamaged cells within the lawns.

Management recommendation

Obviously, limited mowing prevented crows from uprooting the lawn beds, hence reducing that nuisance in a city park, and thus reducing associated costs of grass lawn restoration. In our experiment, the probability of uprooting was divided by a factor two to four, as did the uprooted area. This also means that this management option if not totally efficient to avoid uprooting, as long as chaffer larvae remain in the soil—but at least it reduces damages. If grass uprooting by crows is locally a problem in an urban park, limited mowing should be considered on all grass lawns which are expected to host larvae, ideally on all lawns to encourage crows to forage in other sites. As long as unmowing consists of maintaining a tall but acceptable grass height, and is implemented in autumn and winter, it should not challenge any maintenance of landscape perspectives. On the long term, fall unmowing might prove to be even more beneficial as reducing mowing events enhance grass survival (Dobbs and Potter 2014) and associated functions (Chollet et al. 2018), including ecosystem services, protection of urban butterflies and pollinators and global urban biodiversity enrichment. Furthermore, it is obviously economically beneficial, by reducing the costs of lawn restoration, but also of mowing. It is also obviously ethically more acceptable than any lethal method. We therefore consider that stopping to mow lawn beds at the end of the summer is ecologically, economically and ethically efficient to reduce grass uprooting by foraging urban crows.

Fig. 4 Sampling design showing how lawn grid cells were selected to conduct the vegetation and invertebrate surveys. Each cell is a 50×50-cm square



Appendix 1

See Fig. 3

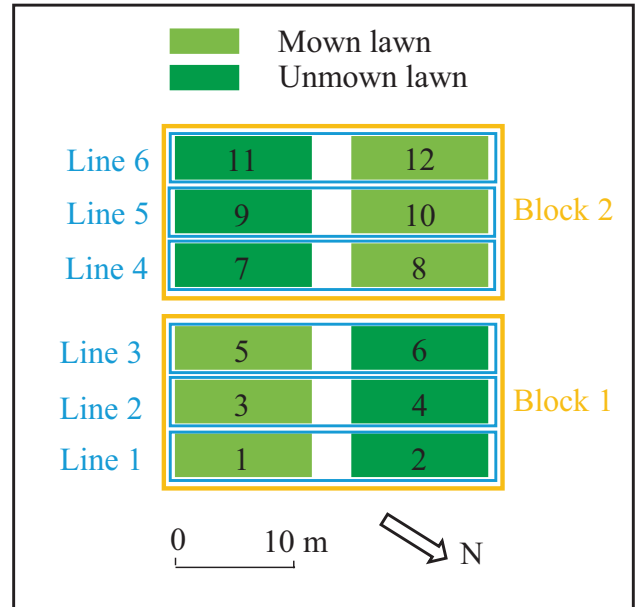


Fig. 3 Experimental design showing how lawn beds are located within the blocks and the lines

Appendix 2

See Fig. 4

Supplementary information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s10344-021-01504-3>.

Acknowledgements We are largely indebted to Philippe Barré, Robert Pichot, Didier Vigouroux, Laurent Ballot, and their teams of gardeners at Jardin des Plantes. We thank Xasia Ayala Roldán for participating to the field work in 2021.

Author contribution FJ conceived and designed the research. PLC conducted the field survey and analysed the data. FJ and PLC wrote the manuscript. Both authors read and approved the manuscript.

Funding The crow research was partly funded by Mairie de Paris.

Data availability Data is available upon request.

Declarations

Ethics approval This article does not contain any studies with human participants or vertebrate animals performed by any of the authors. It contains field observations of grass lawns as the result of animal foraging, but no capture, marking or experiment on animals.

Conflict of interest The authors declare no competing interests.

References

- Baltensperger AP, Mullet TC, Schmid MS, Humphries GRW, Kövér L, Huettmann F (2013) Seasonal observations and machine-learning-based spatial model predictions for the common raven (*Corvus corax*) in the urban, sub-arctic environment of Fairbanks, Alaska. *Polar Biol*. <https://doi.org/10.1007/s00300-013-1376-7>
- Chiron F, Julliard R (2013) Assessing the effects of trapping on pest bird species at the country level. *Biol Conserv* 158:98–106. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.001>
- Chollet S, Brabant C, Tessier S, Jung V (2018) From urban lawns to urban meadows: reduction of mowing frequency increases plant taxonomic, functional and phylogenetic diversity. *Landsc Urban Plan* 180:121–124
- Comte S, Umhang G, Raton V, Raoul F, Giraudoux P, Combes B, Boué F (2017) *Echinococcus multilocularis* management by fox culling: an inappropriate paradigm. *Prev Vet Med* 147:178–185
- Côté IM, Sutherland WJ (1997) The effectiveness of removing predators to protect bird populations. *Conserv Biol* 11:395–405
- Díaz-Ruiz F, García JT, Pérez-Rodríguez L et al (2010) Experimental evaluation of live cage-traps for black-billed magpies *Pica pica* management in Spain. *Eur J Wildl Res* 56:239–248. <https://doi.org/10.1007/s10344-009-0310-3>
- Dobbs EK, Potter DA (2014) Conservation biological control and pest performance in lawn turf: does mowing height matter? *Environ Manage* 53:648–659
- Goodrich JM, Buskirk SW (1995) Control of abundant native vertebrates for conservation of endangered species. *Conserv Biol* 9:1357–1364
- Gorenzel WP, Blackwell BF, Simmons GD, Salmon TP, Dolbeer RA (2002) Evaluation of lasers to disperse American crows, *Corvus brachyrhynchos*, from urban night roosts. *Int J Pest Manage* 48:327–331. <https://doi.org/10.1080/09670870210151689>
- Green AJ, Elmberg J, Lovas-Kiss Á (2019) Beyond scatter-hoarding and frugivory: European corvids as overlooked vectors for a broad range of plants. *Front Ecol Evol* 7:133. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00133>
- Gyrisco GG, Whitecomb WH, Burrage RH, Logothetis C, Schwardt HH (1954) Biology of the European chafer *Amphimallon majalis* Razoumowsky (Scarabaeidae). *Mem Cornell Univ Agric Exp Stn* 228:1–35
- Jiguet F (2020). The fox and the crow. A need to update pest control strategies. *Biol Conserv* 248: 108693. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108693>
- Jokimäki J, Suhonen J, Vuorisalo T, Kövér L, Kaisanlahti-Jokimäki M-L (2017) Urbanization and nest-site selection of the black-billed magpie (*Pica pica*) populations in two Finnish cities: from a persecuted species to an urban exploiter. *Landscape Urban Plan* 157:577–585. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2016.08.001>
- Kövé L, Gyüre P, Balogh P, Huettmann F, Lengyel S, Juhász L (2015) Recent colonization and nest site selection of the hooded crow (*Corvus corone cornix* L.) in an urban environment. *Landscape Urban Plan* 133:78–86. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.09.008>
- Kövé L, Tóth N, Lengyel S, Juhász L (2018a) Corvid control in urban environments: a comparison of trap types. *NW J Zool* 14:85–90
- Kövé L, Lengyel S, Takenaka M, Kirchmeir A, Uhl F, Miller R, Schwab C (2018b). Why do zoos attract crows? A comparative study from Europe and Asia. *Ecol Evol* 9, <https://doi.org/10.1002/ece3.5881>
- López-Díaz JE, Roca-Fernández AI, González-Rodríguez A (2011) Measuring herbage mass by non-destructive methods: a review. *J Agric Sci Technol A* 1:303–314
- Loretto MC, Schuster R, Itty C, Marchand P, Genero F, Bugnyar T (2017) Fission-fusion dynamics over large distances in raven non-breeders. *Sci Rep* 7:380
- Madden CF, Arroyo B, Amar A (2015) A review of the impacts of corvids on bird productivity and abundance. *Ibis* 157:1–7. <https://doi.org/10.1111/ibi.12223>
- Marchand P, Loretto M, Henry P-Y, Duriez O, Jiguet F, Bugnyar T, Itty C (2018) Relocations and one-time disturbance fail to sustainably disperse non-breeding common ravens *Corvus corax* due to homing behaviour and extensive home ranges. *Eur J Wildl Res* 64:57. <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1217-7>
- Parkes J, Murphy E (2003) Management of introduced mammals in New Zealand. *NZ J Zool* 30:335–359
- Piérard S, Piérard-Franchimont C, Piérard GE (2021) Les Scarabées. <https://orbi.uliege.be/bitstream/2268/85057/1/SCARABEE.pdf>
- Preiningner D, Schoas B, Kramer D, Boeckle M (2019) Waste disposal sites as all-you-can eat buffets for carrion crows (*Corvus corone*). *Animals* 9:215. <https://doi.org/10.3390/ani9050215>
- Shorey H, Burrage RH, Gyrisco GG (1960) The relationship between several environmental factors and the density of European chafer larvae in permanent pasture sod. *Ecology* 41:253–258
- Shorey H, Gyrisco GG (1960) Effects of soil temperature and moisture on the vertical distribution of European chafer larvae. *Ann Entomol Soc Am* 53:666–670
- Takenaka M (2003) Crows problems in Sapporo area. *Glob Env Res* 7:149–160
- Villani MG, Nyrop JP (1991) Age-dependent movement patterns of Japanese beetle and European chafer (Coleoptera: Scarabaeidae) grubs in soil-turfgrass microcosms. *Environ Entomol* 20:241–251
- Vuorisalo T, Andersson H, Hugg T, Lahtinen R, Laaksonen H, Lehikoinen E (2003) Urban development from an avian perspective: causes of hooded crow (*Corvus corone cornix*) urbanisation in two Finnish cities. *Landscape Urban Plan* 62:69–87. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00124-X](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00124-X)
- Withey J, Marzluff J (2005) Dispersal by juvenile American crows influences population dynamics across a gradient of urbanization. *Auk* 122:205–221

6.3. Perspectives

Les conflits entre les hommes et les animaux sauvages ont souvent été résolus par la destruction des espèces incriminées. Mais la société prend aujourd'hui conscience de l'importance de ces espèces dans les écosystèmes et les chaînes trophiques, leur disparition déséquilibrant le fragile équilibre du réseau trophique. Les prédateurs ont un rôle de régulation des autres espèces, qui prolifèrent en leur absence, tandis que des espèces de niveau intermédiaire servent de nourriture indispensable aux étages supérieurs. Par exemple, les ours des Pyrénées ont presque disparu en 1995, puis ont connu deux tentatives de réintroductions, en 1996 et en 2006 (Frank et al., 2019; Piédallu et al., 2016). Ceci pose la question de la cohabitation avec les éleveurs, qui subissent des dégâts sur leurs troupeaux (Gastineau et al., 2019), et avec les habitants de ces régions, dont l'accord avec la réintroduction du prédateur dépend fortement de leur origine et culture (Piédallu et al., 2016).

Les corvidés, bien que classés comme « susceptibles d'occasionner des dégâts » (code de l'environnement), ont également un rôle écologique. En effet, ils nettoient leur environnement des charognes (Thomé, 2019), et régulent les populations de certains insectes en s'en nourrissant (Feare, 1974). Notre étude illustre ce rôle en prenant l'exemple du hanneton commun (*Amphimallon majalis*), considéré comme nuisible par les jardiniers, et dont les corneilles noires se nourrissent. Il serait d'ailleurs intéressant d'évaluer quantitativement le rôle des corneilles noires dans la régulation des populations de hanneton. Ces constats posent la question de la définition d'espèce nuisible, qui dépend fortement du point de vue adopté : agriculteurs (pour qui corneilles et hannetons sont nuisibles économiquement), promeneurs (certains considérant uniquement les nuisances des corneilles noires), écologues (qui ne considèrent aucune espèce comme nuisible).

Les chaînes trophiques sont actuellement manipulées par les hommes, notamment dans le cadre de la lutte biologique, qui utilise une espèce prédatrice pour réguler les populations d'une autre espèce considérée comme nuisible. Mais cette technique pose également le problème de l'équilibre naturel entre les espèces, et risque peut-être, à terme, de déséquilibrer, au moins localement, les écosystèmes.

7. Discussion

7.1. Conclusion

Ainsi, les effectifs d'une population théorique de corneilles noires de Paris devraient décroître dans un système fermé, ce qui semble être en contradiction avec la forte densité de corneilles dans Paris. L'environnement Parisien ne semble donc pas capable de supporter une telle quantité de corneilles noires. En effet, ce milieu n'est certainement pas favorable à la survie des corvidés, principalement des jeunes, en raison de la bétonisation (qui diminue la quantité de ressources alimentaires « naturelles »), de la fragmentation de l'habitat par des routes et l'importance du trafic routier, à l'origine de nombreux accidents. Il existe donc probablement des phénomènes de densité-dépendance, avec une forte compétition inter spécifique, que ce soit pour les ressources spatiales (territoires) ou alimentaires.

Plusieurs éléments, non pris en compte dans les modèles démographiques, pourraient expliquer le maintien des effectifs de corneilles noires dans Paris. Des migrants en provenance des quartiers suburbains voire ruraux seraient susceptibles d'augmenter le nombre de corneilles à Paris, selon la dynamique source-puits, et de compenser les morts locales (Levins, 1969). Ils trouveraient en ville des ressources abondantes, qui les inciteraient à venir s'y nourrir. Ces ressources supplémentaires, non présentes dans un milieu non anthropisé, auraient une origine humaine : déchets, restes alimentaires, qui rendraient Paris très attractif pour ces oiseaux, bien que ce milieu soit initialement peu propice à la reproduction et à la survie. Effectivement, il semble que les ressources alimentaires d'origine humaine influencent fortement la démographie des corneilles noires, tant en terme de distribution (les corneilles quittent massivement un lieu dont l'attractivité est diminuée consécutivement à une réduction de la quantité des ressources) qu'en termes de survie (la survie des juvéniles diminue fortement en l'absence de ressources d'origine anthropique).

Ces hypothèses donnent des leviers de gestion pour résoudre les conflits entre les hommes et les corneilles noires. S'il n'est pas possible d'agir sur les flux à grande échelle, il est néanmoins envisageable d'intervenir sur les déplacements locaux. Dans ce but, il serait possible de diminuer l'attractivité des espaces publics pour les corneilles en rendant l'accès aux ressources alimentaires plus difficile (poubelles fermées, absence de tonte, arrêt du nourrissage des oiseaux). Les déplacements de corvidés vers ces zones s'en trouveraient diminués, donc leur densité réduite.

Une solution serait également de réduire la quantité de déchets en revoyant notre consommation à la baisse, et en évitant le gaspillage. Mais, dans notre société de l'abondance, la surconsommation est encouragée et même valorisée par les lobbies industriels, rendant tout changement difficile, voire impossible. Nous sommes responsables, par nos attitudes, des désagréments dont nous nous plaignons et du déséquilibre de la faune sauvage. En élargissant le

problème, les activités humaines sont à l'origine du dérèglement climatique et du nombre croissant de catastrophes naturelles (IPCC, 2012). Effectivement, la hausse prévue des températures de 1,5°C d'ici 2030 d'après le 6^e rapport du GIEC (Ministère de la transition écologique et de la cohésion des Territoires, Ministère de la transition énergétique, 2023) est principalement dû à l'émission de gaz à effets de serre par les activités humaines (McCarthy et al., 2010; Stern and Kaufmann, 2014). Un changement global de société, avec une modification de nos modes de production, de consommation, de déplacements, serait nécessaire. Mais il faudrait pour cela une volonté commune et profonde de changement, qui n'est pas d'actualité.

7.2. Ecologie urbaine et conflits homme-faune sauvage (Human Wildlife Conflict : HWC)

L'expansion humaine, en rapprochant l'homme des animaux sauvages, tels les cerfs ou les renards, crée des conflits entre l'homme et la faune sauvage (*Human Wildlife Conflict : HWC*) (Frank et al., 2019). Le HWC est défini comme les actions humaines ou animales ayant des effets néfastes sur l'autre (Conover, 2001), ou les menaces représentées par la faune sauvage sur la vie de l'homme, sa sécurité ou ses loisirs (Treves and Karanth, 2003). Il est complexifié par la séparation des hommes et des animaux sauvages suite à la création de zones exclusives, soit pour les hommes (les villes), soit pour la faune (zones protégées) (Frank et al., 2019). En effet, par ces frontières, les hommes se sont progressivement coupés de leur environnement « naturel » et de la faune sauvage (Liordos et al., 2017; Ripple et al., 2014), qui désormais se rapproche des hommes en raison de l'étalement urbain. Dans la vision traditionnelle du HWC, défini comme la compétition entre les hommes et la faune sauvage pour les ressources et l'espace (Knight, 2000) le rôle de l'homme est effacé, cette théorie se focalisant uniquement sur la faune sauvage pour résoudre le conflit. Ainsi, cette vision considère que les animaux menacent le bien-être, la sécurité et les intérêts humains (White and Ward, 2010). Ce n'est que récemment que le rôle des hommes a été pris en compte dans le HWC, en considérant les effets négatifs réciproques des hommes et de la faune sauvage l'un sur l'autre (Conover, 2001; Madden, 2004; Nyhus, 2016; Woodroffe et al., 2005). Il faut donc prendre en compte les deux parties pour résoudre le conflit, chacune devant faire des concessions pour co-exister avec l'autre.

7.3. Coexistence homme-nature et bien-être animal

L'une des solutions pour résoudre les conflits entre l'homme et son environnement est la coexistence. Pour coexister avec la faune sauvage, les hommes doivent veiller au bien-être animal, initialement définies par le Conseil Britannique sur le bien-être des animaux d'élevages en 1979, puis reprises dans les codes de l'Organisation Mondiale de la Santé (Ministère de l'Agriculture et de la souveraineté alimentaire, 2023) :

- Absence de faim, de soif et de malnutrition
- Absence de peur et de détresse
- Absence de stress physique et/ou thermique
- Absence de douleurs, de lésions et de maladie
- Liberté d'expression d'un comportement normal de son espèce

Pour s'assurer du respect de ces 5 libertés et de la bien-traitance des animaux captifs, un outil a été développé: le *Welfare Quality*, basé sur des mesures sur les animaux (Ministère de l'Agriculture et de la souveraineté alimentaire, 2023). Bien qu'il s'applique aux animaux d'élevages, les mêmes libertés devraient être assurées aux animaux captifs.

Le protocole de Nagoya fixe le cadre réglementaire pour diminuer la souffrance animale des vertébrés, considérés comme sensible, et de quelques invertébrés utilisés à fins expérimentales. Il s'agit notamment de respecter la règle des trois R (Remplacer, Réduire, Raffiner) : ne pas réaliser d'expérimentations sur les animaux lorsque cela est possible, en utiliser le minimum lorsqu'aucune alternative n'existe, et diminuer leur souffrance au maximum (Herrel, 2022). Ainsi, un comité d'éthique donne l'autorisation ou non de recourir à des animaux lors d'expérimentations. Or, la régulation létale des individus, notamment des espèces considérées comme invasives, va à l'encontre de l'éthique et du bien-être animal. C'est pourquoi, il est nécessaire de trouver d'autres solutions pour résoudre les conflits, surtout lorsque la destruction d'individus est inefficace.

La corneille noire est classée « susceptible d'occasionner des dégâts » (article R-427-6 du code de l'environnement), aux motifs qu'elle représente un danger pour la santé et la sécurité publique, la faune, la flore et/ou les activités agricoles, forestières et aquacoles (Préfet du Cher, 2023). Elle est toutefois native de nos régions, donc ne menace pas l'équilibre de l'écosystème, puisqu'il s'agit de son environnement naturel, où elle est régulée par des prédateurs. En cela, il faut la distinguer des espèces exotiques envahissantes, qui sont des espèces introduites hors de leur milieu naturel (intentionnellement ou non), qui ont un taux de croissance très élevé et une expansion rapide, avec des conséquences importantes sur les activités humaines (IUCN, 2000). Elles représentent donc une menace pour l'écosystème et les espèces autochtones, ne possédant pas de prédateur naturel dans cet environnement. La question d'une régulation létale se pose donc également pour cette catégorie

d'espèces. Si elle se justifie écologiquement, pour préserver les espèces natives, elle reste plus critiquable d'un point de vue éthique.

7.4. Démographie des populations : modèle des métapopulations et de niche écologique

Un pré-requis à la mise en place de mesures de régulation est l'étude de la dynamique des populations, pour déterminer si elle est croissante, décroissante ou stationnaire. Elle dépend de paramètres démographiques, liés aux pressions de l'environnement et à l'habitat. Elle est également influencée par des phénomènes de densité-dépendance locaux, par exemple de la compétition intra-spécifique locale pour les ressources. Dans ce cadre, ma thèse s'est centrée sur Paris et un contexte de gradient urbain, avec une zone très urbanisée (Paris), entourée par des territoires suburbains et ruraux. Cette hétérogénéité d'habitats pourrait être à l'origine de flux, d'échanges et de dispersion. Un modèle développé pour ce type d'habitat est celui des métapopulations, désignant une population fragmentée en populations locales instables, se développant dans des îlots d'habitats favorables, entourés par des zones d'habitats défavorables (Hanski, 1998). Les échanges entre ces habitats défavorables et favorables sont régis par la dynamique source/puits (Kawecki, 2004; Marzluff et al., 2001). Ce type de modèle est adapté aux espèces ayant des habitats fragmentés («*patchy*») tels les amphibiens ou les oiseaux forestiers, et est utilisé pour déterminer les conditions permettant le maintien de ces espèces, lorsque leur habitat disparaît et devient plus fragmenté (Hanski, 1998). Cependant, de nombreuses espèces, dont les corneilles noires de Paris, ont un habitat continu. Le modèle de niche écologique convient mieux à ce type d'espèce, avec une croissance de la population au centre de la niche, et de la décroissance sur les bords (Pocheville, 2015). Cette modélisation se base sur le principe de la niche écologique. Initialement perçue comme invariante et préexistant à l'écosystème (selon la théorie Darwinienne), la notion de variabilité, prenant en compte l'exclusion compétitive et la coévolution des espèces, a ensuite été introduite (Pocheville, 2015). Selon ce concept, les espèces peuvent s'établir uniquement dans les endroits qui présentent toutes les conditions écologiques de leur aire de répartition native (Peterson, 2003). Il convient de distinguer la niche écologique fondamentale, qui est un ensemble de possibilités théoriques, de la niche écologique réalisée, qui est effectivement observée, en tenant compte des contraintes du milieu, comme les interactions avec les autres espèces (Hutchinson, 1959; Peterson, 2001). Selon cette théorie, la niche écologique de l'espèce peut être modélisée en se basant sur l'hypothèse que la distribution d'habitats connus de l'espèce reflètent ses préférences environnementales (Marini et al., 2010), car, en théorie, les niches écologiques sont conservées au cours de l'évolution (Peterson et al., 1999). Ce type de modèle pourrait être appliqué aux corneilles noires de Paris, avec une forte densité de corneilles dans les lieux où la nourriture est

abondante (parcs urbains, zones de rassemblements et de piques-niques), et une diminution du nombre d'individus quand on s'éloigne de Paris

7.5. Perspectives

Afin d'étudier la dispersion et comprendre la démographie des corneilles noires de Paris, il serait intéressant de déterminer le domaine vital de certains individus, afin de savoir où ils se trouvent au cours de leur vie, et donc d'évaluer la quantité de corneilles en un point. Ces domaines vitaux pourraient être mis en relation avec l'urbanisation, permettant de mieux comprendre les logiques de dispersion des corneilles noires, donc de mieux gérer les problèmes de conflits avec les citoyens et gestionnaires des espaces publics.

Mes modèles CMR sont en revanche contraints par la durée des sessions, ne permettant d'avoir accès à la position d'un individu que tous les 3 mois, ce qui cause quelques inconvénients. En effet, cette échelle de temps est trop longue pour étudier les déplacements quotidiens et il est impossible de quantifier les temps de présence effectifs des oiseaux dans les différentes zones. De plus, ces modèles ne permettent pas de connaître la provenance des individus bagués à l'âge adulte. Des techniques alternatives pourraient donc être utilisées pour étudier les déplacements des corneilles noires. Une première méthode est le dosage des métaux lourds contenus dans les plumes des corneilles noires. Les métaux lourds sont très présents dans l'environnement, et s'accumulent dans les organismes vivants, par le biais de leur alimentation (Frantz et al., 2012). Chez les oiseaux, ils se concentrent notamment dans les plumes, au cours de leur croissance. Le taux de métaux lourds des plumes représente donc la concentration en métal de l'alimentation, après avoir lavé les plumes pour en éliminer les dépôts externes (Goede and De Bruin, 1986). Ainsi, la teneur en métaux lourds d'une plume est le reflet de la concentration présente dans l'environnement au cours de sa pousse. La comparaison de ces concentrations dans des plumes de première génération, ayant poussé dans le nid, et de deuxième génération, qui ont poussé après l'envol, permet donc de savoir si elles se sont formées dans un environnement similaire. Si les concentrations diffèrent fortement entre ces deux types de plumes, on peut alors suspecter une émigration des individus après leur naissance. Cette technique devrait donc permettre d'étudier les flux de corneilles entre la ville et la campagne, où la concentration en métaux lourds est supposée plus faible. Son problème toutefois, est le manque de précision et la possible contamination des oiseaux ruraux par les décharges. La concentration en métaux lourds pourrait également refléter un changement de régime alimentaire après l'envol (passage d'une alimentation carnée à opportuniste), plutôt qu'un changement de milieu. Une méthode plus précise est donc le dosage des isotopes, qui repose sur l'utilisation d'isotopes d'éléments dits instables dont le noyau se désintègre spontanément en perdant des neutrons. Certains d'entre eux possèdent des isotopes stables, qui ne se désintègrent plus. Lorsque plusieurs isotopes existent, il est possible de calculer leur rapport

isotopique, souvent caractéristique du lieu où ils se sont formés. Les isotopes 207, 208, 204, 206 du plomb sont fréquemment utilisés. Cette méthode a par exemple été utilisée pour étudier les déplacements de corneilles d'Amérique, qui sont des migratrices partielles, c'est à dire qu'une partie de la population est migratrice, tandis que l'autre est résidente (Townsend et al., 2018).

La seconde technique est la télémétrie, qui permet de suivre en temps réel des individus équipés de balises avec GPS embarqué. L'inconvénient est le prix des balises, et le faible nombre d'individus suivis, ainsi que le stockage de la grande quantité d'informations générées. En revanche, cette méthode est intéressante pour avoir la localisation d'un individu précis, plusieurs fois par jour, et pendant une grande durée (potentiellement plusieurs années). Il est ainsi possible d'évaluer le domaine vital de cet individu, donc d'étudier la dispersion au lieu de se limiter aux déplacements locaux.

Enfin, il est possible d'avoir recours à des analyses génétiques pour déterminer le patron génétique des individus, potentiellement différent entre migrants et résidents.

Pour résoudre les conflits entre citoyens et corvidés dans les espaces publics, il serait judicieux de diminuer l'accessibilité aux ressources alimentaires, pour réduire l'attractivité d'un lieu. Ceci passe par des mesures de lutte contre le nourrissage des oiseaux, un meilleur cloisonnement des poubelles, une amélioration de la propreté des espaces publics. Ces mesures, en plus de réduire le regroupement des corneilles noires dans certaines zones très attractives, rendrait l'environnement urbain plus agréable à vivre.

Table des illustrations

Figure 1 : Evolution de l'abondance relative des oiseaux, selon leur groupe de spécialisation.....	9
Figure 2 : Evolution de l'abondance relative de deux espèces d'oiseaux.....	10
Figure 3 : Nombre de prises de corvidés (Corvus corone, C. cornix, C. corax, Pica pica, et Garrulus glandarius) pendant la saison de chasse annuelle de 1988 à 2013 à Vorarlberg, Autriche	15
Figure 4 : Evolution de la taille des populations de quatre espèces de corvidés (Corvus corone, C. cornix, C. corax, Pica pica et Garrulus glandarius).....	16
Figure 5 : Exemples de mesures de réduction des nuisances dues aux corneilles au Japon.....	19
Figure 6 : Exemple de méthode pour empêcher les corneilles de déchirer les sacs à déchets, qui a révélé son efficacité et sera recommandée par le Département Sanitaire de Sapporo (Japon).	20
Figure 7 : Quatre espèces de corvidés.	27
Figure 8 : Comportement alimentaire du corbeau freux dans une prairie.	28
Figure 9 : Séquence de comportements et vocalisations caractérisant l'agression de coalition dans un groupe social de corneilles noires femelles non apparentées et sexuellement immatures.....	30
Figure 10 : Cycle démographique de Leslie appliqué aux populations de corneilles noires de Paris... ..	81
Figure 11 : Histogramme des distances entre plus proches voisins, pour l'ensemble des anciens nids relevés dans Paris intra-muros de février à mars 2022.....	83
Figure 12 : Schéma récapitulatif du suivi de la reproduction des corneilles noires dans paris. Les relevés ont été effectués de février 2022 à juin 2022.	84
Figure 13 : Valeurs de paramètres démographiques pour différentes espèces de corvidés trouvés dans la littérature, comparés à nos paramètres	85
Figure 14 : Valeurs de taux de croissance (λ) obtenues pour 6 valeurs de taux de reproduction, et une gamme de valeurs de survies.....	86

Liste des tableaux

Tableau 1 : Sélection de modèles d'histoires de capture-recapture de 663 corneilles noires capturées au Jardin des Plantes (Paris) de 2015 à 2021	82
Tableau 5 : Nombre de territoires potentiels estimé pour différentes valeurs de distances inter-nids...	83
Tableau 3 : Signification et mode de calcul des paramètres démographiques utilisés dans les modèles démographiques	84
Tableau 6 : Répartition de la population à l'équilibre pour un modèle démographique réalisé à partir d'un cycle de Leslie à trois niveaux, et pour un âge de première reproduction fixé à 3 ans	86
Tableau 5 : Répartition de la population à l'équilibre pour un modèle démographique réalisé à partir d'un cycle de Leslie à trois niveaux, et pour un âge de première reproduction fixé à 3 ans et à 2 ans.	87

Bibliographie

- Ackerman, J., 2019. *Le génie des oiseaux*. Marabout, Paris.
- AnAge: The Animal Ageing and Longevity Database [WWW Document], 2017. URL <https://genomics.senescence.info/species/index.html> (accessed 6.17.23).
- Arcese, P., Smith, J.N.M., 1988. Effects of Population Density and Supplemental Food on Reproduction in Song Sparrows. *J. Anim. Ecol.* 57, 119–136. <https://doi.org/10.2307/4768>
- Baglione, V., Canestrari, D., Marcos, J.M., Griesser, M., Ekman, J., 2002a. History, environment and social behaviour: experimentally induced cooperative breeding in the carrion crow. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 269, 1247–1251. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2016>
- Baglione, V., Marcos, J., Canestrari, D., 2009. Cooperatively Breeding Groups of Carrion Crow (*Corvus corone corone*) in Northern Spain. *The Auk* 119, 790–799. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2002\)119\[0790:CBGOCC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2002)119[0790:CBGOCC]2.0.CO;2)
- Baglione, V., Marcos, J.M., Canestrari, D., Ekman, J., 2002b. Direct fitness benefits of group living in a complex cooperative society of carrion crows, *Corvus corone corone*. *Anim. Behav.* 64, 887–893. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2007>
- Baglione, V., Marcos, J.M., Canestrari, D., Griesser, M., Andreotti, G., Bardini, C., Bogliani, G., 2005. Does year-round territoriality rather than habitat saturation explain delayed natal dispersal and cooperative breeding in the carrion crow? *J. Anim. Ecol.* 74, 842–851. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00983.x>
- Baguette, M., Van Dyck, H., 2007. Landscape connectivity and animal behavior: Functional grain as a key determinant for dispersal. *Landsc. Ecol.* 22, 117–1129. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9108-4>
- Balakhonov, D., Rose, J., 2017. Crows Rival Monkeys in Cognitive Capacity. *Sci. Rep.* 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09400-0>
- Barbeau, D., 2019. Quelles différences entre un corbeau et une corneille? [WWW Document]. *Mag Animaux*. URL <https://lemagdesanimaux.ouest-france.fr/dossier-219-differences-corbeau-corneille.html> (accessed 10.26.20).
- Benton, T.G., Grant, A., 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends Ecol. Evol.* 14, 467–471. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01724-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01724-3)

- Bouts, A., 2022. Nuisibles | Dégâts de corvidés : quelles solutions ? [WWW Document]. horizons. URL <https://www.horizons-journal.fr/degats-de-corvides-queelles-solutions> (accessed 1.3.23).
- Bühler, R., Schalcher, K., Séchaud, R., Michler, S., Apolloni, N., Roulin, A., Almasi, B., 2023. Influence of prey availability on habitat selection during the non-breeding period in a resident bird of prey. *Mov. Ecol.* 11, 14. <https://doi.org/10.1186/s40462-023-00376-3>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 1998. Practical Use of the Information-Theoretic Approach, in: Burnham, K.P., Anderson, D.R. (Eds.), *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York, NY, pp. 75–117. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2917-7_3
- Caffrey, C., 1992. Female-biased delayed dispersal and helping in American crows. *The Auk* 109, 609–619.
- Caswell, H., 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*, 2nd ed. ed. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Chiron, F., Julliard, R., 2013. Assessing the effects of trapping on pest bird species at the country level. *Biol. Conserv.* 158, 98–106. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.001>
- Chiron, F., Julliard, R., 2007. Responses of Songbirds to Magpie Reduction in an Urban Habitat. *J. Wildl. Manag.* 71, 2624–2631. <https://doi.org/10.2193/2006-105>
- Clergeau, 2000. Le contrôle des oiseaux ravageurs des cultures : de la destruction à la gestion. *Anthropozoologica* 31, 219–228.
- Conover, M.R., 2001. *Resolving Human-Wildlife Conflicts: The Science of Wildlife Damage Management*. CRC Press.
- Contesse, P., Hegglin, D., Gloor, S., Bontadina, F., Deplazes, P., 2004. The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mamm. Biol.* 69, 81–95. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00123>
- Coombs, F., 1978. *The Crows: A Study of the Corvids of Europe*. Batsford, London (United Kingdom).
- Croteau, E.K., 2010. Causes and Consequences of Dispersal in Plants and Animals. *Nat. Educ. Knowl.* 3, 10:12.
- Demongin, L., 2013. *Guide d'identification des oieaux en main*, Imprimerie Moderne de l'Est. ed. Beaume-les-Dames (Doubs, France).

- Díaz-Ruiz, F., García, J.T., Pérez-Rodríguez, L., Ferreras, P., 2010. Experimental evaluation of live cage-traps for black-billed magpies *Pica pica* management in Spain. *Eur. J. Wildl. Res.* 56, 239–248. <https://doi.org/10.1007/s10344-009-0310-3>
- Dobeic, M., 2003. Regulation of population size of street pigeons in Ljubljana, Slovenia. *Acta Vet. (Beogr.)* 53, 171–182.
- Drews, C., 1993. The Concept and Definition of Dominance in Animal Behaviour. *Behaviour* 125, 283–313. <https://doi.org/10.1163/156853993X00290>
- Dudgeon, C.L., Pollock, K.H., Braccini, J.M., Semmens, J.M., Barnett, A., 2015. Integrating acoustic telemetry into mark–recapture models to improve the precision of apparent survival and abundance estimates. *Oecologia* 178, 761–772. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3280-z>
- Emlen, J.T., 1974. An Urban Bird Community in Tucson, Arizona: Derivation, Structure, Regulation. *The Condor* 76, 184–197. <https://doi.org/10.2307/1366729>
- FAO, 2011. Global food losses and food waste - Extent, causes and prevention. Rome.
- Feare, C.J., 1974. Ecological Studies of the Rook (*Corvus frugilegus* L.) in North-East Scotland. Damage and Its Control. *J. Appl. Ecol.* 11, 897–914. <https://doi.org/10.2307/2401752>
- Fedriani, J.M., Fuller, T.K., Sauvajot, R.M., 2001. Does availability of anthropogenic food enhance densities of omnivorous mammals? An example with coyotes in southern California. *Ecography* 24, 325–331. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00205.x>
- Fontaine, B., Moussy, C., Carricaburu, J.C., Dupuis, J., Schmaltz, L., Lorrillière, R., Lois, G., Gaudard, C., Couzi, L., 2020. Suivi des oiseaux communs en France 1989-2019 : 30 ans de suivis participatifs. MNHN- Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, LPO BirdLife France - Service Connaissance, Ministère de la Transition écologique et solidaire.
- François, J., 2020a. Corneille noire - *Corvus corone* - Carrion Crow [WWW Document]. URL <https://www.oiseaux.net/oiseaux/corneille.noire.html> (accessed 4.6.20).
- François, J., 2020b. Corbeau freux - *Corvus frugilegus* - Rook [WWW Document]. URL <https://www.oiseaux.net/oiseaux/corbeau.freux.html> (accessed 12.7.20).
- François, J., 2020c. Choucas des tours - *Coloeus monedula* - Western Jackdaw [WWW Document]. URL <https://www.oiseaux.net/oiseaux/choucas.des.tours.html> (accessed 12.6.20).

- François, J., 2003. Grand Corbeau - *Corvus corax* [WWW Document]. URL <https://www.oiseaux.net/photos/robert.balestra/grand.corbeau.1.html> (accessed 12.7.20).
- Frank, B., Glikman, J.A., Marchini, S. (Eds.), 2019. Human–Wildlife Interactions: Turning Conflict into Coexistence, 1st edition. ed. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Frantz, A., Pottier, M.-A., Karimi, B., Corbel, H., Aubry, E., Haussy, C., Gasparini, J., Castrec-Rouelle, M., 2012. Contrasting levels of heavy metals in the feathers of urban pigeons from close habitats suggest limited movements at a restricted scale. *Environ. Pollut.* 168, 23–28. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.04.003>
- Gastineau, A., Robert, A., Sarrazin, F., Mihoub, J.-B., Quenette, P.-Y., 2019. Spatiotemporal depredation hotspots of brown bears, *Ursus arctos*, on livestock in the Pyrenees, France. *Biol. Conserv.* 238, 108210. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108210>
- Géroudet, P., 2010. Les passereaux: du coucou aux corvidés, Delachaux et Niestlé. ed.
- Giunchi, D., Baldaccini, N.E., Sbragia, G., Soldatini, C., Giunchi, D., Baldaccini, N.E., Sbragia, G., Soldatini, C., 2007. On the use of pharmacological sterilisation to control feral pigeon populations. *Wildl. Res.* 34, 306–318. <https://doi.org/10.1071/WR06153>
- Goede, A.A., De Bruin, M., 1986. The use of bird feathers for indicating heavy metal pollution. *Environ. Monit. Assess.* 7, 249–256. <https://doi.org/10.1007/BF00418017>
- Goronzel, W.P., Salmon, T.P., 1993. Tape-Recorded Calls Disperse American Crows from Urban Roosts. *Wildl. Soc. Bull.* 21, 334–338.
- Han, Z., Robert, A., Wang, H., Jiguet, F., 2022. Low survival of eggs and nestlings explain the decline of a local Jankowski’s Bunting population. *J. Ornithol.* 163, 817–826. <https://doi.org/10.1007/s10336-022-01983-4>
- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41–49. <https://doi.org/10.1038/23876>
- Harihar, A., Chanchani, P., Sharma, R.K., Vattakaven, J., Gubbi, S., Pandav, B., Noon, B., 2013. Conflating “co-occurrence” with “coexistence.” *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110, E109. <https://doi.org/10.1073/pnas.1217001110>
- Herrel, A., 2022. Chapitre 4. Le protocole de Nagoya : expérience et retour d’un chercheur, in: Aubertin, C., Nivart, A. (Eds.), *La nature en partage : Autour du protocole de Nagoya, Objectifs Suds.* IRD Éditions, Marseille, pp. 91–100. <https://doi.org/10.4000/books.irdeditions.40397>

- Hoffmann, A., Rüttler, V., Nieder, A., 2011. Ontogeny of object permanence and object tracking in the carrion crow, *corvus corone*. *Anim. Behav.* 82, 359–367. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.05.012>
- Holtmann, B., Buskas, J., Steele, M., Solokovskis, K., Wolf, J.B.W., 2019. Dominance relationships and coalitionary aggression against conspecifics in female carrion crows. *Sci. Rep.* 9, 15922. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52177-7>
- Holyoak, D.T., 1970. Sex-Differences in Feeding Behaviour and Size in the Carrion Crow. *Ibis* 112, 397–400. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1970.tb00115.x>
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? | *The American Naturalist*: Vol 93, No 870. *Am. Nat.* 93, 145–159.
- Ibáñez-Álamo, J.D., Rubio, E., Benedetti, Y., Morelli, F., 2017. Global loss of avian evolutionary uniqueness in urban areas. *Glob. Change Biol.* 23, 2990–2998. <https://doi.org/10.1111/gcb.13567>
- IPCC, 2012. Summary for policymakers, in: Field, C.B., Barros, V., Stocker, T.F., Dahe, Q., Dokken, D.J., Ebi, K.L., Mastrandrea, M.D., Mach, K.J., Plattner, G.K., Allen, S.K., Tignor, M., Midgley, P.M. (Eds.), *Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation*. Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge (UK) and New-York (USA), pp. 3–21.
- Isaksson, C., 2018. Impact of Urbanization on Birds, in: Tietze, D.T. (Ed.), *Bird Species: How They Arise, Modify and Vanish, Fascinating Life Sciences*. Springer International Publishing, Cham, pp. 235–257. https://doi.org/10.1007/978-3-319-91689-7_13
- IUCN, 2000. Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species.
- Jiguet, F., 2020. The Fox and the Crow. A need to update pest control strategies. *Biol. Conserv.* 248, 108693. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108693>
- Jourdan, C., Fort, J., Pinaud, D., Delaporte, P., Gernigon, J., Guenneteau, S., Jomat, L., Lelong, V., Lemesle, J.-C., Robin, F., Rousseau, P., Bocher, P., 2021. Highly diversified habitats and resources influence habitat selection in wintering shorebirds. *J. Ornithol.* 162, 823–838. <https://doi.org/10.1007/s10336-021-01873-1>
- Juignet, F., 2013. corbeau à gros bec [WWW Document]. Blog Francoisjuignet. URL <http://francois.juignet.over-blog.net/article-corbeau-a-gros-bec-116601510.html> (accessed 4.14.21).

- Juliano, S.A., 2007. Population Dynamics. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* 23, 265–275.
- Katzenberger, J., Gottschalk, E., Balkenhol, N., Waltert, M., 2021. Density-dependent age of first reproduction as a key factor for population dynamics: stable breeding populations mask strong floater declines in a long-lived raptor. *Anim. Conserv.* 24, 862–875. <https://doi.org/10.1111/acv.12687>
- Kawecki, T.J., 2004. 16 - Ecological and Evolutionary Consequences of Source-Sink Population Dynamics, in: Hanski, I., Gaggiotti, O.E. (Eds.), *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Academic Press, Burlington, pp. 387–414. <https://doi.org/10.1016/B978-012323448-3/50018-0>
- Knight, J. (Ed.), 2000. *Natural Enemies: People-wildlife Conflicts in Anthropological Perspective*. Psychology Press.
- Kövé, L., Gyüre, P., Balogh, P., Huettmann, F., Lengyel, S., Juhász, L., 2015. Recent colonization and nest site selection of the Hooded Crow (*Corvus corone cornix* L.) in an urban environment. *Landsc. Urban Plan.* 133, 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.09.008>
- Kövé, L., Lengyel, S., Takenaka, M., Kirchmeir, A., Uhl, F., Miller, R., Schwab, C., 2019. Why do zoos attract crows? A comparative study from Europe and Asia. *Ecol. Evol.* 9, 14465–14475. <https://doi.org/10.1002/ece3.5881>
- Kover, L., Tóth, N., Lengyel, S., Juhász, L., 2018. Corvid control in urban environments: A comparison of trap types. *North-West. J. Zool.* 14.
- Kristan, W.B., Boarman, W.I., Crayon, J.J., 2004. Diet composition of common ravens across the urban-wildland interface of the West Mojave Desert. *Wildl. Soc. Bull.* 32, 244–253. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2004\)32\[244:DCOCRA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2004)32[244:DCOCRA]2.0.CO;2)
- Kurosawa, R., Kono, R., Kondo, T., Kanai, Y., 2003. Diet of jungle crows in an urban landscape. *Glob. Environ. Res.* 7.
- Larousse, É., n.d. Définitions : nuisance - Dictionnaire de français Larousse [WWW Document]. URL <https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/nuisance/55225> (accessed 3.25.21).
- Lebreton, J.-D., Burnham, K., Clobert, J., Anderson, D., 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecol. Monogr.* 62, 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- Levins, R., 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15, 237–240. <https://doi.org/10.1093/besa/15.3.237>

- Liordos, V., Kontsiotis, V.J., Georgari, M., Baltzi, K., Baltzi, I., 2017. Public acceptance of management methods under different human–wildlife conflict scenarios. *Sci. Total Environ.* 579, 685–693. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.11.040>
- Lockie, J.D., 1956. The Food and Feeding Behaviour of the Jackdaw, Rook and Carrion Crow. *J. Anim. Ecol.* 25, 421–428. <https://doi.org/10.2307/1935>
- Lorand, C., Robert, A., Gastineau, A., Mihoub, J.-B., Bessa-Gomes, C., 2022. Effectiveness of interventions for managing human-large carnivore conflicts worldwide: Scare them off, don't remove them. *Sci. Total Environ.* 838, 156195. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156195>
- Loretto, M.-C., Schuster, R., Itty, C., Marchand, P., Genero, F., Bugnyar, T., 2017. Fission-fusion dynamics over large distances in raven non-breeders. *Sci. Rep.* 7, 380. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00404-4>
- Madden, C., Arroyo, B., Amar, A., 2015. A review of the impact of corvids on bird productivity and abundance. *Ibis* 157. <https://doi.org/10.1111/ibi.12223>
- Madden, F., 2004. Creating Coexistence between Humans and Wildlife: Global Perspectives on Local Efforts to Address Human–Wildlife Conflict. *Hum. Dimens. Wildl.* 9, 247–257. <https://doi.org/10.1080/10871200490505675>
- Marchand, P., Loretto, M.-C., Henry, P.-Y., Duriez, O., Jiguet, F., Bugnyar, T., Itty, C., 2018. Relocations and one-time disturbance fail to sustainably disperse non-breeding common ravens *Corvus corax* due to homing behaviour and extensive home ranges. *Eur. J. Wildl. Res.* 64, 57. <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1217-7>
- Marini, M.Â., Barbet-Massin, M., Martinez, J., Prestes, N.P., Jiguet, F., 2010. Applying ecological niche modelling to plan conservation actions for the Red-spectacled Amazon (*Amazona pretrei*). *Biol. Conserv.* 143, 102–112. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.009>
- Marzluff, J.M., McGowan, K.J., Donnelly, R., Knight, R.L., 2001. Causes and consequences of expanding American Crow populations, in: Marzluff, J.M., Bowman, R., Donnelly, R. (Eds.), *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer US, Boston, MA, pp. 331–363. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9_16
- Matthysen, E., 2012. Multicausality of dispersal: a review, in: Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G., Bullock, J.M. (Eds.), *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford University Press, Oxford (United Kingdom).

- McCarthy, M.P., Best, M.J., Betts, R.A., 2010. Climate change in cities due to global warming and urban effects. *Geophys. Res. Lett.* 37. <https://doi.org/10.1029/2010GL042845>
- McDonnell, M.J., Hahs, A.K., 2015. Adaptation and Adaptedness of Organisms to Urban Environments. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46, 261–280. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054258>
- Mennechez, G., Clergeau, P., 2001. Settlement of breeding European Starlings in urban areas: Importance of lawns vs. anthropogenic wastes, in: Marzluff, J.M., Bowman, R., Donnelly, R. (Eds.), *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer US, Boston, MA, pp. 275–287. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9_13
- Miller, E.K., Wallis, J.D., 2009. Executive Function and Higher-Order Cognition: Definition and Neural Substrates, in: *Encyclopedia of Neuroscience*. Elsevier, pp. 99–104. <https://doi.org/10.1016/B978-008045046-9.00418-6>
- Ministère de la transition écologique et de la cohésion des Territoires, Ministère de la transition énergétique, 2023. Publication du 6e rapport de synthèse du GIEC [WWW Document]. *Ministères Écologie Énerg. Territ.* URL <https://www.ecologie.gouv.fr/publication-du-6e-rapport-synthese-du-giec> (accessed 6.10.23).
- Ministère de l’Agriculture et de la souveraineté alimentaire, 2023. Le bien-être animal, qu’est-ce que c’est? [WWW Document]. *Ministère Agric. Souveraineté Aliment.* URL <https://agriculture.gouv.fr/le-bien-etre-animal-quest-ce-que-cest> (accessed 6.11.23).
- Naef-Daenzer, L., 1983. Scaring of carrion crows (*Corvus corone*) by species-specific distress calls and suspend bodies of dead crows. *Bird Control Semin. Proc.* 244, 6.
- Nyhus, P.J., 2016. Human–Wildlife Conflict and Coexistence. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 41, 143–171. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085634>
- O’Brien, S., Robert, B., Tiandry, H., 2005. Consequences of violating the recapture duration assumption of mark–recapture models: a test using simulated and empirical data from an endangered tortoise population. *J. Appl. Ecol.* 42, 1096–1104. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01084.x>
- Oliosio, G., 2016. *Corbeaux et corneilles*, Delachaux et Niestlé. ed.
- Patten, M.A., Kelly, J.F., 2010. Habitat selection and the perceptual trap. *Ecol. Appl.* 20, 2148–2156. <https://doi.org/10.1890/09-2370.1>

- Peterson, A.T., 2003. Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling. *Q. Rev. Biol.* 78, 419–433. <https://doi.org/10.1086/378926>
- Peterson, A.T., 2001. Predicting Species' Geographic Distributions Based on Ecological Niche Modeling. *The Condor* 103, 599–605. <https://doi.org/10.1093/condor/103.3.599>
- Peterson, A.T., Soberón, J., Sánchez-Cordero, V., 1999. Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science* 285, 1265–1267. <https://doi.org/10.1126/science.285.5431.1265>
- Piédallu, B., Quenette, P.-Y., Mounet, C., Lescureux, N., Borelli-Massines, M., Dubarry, E., Camarra, J.-J., Gimenez, O., 2016. Spatial variation in public attitudes towards brown bears in the French Pyrenees. *Biol. Conserv.* 197, 90–97. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.02.027>
- Pocheville, A., 2015. The Ecological Niche: History and Recent Controversies, in: Heams, T., Huneman, P., Lecointre, G., Silberstein, M. (Eds.), . Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 547–586. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9014-7_26
- Pokorny, B., Flajšman, K., Jelenko, I., 2014. The importance and impacts of crows, with emphasis on hooded crow (*Corvus cornix*), in the (sub)urban environment. *Acta Silvae Ligni* 47–60.
- Pradel, R., 1996. Utilization of capture–mark–recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics* 703–709.
- Pradel, R., Sanz-Aguilar, A., 2012. Modeling Trap-Awareness and Related Phenomena in Capture-Recapture Studies. *PLOS ONE* 7, e32666. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032666>
- Préfet du Cher, 2023. Régulation des espèces susceptibles d’occasionner des dégâts - Actualités - Les services de l’État dans le Cher [WWW Document]. URL <https://www.cher.gouv.fr/Actualites/Regulation-des-especes-susceptibles-d-occasionner-des-degats> (accessed 6.12.23).
- Preininger, D., Schoas, B., Kramer, D., Boeckle, M., 2019. Waste Disposal Sites as All-You-Can Eat Buffets for Carrion Crows (*Corvus corone*). *Animals* 9, 215. <https://doi.org/10.3390/ani9050215>
- Pulliam, H.R., Danielson, B.J., 1991. Sources, Sinks, and Habitat Selection: A Landscape Perspective on Population Dynamics. *Am. Nat.* 137, S50–S66. <https://doi.org/10.1086/285139>
- Richner, H., 1989. Habitat-Specific Growth and Fitness in Carrion Crows (*Corvus corone*). *J. Anim. Ecol.* 58, 427–440. <https://doi.org/10.2307/4840>

- Ripple, W.J., Estes, J.A., Beschta, R.L., Wilmers, C.C., Ritchie, E.G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M.P., Schmitz, O.J., Smith, D.W., Wallach, A.D., Wirsing, A.J., 2014. Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science* 343, 1241484. <https://doi.org/10.1126/science.1241484>
- Rowley, I., Braithwaite, L.W., Chapman, G.S., 1973. The comparative ecology of Australian corvids. III. Breeding seasons. *CSIRO Wildl. Res.* 18, 67–90. <https://doi.org/10.1071/cwr9730067>
- Sæther, B.-E., Bakke, Ø., 2000. Avian Life History Variation and Contribution of Demographic Traits to the Population Growth Rate. *Ecology* 81, 642–653. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0642:ALHVAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0642:ALHVAC]2.0.CO;2)
- Schjelderup-Ebbe, T., 1922. Beitrage zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Z. Für Psychol.* 88, 226–252.
- Shochat, E., Lerman, S., Fernández-Juricic, E., 2010a. Birds in Urban Ecosystems: Population Dynamics, Community Structure, Biodiversity, and Conservation, in: *Urban Ecosystem Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 75–86. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr55.c4>
- Shochat, E., Lerman, S.B., Anderies, J.M., Warren, P.S., Faeth, S.H., Nilon, C.H., 2010b. Invasion, Competition, and Biodiversity Loss in Urban Ecosystems. *BioScience* 60, 199–208. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.3.6>
- Sol, D., Lapiedra, O., González-Lagos, C., 2013. Behavioural adjustments for a life in the city. *Anim. Behav.*, Including Special Section: Behavioural Plasticity and Evolution 85, 1101–1112. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.023>
- Stern, D.I., Kaufmann, R.K., 2014. Anthropogenic and natural causes of climate change. *Clim. Change* 122, 257–269. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-1007-x>
- Stubben, C., Milligan, B., Nantel, P., 2022. Package “popbio.”
- Szala, K., Dylewski, Ł., Tobolka, M., 2020. Winter habitat selection of Corvids in an urban ecosystem. *Urban Ecosyst.* 23, 483–493. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-00942-2>
- Takenaka, M., 2003. Crows Problems in Sapporo Area. *Glob. Environ. Res.-Engl. Ed.*- 7, 149–160.
- Thomé, B., 2019. Corbeaux et corneilles : nuisibles ou auxiliaires bénéfiques de la nature ? [WWW Document]. *Anim. Cross*. URL <https://www.animal-cross.org/corbeaux-et-corneilles-nuisibles-ou-auxiliaires-benefiques-de-la-nature/> (accessed 10.20.20).
- Townsend, A., Frett, B., McGarvey, A., Taff, C.C., 2018. Where do winter crows go? Characterizing partial migration of American Crows with satellite telemetry, stable

- isotopes, and molecular markers. *Auk Ornithol. Adv.* 135, 964–974.
<https://doi.org/10.1642/AUK-18-23.1>
- Treves, A., Karanth, K., 2003. Human-Carnivore Conflict and Perspectives on Carnivore Management Worldwide. *Conserv. Biol.* 17, 1491–1499.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2003.00059.x>
- Wascher, C.A.F., Szípl, G., Boeckle, M., Wilkinson, A., 2012. You sound familiar: carrion crows can differentiate between the calls of known and unknown heterospecifics. *Anim. Cogn.* 15, 1015–1019. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0508-8>
- White, G., Burnham, K., 1999. Program MARK: Survival Estimation from Populations of Marked Animals. *Bird Study* 46 Supplement, 120–138.
<https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- White, P.C.L., Ward, A.I., 2010. Interdisciplinary approaches for the management of existing and emerging human–wildlife conflicts. *Wildl. Res.* 37, 623–629.
<https://doi.org/10.1071/WR10191>
- Withey, J., Marzluff, J., 2009. Multi-scale use of lands providing anthropogenic resources by American Crows in an urbanizing landscape. *Landsc. Ecol.* 24, 281–293.
<https://doi.org/10.1007/s10980-008-9305-9>
- Withey, J., Marzluff, J., 2005. Dispersal by juvenile American Crows influences population dynamics across a gradient of urbanization. *The Auk* 122, 205–221.
<https://doi.org/10.1093/auk/122.1.205>
- Woodroffe, R., Thirgood, S., Rabinowitz, A. (Eds.), 2005. *People and Wildlife, Conflict or Co-existence?* Cambridge University Press.
- Yoda, T., 2019. Managing Urban Crow Populations in Japan. *Human–Wildlife Interact.* 13.
<https://doi.org/10.26077/7p56-2c75>
- Zarzo-Arias, A., Delgado, M.M., Palazón, S., Afonso Jordana, I., Bombieri, G., González-Bernardo, E., Ordiz, A., Bettega, C., García-González, R., Penteriani, V., 2021. Seasonality, local resources and environmental factors influence patterns of brown bear damages: implications for management. *J. Zool.* 313, 1–17.
<https://doi.org/10.1111/jzo.12839>

