

Modélisation de la viabilité de la population de Grand tétras *Tetrao urogallus* du massif des Vosges selon différents scénarios de renforcement

Rapport d'étude

Novembre 2021



©David Palmer



TIMOTHEE SCHWARTZ
AURELIEN BESNARD



Etude réalisée par :

A Rocha France
Mas Mireille, 3000 Chemin de Barbegal à l'Ilon
13280 RAPHELE-LES-ARLES
Mas.mireille@arocha.org
Siret : 44095088900038

Avec l'appui technique du Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE) (UMR 5175)
1919, Route de Mende – 34293 Montpellier cedex 5

Rapport remis en novembre 2021**Auteurs :**

Timothée SCHWARTZ : Docteur en écologie, directeur scientifique d'A Rocha France.

Aurélien Besnard : Docteur en écologie, maître de conférences de l'école pratique de hautes études.

Maitrise d'ouvrage :

Parc Naturel Régional des ballons des Vosges

Claude Michel : Chargé de mission

Remerciements : Nous tenons à remercier l'équipe du Groupe Tétrás Vosges et en particulier Alicia Charenat, Dr. François Guerold et Françoise Preiss pour leurs contributions, leurs précieux conseils et leur expertise sur l'écologie et la population de Grand Tétrás dans les Vosges. Nous remercions également chaleureusement Emmanuel Menoni ainsi que Kevin Foulché de l'Office Français pour la Biodiversité pour leurs conseils et leur expertise.

Citation recommandée :

Schwartz Timothée et Besnard Aurélien 2021. *Modélisation de la viabilité de la population de Grand tétras Tetrao urogallus du massif des Vosges selon différents scénarios de renforcement*. Rapport d'étude. A Rocha France et CEFE. 51p.

RÉSUMÉ

Le Grand tétras *Tetrao urogallus* est au bord de l'extinction dans le massif des Vosges. Alors que la population comptait encore plus de 1000 coqs au début du vingtième siècle, seulement 9 coqs adultes ont été observés en 2020 sur l'ensemble du massif. Au niveau démographique, les dernières études sur la population montrent que la survie des individus est relativement bonne, alors que le recrutement de nouveaux individus est extrêmement faible. Ce faible recrutement pourrait être lié au taux élevé de consanguinité observé, facteur auquel les galliformes de façon générale sont très sensibles. La faible taille de population au cours des dernières décennies pourrait expliquer cette baisse sensible de la diversité génétique dans la population. Suite à ce constat, le Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges a souhaité étudier la possibilité de renforcer génétiquement la population, dans l'espoir d'augmenter le succès reproducteur des femelles et *in fine* inverser la trajectoire de la population. Dans ce contexte, le Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges a souhaité comparer l'effet, sur la trajectoire de la population, de différents scénarios de renforcement avec un scénario sans renforcement, afin d'aider à la prise de décision. Pour y répondre, nous avons tout d'abord recherché les paramètres démographiques existants pour le Grand Tétrás en France et plus particulièrement dans les Vosges, et estimé la survie adulte et le taux de recrutement à partir de données de capture-recapture obtenues par séquençage génétique de fèces et de plumes. Nous avons ensuite créé un modèle de viabilité de la population spatialisé basé sur les places de chants et simulant la dynamique de la population de coqs adultes. Nous avons simulé 13 scénarios de renforcement différents, basés sur la translocation de mâles adultes issus de populations sauvages, en faisant varier le nombre d'individus relâchés, les sites de relâcher et la durée de l'opération. Nous avons testé la sensibilité de notre modèle à différentes hypothèses sur les paramètres démographiques, telles qu'une plus grande dispersion des individus relâchés, une survie plus faible des individus relâchés et un recrutement plus ou moins amélioré par le renforcement génétique. Nos modélisations montrent que, à partir des paramètres connus et toutes choses étant égales par ailleurs, l'ensemble des scénarios de renforcement permettent de diminuer drastiquement la probabilité d'extinction de la population. Parmi les hypothèses testées, celles sur l'effet génétique sur le taux de recrutement avaient le plus grand impact sur la viabilité de la population. Si nos résultats ne permettent pas de certifier que la population se maintiendra ou augmentera, ils montrent qu'une opération de renforcement de la population par translocation de mâles adultes peut dans tous les cas permettre de gagner du temps pour la sauvegarde de la population de Grand tétras du massif des Vosges. Cependant il est probable que le renforcement génétique ne soit pas suffisant à long terme si les autres paramètres démographiques ne s'améliorent pas.

TABLE DES MATIERES

Résumé.....	3
Introduction	5
Le grand téttras en France.....	5
Systématique.....	5
Eléments d'écologie	5
Population en France	5
Menaces	5
Le grand téttras dans les Vosges	6
Contexte de l'étude.....	6
Matériel et méthodes	6
Principe des modèles de viabilité.....	6
Limites et usage des modèles de viabilité des populations	7
Paramètres utilisés.....	7
Structure du modèle	9
Prise en compte de variables environnementales.....	10
Prise en compte d'autres facteurs biologiques.....	10
Test des hypothèses sur les paramètres démographiques.....	12
Choix des scénarios de relâchers	12
Principe de la modélisation pour chaque scénario	14
Contrôle de la fiabilité du modèle.....	14
Résultats.....	15
Comparaison des scénarios de relâcher.....	15
Sensibilité de la modélisation aux hypothèses sur les paramètres démographiques	18
Contrôle de la fiabilité du modèle.....	18
Discussion.....	20
Viabilité de la population de grand téttras du massif des Vosges.....	20
Efficacité d'une opération de renforcement sur la viabilité de la population de grand téttras du massif des Vosges	20
Choix d'un site et d'une méthode de relâcher pour un renforcement de population	20
Conclusion.....	22
Bibliographie	23
Annexes.....	26
Annexe 1	26
Annexe 2	39

INTRODUCTION

LE GRAND TETRAS EN FRANCE

SYSTEMATIQUE

Le Grand tétras est un galliforme de la famille des phasianidés et de la sous-famille des tétraoninés, qui ne compte que 20 espèces. Leur particularité est d'être de gros oiseaux adaptés au froid. Ils ont notamment la particularité de pouvoir digérer la cellulose et ainsi se nourrir, en hiver, de végétaux ligneux. Le Grand tétras, *Tetra urogallus*, compte 12 sous-espèces décrites, dont deux en France : *T.u.major* dans les Alpes, le Jura et les Vosges, *T.u.aquitanicus* dans les Pyrénées (Leclercq et Menoni 2018).

ELEMENTS D'ÉCOLOGIE

Le coq de Grand tétras *T.u.major* mesure environ 115 à 130 cm d'envergure et pèse en moyenne 3,5 à 4,5 kg. Les poules sont nettement plus petites (95 à 100 cm) et légères (1,5 à 2,2 kg). *T.u.aquitanicus* est légèrement plus petit en taille et plus notablement en masse (poids des mâles généralement <4kg) (Leclercq et Menoni 2018). La poule pond entre six et sept œufs dans un nid très rudimentaire à même le sol, entre avril et juin, et les incube environ quatre semaines. Les poussins, nidifuges, prennent leur indépendance à l'automne (Leclercq et Menoni 2018). Le Grand tétras est globalement sédentaire. Comme plusieurs autres tétraoninés, les mâles Grand Tétras se regroupent sur des *leks* ou arènes. Il s'agit de places de parades collectives des mâles visant à établir une hiérarchie entre eux. Seuls les individus en haut de cette hiérarchie ont ensuite accès à la reproduction avec toutes les femelles présentes autour du lek.

POPULATION EN FRANCE

Le Grand tétras est encore présent dans quatre massifs montagneux en France : les Pyrénées, les Cévennes, les Vosges et le Jura. On compterait environ 6000 individus en France en 2018, la très grosse majorité dans le massif des Pyrénées. Les populations des Cévennes et des Vosges, au bord de l'extinction, ne compteraient au mieux que quelques dizaines d'individus, et celle du Jura guère plus que 200 (Leclercq et Menoni 2018).

MENACES

La forte diminution des surfaces d'habitats favorables à l'espèce et leur morcellement (héritée d'une gestion forestière passée inadaptée à l'espèce) a très tôt été identifiée comme l'une des principales menaces pesant sur l'espèce. Celle-ci est accentuée localement par l'abrutissement excessif de populations de cervidés, en pleine expansion dans toute la France. La chasse au trophée des mâles de grands tétras a également probablement contribué au déclin des populations les plus fragiles au cours du XXème siècle. Espèce farouche, elle s'avère sensible à la hausse de la fréquentation humaine des massifs et au dérangement occasionné, qui atteignent des niveaux critiques dans les Vosges et le Jura. D'autres menaces sont la hausse de la prédation liée à la croissance des populations de sanglier ou à la divagation des chiens des promeneurs, les obstacles comme les câbles des remontées mécaniques ou les clôtures forestières (Leclercq et Menoni 2018). Espèce adaptée au froid, le réchauffement

climatique et la transformation rapide des habitats des massifs français qui en résulte sont également d'importantes menaces qui pèsent déjà aujourd'hui sur le Grand tétras en France.

LE GRAND TETRAS DANS LES VOSGES

La population de Grand tétras du massif des Vosges est en diminution constante depuis plusieurs décennies. Alors qu'un effectif de 1100 coqs étaient estimés sur le massif en 1930 (Leclercq et Menoni 2018), l'espèce occupait encore plus de 30000 hectares en 1989 et 12400 hectares en 2015 (Conseil Scientifique du PNR des Ballons des Vosges 2018). Moins de 10 mâles chanteurs ont été observés en 2020 sur l'ensemble du massif, répartis sur quatre places de chant (données GTV). L'une des causes de cette diminution, en plus de toutes celles listées plus haut, semble être la très forte consanguinité des individus, phénomène observé à travers les études génétiques menées. Cette consanguinité peut conduire à une chute du succès reproducteur chez les galliformes (Westemeier 1998; Isomursu et al. 2012; Hammerly, Morrow, et Johnson 2013; Jacob et Foletti 2020). Cette hypothèse est en accord avec le fait que la survie des grands tétras adultes des Vosges semble relativement bonne, alors que le recrutement (nombre de nouveaux adultes par an par adulte déjà présent) est extrêmement faible (voir partie *Résultats* ci-dessous), même si d'autres hypothèses contribuent probablement à expliquer ce faible recrutement.

CONTEXTE DE L'ETUDE

Suite à ce constat, le PNR des Ballons des Vosges a souhaité étudier la possibilité de renforcer la population en transloquant des individus adultes issus de populations de Grand tétras en bonne santé. Il est espéré que l'apport de nouveaux gènes dans la population puisse augmenter le succès reproducteur des femelles et *in fine* inverser la trajectoire de la population. Dans ce contexte, le Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges a souhaité comparer l'effet, sur la trajectoire de la population, de différents scénarios de renforcement avec un scénario sans renforcement, afin d'aider à la prise de décision quant à la pertinence de ce renforcement et aux options de renforcement.

MATERIEL ET METHODES

L'étude a consisté à mobiliser les paramètres démographiques disponibles sur le Grand Tétras dans les Vosges, ainsi qu'à analyser les données disponibles sur l'espèce permettant éventuellement de les estimer, afin de construire un modèle de viabilité de la population permettant de tester les différents scénarios envisagés.

PRINCIPE DES MODELES DE VIABILITE

Les analyses de viabilité de population sont des études dont le but est de connaître le risque d'extinction d'une population en simulant la trajectoire potentielle de la population au cours du temps sachant les paramètres démographiques (Boyce 1992; Maunder 2004). Il s'agit d'une approche mathématique, consistant à estimer les probabilités d'extinction d'une population d'une taille donnée dans un environnement donné, au bout d'un certain nombre d'années. Leur principe est de projeter la taille de la population au cours du temps selon différents scénarios, qui peuvent être des scénarios de gestion (typiquement dans le cadre de renforcement de populations : un nombre d'individus relâchés ou une durée, voir par exemple Schaub et al. 2009), et de prédire la viabilité relative de la population (*i.e.* probabilité d'extinction) au cours des années. Il est également possible de tenir compte des incertitudes associées aux estimations de paramètres démographiques et d'incorporer les sources

de variabilité (climat, habitat, etc.), lorsque leurs relations avec les paramètres démographiques sont connues. Ces modèles nécessitent la connaissance des paramètres démographiques de la population étudiée (survie, fécondité, dispersion). Les analyses se font au moyen de simulations répétées de très nombreuses fois, permettant une estimation annuelle de la taille de la population (moyenne et intervalle de confiance des résultats des simulations) pour chaque scénario.

LIMITES ET USAGE DES MODELES DE VIABILITE DES POPULATIONS

Il est important de noter que les effectifs prédits par de telles analyses de viabilités sont généralement peu fiables car les données sont souvent trop peu nombreuses pour estimer les paramètres démographiques. Par ailleurs les paramètres des populations menacées ne sont souvent pas constants, ce qui complique d'autant leur estimation (Coulson et al. 2001). Enfin, prédire l'évolution des effectifs d'une population sur 30 ou 40 ans implique d'avoir une connaissance fine des évolutions potentielles des conditions environnementales (évolution de l'habitat, de la fréquentation, du cortège de prédateur, des paramètres météorologiques, etc) mais aussi de pouvoir prédire finement comment les paramètres démographiques de l'espèce vont réagir à ces changements. Ceci est fondamentalement impossible car nous n'avons pas cette connaissance fine sur l'évolution des pressions à 30 ans tellement elle dépend des évolutions socio-politiques. Par ailleurs, même pour les espèces les mieux documentées et a fortiori pour des espèces dont les paramètres démographiques sont déjà mal connus au temps t , le lien entre variables de l'environnement et paramètre démographique n'est que très rarement quantifié (par exemple nous n'avons aucune idée de la forme de la relation entre probabilité de survie et fréquentation ou du succès de reproduction avec certaines covariables de l'habitat, etc). De fait, plus que pour obtenir des résultats absolus sur les effectifs ou les chances d'extinction de la population étudiée à un horizon donné, les analyses de viabilité des populations sont très utiles pour **comparer des scénarios et identifier les éléments les plus sensibles en termes de gestion** (Lacy 2019). Il s'agira notamment de considérer les prédictions comme « toutes choses étant égales par ailleurs ». L'intérêt de ce type d'analyse est donc de pouvoir **comparer différents scénarios en termes de trajectoire des effectifs, et de probabilité d'extinction de la population et cela de manière relative**, sans donner trop de crédit aux tailles de populations et aux probabilités prédites.

PARAMETRES UTILISES

Nous nous sommes appuyés sur les connaissances existantes sur les paramètres démographiques du Grand tétras en France, et plus particulièrement dans le massif des Vosges. A partir des données compilées par Leclercq et Menoni (2018) et trouvées dans la littérature, nous avons pu obtenir les données suivantes :

Aucune donnée de productivité n'était disponible pour le Grand tétras dans les Vosges. La taille de ponte dans le Jura semble cependant identique à celle estimée pour l'espèce au niveau mondial (6 à 10 œufs par ponte), avec 7,5 œufs par ponte (Sachot, Perrin, et Neet 2006). Duriez et Menoni (2008) avancent un chiffre de 7,5 œufs par ponte en France. Le taux de poules suitées à la fin de l'été serait d'environ 25 à 30% (Sachot 2002; Sachot, Perrin, et Neet 2006; Duriez et Menoni 2008). Le nombre de jeunes par poule (nombre de jeunes par compagnie en été sur le nombre total de poules y compris celles sans jeunes, obtenu lors des comptages au chien) est estimé à 0,62 dans le Jura alors qu'il est de 1,01 dans les Pyrénées (Bal et al. 2021), de 1,8 en Russie et 2,8 en Finlande (Leclercq et Menoni 2018). Le taux de survie des jeunes au cours de leur première année de vie est estimé entre 0,1 et 0,3 (Leclercq

1987; Sachot, Perrin, et Neet 2006; Leclercq et Menoni 2018). Sur cette base, on peut prédire un recrutement moyen (nombre de nouveaux individus entrant dans la population par individu adulte présent l'année précédente) de :

$$7.5 (\text{œufs}) \times 0.3 (\text{succès par poule}) \times 0.2 (\text{survie des jeunes}) / 2 = 0.23$$

Moss (2000) a trouvé des valeurs de survie juvéniles proches de 0,5 en Ecosse du 1^{er} septembre au 1^{er} juin, alors que dans les pyrénées des taux de survie de 0,46 ont été trouvés du 1^{er} septembre au 1^{er} décembre, puis de 0,90 du 1^{er} janvier au 1^{er} janvier de l'année suivante (Leclercq et Menoni 2018). On peut estimer un taux de recrutement à partir du nombre de jeunes par poule égal à :

$$\text{Jura} : 0.62 \times 0.5 / 2 = 0.155$$

$$\text{Pyrénées} : 1,01 \times 0.5 / 2 = 0.25$$

$$\text{Russie} : 1,8 \times 0.5 / 2 = 0.45$$

$$\text{Finlande} : 2.8 \times 0.5 / 2 = 0.7$$

Ces calculs sont très dépendants des estimations de survie juvénile qui varient certainement fortement d'une population à l'autre. Il est probable que la survie calculée par Moss et al. (2000) soit assez optimiste. A partir de méthodes de capture-recapture génétiques, le recrutement est estimé à seulement 0,12 en Suisse (Augustine et al. 2020). Ce chiffre très bas est cependant proche de l'estimation faite ci-dessus pour le Jura, population la plus proche géographiquement de la Suisse sur les quatre ci-dessus.

Le sexe ratio semble globalement équilibré chez les jeunes et dans la population adulte de Grand tétras. En France cependant (Pyrénées et Haut Jura), il semble légèrement déséquilibré en faveur des femelles, ce qui pourrait être typique des populations en régression (Leclercq et Menoni 2018). Aucune donnée n'est disponible sur ce sex-ratio dans les Vosges à notre connaissance.

La survie adulte est généralement bonne, et se situe entre 0.7 et 0.9 selon les pays et les études. Une étude suisse récente estime la probabilité de survie adulte interannuelle à 0,76 pour les mâles et 0,71 pour les femelles (Augustine et al. 2020).

La dispersion des jeunes semble importante mais celle des adultes est réputée faible. Pourtant, les études génétiques récentes dans les Vosges montrent une dispersion plus importante qu'attendue chez les adultes, avec des déplacements pouvant atteindre les 30 km (Cayuela et al. 2019; 2021).

Dans les Vosges, la seule étude démographique réalisée à ce jour se base sur le relevé de fèces et de plumes réalisés entre 2010 et 2015. Elle a été très récemment valorisée à travers deux articles publiés dans des journaux scientifiques, par Cayuela et al. (2019; 2021). Ces deux articles permettent d'obtenir de précieuses estimations de paramètres démographiques pour la population des Vosges :

- Probabilité de survie adulte pour les mâles (0.75) et les femelles adultes (0.79) (Cayuela et al. 2021). A noter qu'il s'agit d'une survie apparente, qui inclut une partie d'émigration des individus en dehors de la population ou vers des places de chant inconnues.
- Taux de dispersion entre places de chant / sous-population : de 0,14 à 0,25 (fonction de la taille de la sous population (Cayuela et al. 2021) et de la distance entre les places de chant (Cayuela et al. 2019)). A noter qu'il s'agit d'une émigration connue, les émigrations en dehors des places de chant connues sont intégrées dans l'estimation de survie.

- Taux de recrutement annuel compris entre 0.11 et 0.19 (Cayuela et al. 2021)

Nous n'avons pas eu accès à ces publications au moment du lancement de notre étude mais nous avons eu accès aux mêmes données que celles étudiées par Cayuela et al. (2019, 2021). Nous avons donc choisi d'analyser nous-même ces données génétiques issues des prélèvements (plumes et fèces) effectués sur le terrain entre 2010 et 2015 (cf. Annexe 1). Ce travail nous permis d'estimer les paramètres démographiques suivants (intervalle de confiance à 95% entre crochets), directement utilisables pour notre modèle de viabilité :

- Probabilité de survie adulte moyenne (mâles et femelles confondus) : 0,78 [0,71;0,83] (2010-2015)
- Recrutement adulte moyen (mâles et femelles) : 0,16 [0,12;0,23] (2010-2015) (recrutement des mâles seuls légèrement plus élevé : 0,19 [0,13;0,27])
- Taille de la population en 2015 : 72 individus [60;84]

On note que nos estimations sont globalement cohérentes avec celles de Cayuela et al. (2019, 2021) malgré l'utilisation de modèles d'analyses de données légèrement différents.

STRUCTURE DU MODELE

A partir des paramètres démographiques estimés, nous avons construit un modèle démographique simple par place de chant en *pre-breeding* (on regarde la composition de la population juste au début de la reproduction) et pour les coqs uniquement (Figure 1). Chaque année, sur chaque place de chant, les coqs adultes survivent avec le taux Sa et Rj jeunes coqs sont recrutés dans la population par coq adulte déjà présent et deviennent adultes. De plus, Ma nouveaux coqs adultes immigrent dans la population présente sur la place de chant depuis d'autres places de chants connues, et Da coqs adultes dispersent vers d'autres places de chant connues. La dispersion et l'immigration des jeunes coqs sont donc comprises dans le taux de recrutement.

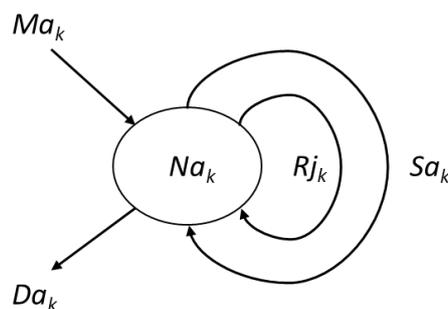


Figure 1 : Modèle démographique en *pre-breeding* par place de chant pour les coqs de Grand tétras dans les Vosges. Na_k : nombre de coqs de Grands tétras adultes sur la place de chant k . Rj_k : taux de recrutement de nouveaux coqs sur la place de chant k l'année suivante. Sa_k : probabilité de survie des coqs adultes de la place de chant k d'une année sur l'autre. Ma_k : immigration de coqs adultes sur la place de chant k d'une année sur l'autre. Da_k : dispersion des coqs adultes depuis la place de chant k d'une année sur l'autre.

Justification du choix d'un modèle basé sur les coqs uniquement :

Le choix s'est porté sur les mâles et non sur les femelles tout d'abord parce que le nombre de coqs chanteurs est la seule mesure d'abondance disponible pour la population des Vosges sur la période 2010-2020, ce qui permet de contrôler la fiabilité des modélisations a posteriori. De plus, le groupe d'expert du projet (comité de pilotage) a convenu au début du projet que les mâles adultes constitueraient les individus ciblés prioritairement pour une opération de renforcement, car ils sont immédiatement disponibles pour la reproduction lors des captures printanières et ont une bonne chance de pouvoir apporter leurs gènes à la population dans le cadre d'un relâcher printanier sur une place de chant active, et ce en s'accouplant potentiellement avec plusieurs femelles, et en seulement quelques jours. Au contraire, le relâcher de femelles aurait des résultats moins immédiats puisqu'il faut déjà qu'elles puissent se reproduire après leur relâcher, puis qu'elles survivent à toute la saison de reproduction et puissent mener des jeunes à l'envol avec succès dans un environnement inconnu. Il apparaît donc que la contribution génétique d'une femelle transloquée au sein de la population serait ainsi beaucoup moins rapide que celle d'un mâle.

PRISE EN COMPTE DE VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

Cayuela et al. (2019, 2021) ont montré que la probabilité de dispersion des mâles de Grands tétras des Vosges vers une nouvelle place de chant était corrélée à la distance entre les places de chants. Pour tenir compte de ce résultat, et spatialiser notre modèle, nous avons calculé la distance euclidienne entre les places de chants à partir de la localisation précise de chacune d'entre elles (historique ou active).

Nous n'avons pas intégré d'autres facteurs environnementaux tels que la qualité des habitats, le niveau de fréquentation, la pression cynégétique ou la présence d'obstacles potentiellement responsables de collisions (câbles, clôtures) car nous ne disposons pas de données actualisées ou alors seulement de données parcellaires (par exemple pour les obstacles). De plus, nous n'avons trouvé aucune corrélation entre la survie des Grands tétras et les données habitats les plus récentes disponibles (données binaires de qualité d'habitat pour le grand tétra du type « bon/mauvais », années 2010-2011) (Annexe 1). Par ailleurs, nous n'avons aucune information quantifiée sur l'effet potentiel de ces variables environnementales sur les paramètres démographiques utilisés dans le modèle, ce qui en aurait rendu toute intégration dans le modèle d'autant plus hasardeuse. Ceci ne compromet pas l'utilisation des résultats des analyses de viabilité via la comparaison de différents scénarios de gestion (voir partie ci-dessus sur les limites à l'utilisation des analyses de viabilité).

PRISE EN COMPTE D'AUTRES FACTEURS BIOLOGIQUES

Le projet de renforcement de population pour lequel cette étude a été sollicitée étant un projet de renforcement génétique, nous avons souhaité modéliser l'effet de l'apport de nouveaux gènes sur le recrutement de nouveaux mâles dans la population. En effet, d'après la littérature scientifique sur les galliformes, il est attendu que l'apport de nouveaux gènes dans la population augmente la taille des couvées et la survie des juvéniles descendant des nouveaux coqs introduits (Westemeier 1998; Isomursu et al. 2012; Hammerly, Morrow, et Johnson 2013; Jacob et Foletti 2020). Il permettrait donc une amélioration du recrutement des jeunes de ces coqs relâchés, puisque ce recrutement intègre le

produit de la taille de ponte et de la survie des jeunes. A noter que l'effet génétique sur le recrutement est potentiellement fort. Par exemple, une simple baisse de 10% de la taille de ponte et de la survie juvénile fait baisser le recrutement de près de 20% ($0.9 \times 0.9 = 0.81$, soit -19%). A l'inverse, une hausse de 10% de chacun de ces paramètres va augmenter le recrutement de plus de 20% ($1.1 \times 1.1 = 1.21$, soit +21%). Une hausse de 20% de la valeur des paramètres va augmenter le recrutement de 44% et une hausse de 30% va augmenter le recrutement de près 70% et ainsi de suite. Chez des tétraoninés, Westemeier (1998) montre que le taux d'éclosion des œufs a augmenté de plus de 20% après renforcement génétique de la population et Hammerly et al. (2013) ont montré que la survie juvénile était fortement corrélée au niveau de consanguinité des parents. Ces deux constats suggèrent qu'un renforcement génétique pourrait potentiellement aller jusqu'à doubler le taux de recrutement pour les individus amenant de nouveaux gènes et leurs descendants, se rapprochant ainsi de taux de recrutement de populations en meilleure santé comme dans les Pyrénées ou en Russie (cf. *Paramètres utilisés*).

A contrario, de nombreuses études montrent que les individus relâchés ont une survie individuelle plus faible que les individus locaux, puisqu'ils ne connaissent pas l'environnement dans lequel ils sont relâchés (Siano et al. 2006; Merta et al. 2013; Unger et Klaus 2013). Ils auraient également une probabilité de dispersion plus grande que les individus locaux (Merta et al. 2013). Cependant, cette survie semble meilleure pour les individus transloqués que pour les individus élevés en captivité (jusqu'à 10 fois d'après Unger et Klaus (2013)) (Schroth 1991; Bergmann, Seiler, et Klaus 2000; Siano et al. 2006; Unger et Klaus 2013).

The release of wild-caught birds seems to be one of the most effective methods of restoring wild populations. In Kazakhstan, about 60 wild Capercaillies were released in an isolated forest area and 20 years later, the population was estimated at 700 birds (Romanov 1988). Between 1999 and 2003, 145 wild Capercaillies captured in Russia, were translocated to Thuringia. The mean survival time of 33 radio-marked birds was 286 days, the median was 100 days (Unger & Klaus 013), more than ten times longer than Capercaillies reared in captivity (mean survival duration: 25 days, median: 17 days) and released in the same habitats in Thuringia (Schwimmer & Klaus 2000).

Dans le modèle, nous avons donc différencié :

- Les mâles « locaux » (et leurs descendants) avec une bonne survie, une faible dispersion et un faible recrutement
- Les mâles relâchés, avec une faible survie, une forte dispersion et un fort recrutement
- Les mâles descendants des mâles relâchés, avec une bonne survie, une faible dispersion et un fort recrutement

Faute de résultats chiffrés disponibles et transposables pour la population de Grand tétras des Vosges, nous avons estimé arbitrairement que la survie des mâles relâchés était réduite de 50% par rapport aux mâles locaux, que leur probabilité de dispersion était doublée ainsi que leur taux de recrutement. Nous avons testé l'effet de ces différentes hypothèses sur les modélisations (voir ci-dessous).

Nous avons intégré la stochasticité démographique (variation interannuelle des paramètres démographiques autour de leur valeur moyenne de la réalisation des tirages aléatoires pour chaque individu, voir ci-dessous) dans le modèle pour chaque paramètre, du fait de son importance dans la probabilité d'extinction des populations de petite taille (Lande 1993). Pour chaque simulation et

chaque pas de temps interannuel, nous avons procédé au tirage aléatoire de la valeur de chacun des paramètres dans une loi de distribution adéquate (loi de Poisson pour la fécondité, loi binomiale pour la survie et la dispersion) ayant pour espérance la valeur moyenne connue du paramètre (voir ci-dessus).

Nous n'avons pas tenu compte de l'effet de la taille de la sous population sur la probabilité de dispersion car toutes les sous populations encore actives dans les Vosges ont une taille extrêmement réduite (voir ci-dessous).

TEST DES HYPOTHESES SUR LES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES

Nous avons testé différentes hypothèses :

- **Un effet coût du relâcher**, avec une survie des individus relâchés moins bonne que pour les locaux, une dispersion plus grande et une probabilité plus faible de se reproduire
- **Un effet génétique**, avec un meilleur recrutement des descendants des individus relâchés par rapport aux locaux
- **Un effet stimulation**, c'est à dire que les mâles locaux présents sur les places de chants où des mâles étrangers sont présents (relâchés ou leurs descendants) ont un meilleur taux de recrutement, du fait de la stimulation engendrée par la présence du mâle étranger (cette hypothèse inclut également des accouplements possibles des femelles avec des mâles locaux et des mâles relâchés).

A partir de ces hypothèses, nous avons construit quatre types de modèles :

- Un modèle dit « **optimiste** » avec effet génétique sans coût du relâcher ; il s'agit du modèle de base comparé aux trois modèles suivants qui en diffèrent chacun par un seul paramètre démographique
- Un modèle « **coût du relâcher** » avec une survie des individus relâchés divisée par 2
- Un modèle « **dispersion** » avec une dispersion des individus relâchés deux fois plus grande que pour les individus locaux
- Un modèle « **sans génétique** » avec aucun effet génétique sur le recrutement par l'apport de nouveaux individus, et donc également une absence d'amélioration du recrutement pour les descendants des individus relâchés

Nous avons utilisé ces modèles afin de hiérarchiser l'importance des hypothèses testées sur la trajectoire de la population de Grand tétras.

CHOIX DES SCENARIOS DE RELACHERS

Nous nous sommes basés sur des simulations d'une **durée de trente ans**, durée qui nous semblait pertinente en termes de gestion des populations.

Pour initier nos modèles, nous nous sommes basés sur les **effectifs observés en 2020** sur le massif des Vosges (derniers effectifs consolidés disponibles au moment de la construction des modèles). Ces effectifs très faibles faisaient état de seulement **9 coqs chanteurs observés sur 5 places de chants** (sources : Groupe Tétràs Vosges), réparties dans **deux secteurs** du Sud du massif des Vosges (Figure

2). Nous avons nommé ces deux secteurs les secteurs « Ouest » et « Centre » pour les distinguer dans les scénarios (voir ci-dessous).

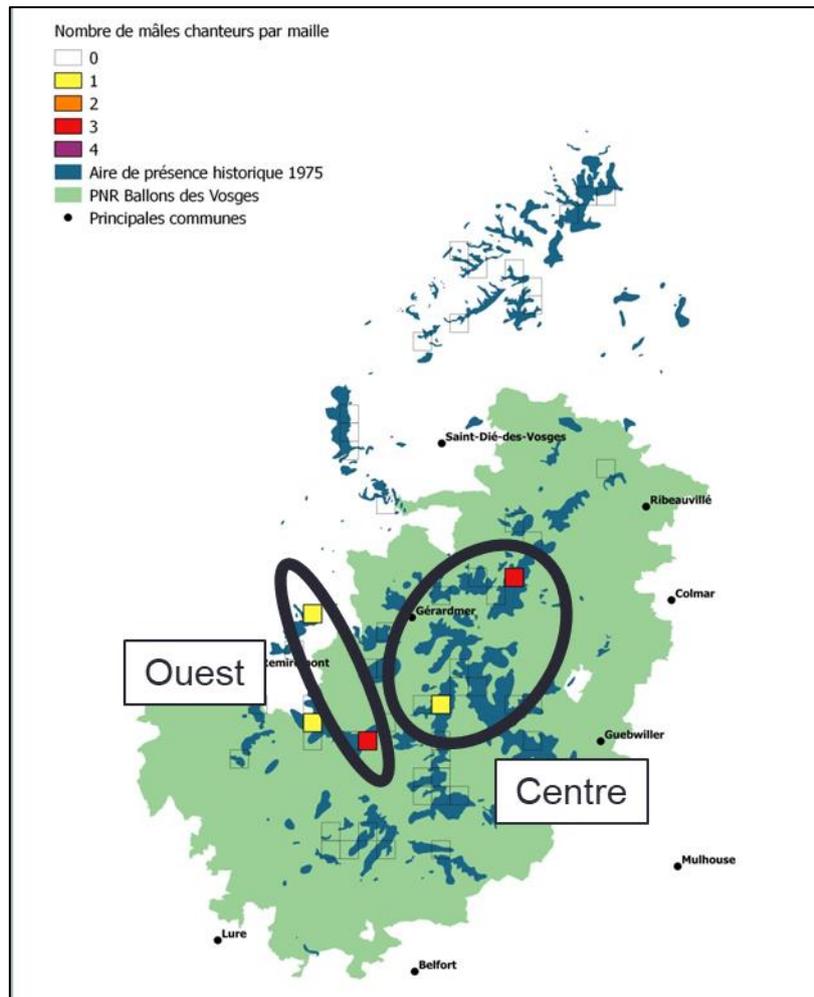


Figure 2 : Nombre de mâles chanteurs détectés sur les places de chants actives en 2020 et localisation des deux secteurs principaux « Ouest » et « Centre » (sources : GTV)

Nous avons construit différents scénarios de relâchers de mâles adultes sur les quatre places de chants principales encore actives en 2020 :

- Nous avons simulé le relâcher de deux, trois ou cinq coqs, sur deux places de chant pendant cinq ans (trois modalités)
- Nous avons simulé le relâcher sur deux combinaisons de places (Secteur Centre ou Ouest) (Figure 1) (deux modalités)
- Nous avons simulé le fait de continuer le lâcher de deux coqs tous les deux ans pendant 10 ans après les cinq premières années sur les deux places (deux modalités : avec ou sans poursuite des lâchers)

Au total, il s'agit donc de 12 scénarios possibles plus celui sans relâcher, ce qui fait donc un total de 13 scénarios de relâchers (Tableau 1).

Tableau 1 : Description des 13 scénarios de relâchers considérés dans notre étude. N mâles/places/an : nombre de coqs relâchés par place de chant et par an pendant 5 ans. Poursuite relâchers : relâchers de 2 coqs par place tous les deux ans pendant 10 ans

Scénario	Secteur	N mâles / places / an	Poursuite relâchers
1	NA	NA	NA
2	Centre	2	Non
3	Ouest	2	Non
4	Centre	3	Non
5	Ouest	3	Non
6	Centre	5	Non
7	Ouest	5	Non
8	Centre	2	Oui
9	Ouest	2	Oui
10	Centre	3	Oui
11	Ouest	3	Oui
12	Centre	5	Oui
13	Ouest	5	Oui

PRINCIPE DE LA MODELISATION POUR CHAQUE SCENARIO

Pour chacun des scénarios et avec chacun des modèles testés, la modélisation a consisté, pour l'ensemble des individus vivants (local, relâché ou descendant de relâché), à réaliser un nombre déterminé de simulations (1000) de la réalisation de la survie, de la dispersion et du recrutement, sur le pas de temps choisi, en effectuant des tirages aléatoires dans des distributions de moyennes précisées ci-dessus (tirage dans une distribution de Poisson pour la fécondité, dans une binomiale pour la survie ou la dispersion par exemple). Pour chaque simulation, il est alors possible de savoir combien de mâles de chaque type est présent sur chaque place de chant chaque année. Si la population s'éteint (effectif total égal à 0) on détermine l'année d'extinction de la population. Pour chaque scénario, pour chaque année sur le pas de temps choisi, on calcule ensuite sur l'ensemble des simulations :

- L'effectif moyen et son intervalle de confiance à 95%
- La proportion de simulations avec extinction de la population (correspond à une mesure de la probabilité d'extinction de la population)

Il est alors possible de représenter graphiquement la trajectoire de la population pour chaque scénario et pour chacun des quatre modèles, à la fois en termes de taille de population que de probabilité d'extinction.

Le modèle a été codé et les simulations effectuées avec le logiciel R version 3.4.3 (R Core Team 2017). Il est disponible dans l'annexe 2.

CONTROLE DE LA FIABILITE DU MODELE

Un contrôle *a posteriori* de la crédibilité du modèle a été mené en simulant la trajectoire de la population de 2010 à 2020, à partir des estimations du nombre de coqs chanteurs par place de chant en 2010 (source : GTV). Il s'agit d'une analyse rétrospective qui permet de vérifier que le modèle tel qu'il est construit prédit bien la trajectoire observée ces dernières années sur le terrain.

RESULTATS

Dans toutes les figures qui suivent, le scénario sans relâcher est figuré en noir.

COMPARAISON DES SCENARIOS DE RELACHER

En considérant les modèles « optimiste » et « dispersion », tous les scénarios de relâchers permettent de faire diminuer drastiquement la probabilité d'extinction (figure 3).

Par contre, les modèles « coût relâcher » et « sans génétique » montrent une hausse sensible de la probabilité d'extinction de la population après 15 ans pour un certain nombre de scénarios de relâchers. Cependant cette hausse reste contenue par rapport au scénario sans renforcement et ne dépasse pas 30% au bout de 30 ans (figure 3). Logiquement les scénarios ayant les probabilités d'extinction les plus basses sont ceux avec le plus grand nombre d'individus relâchés pendant la durée la plus longue.

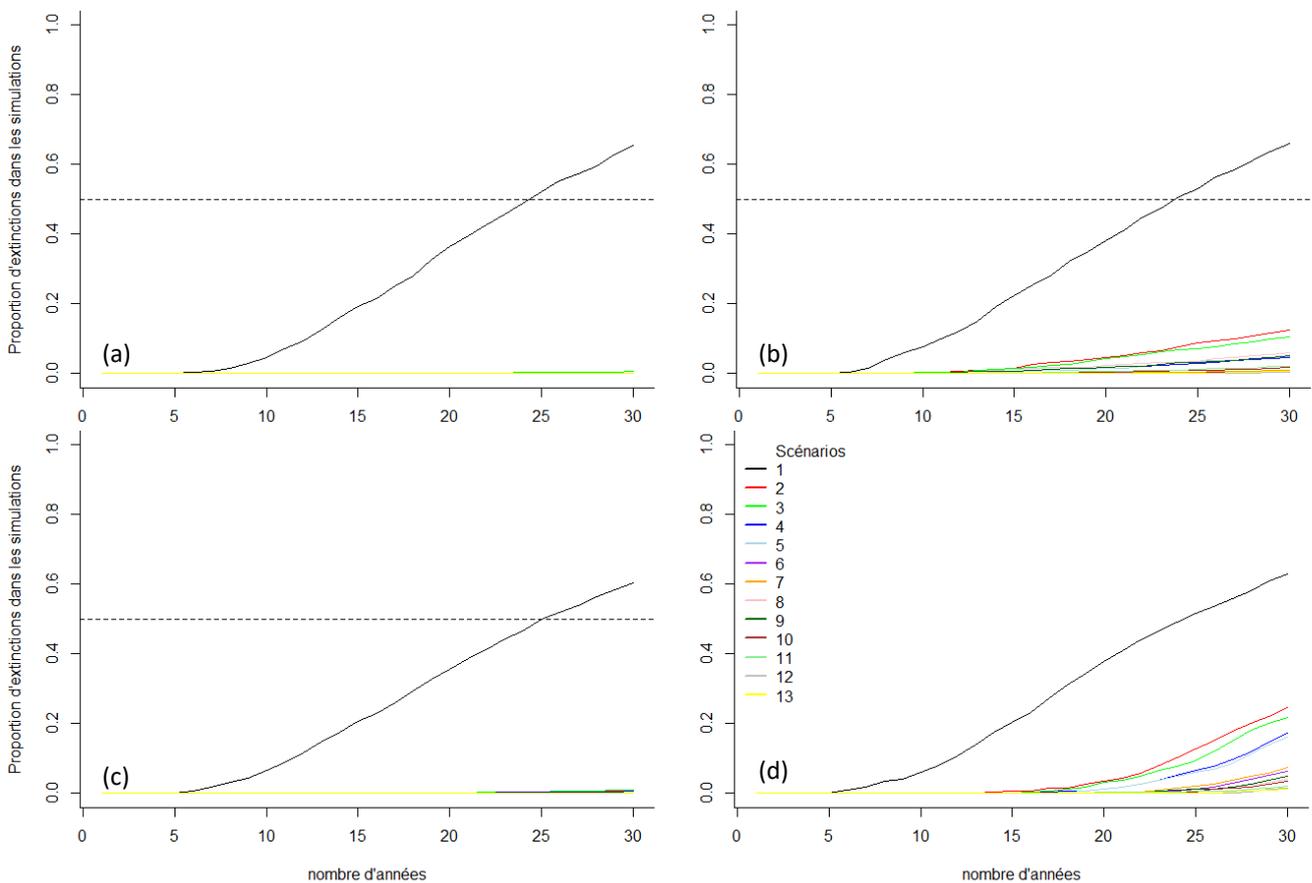


Figure 3 : comparaison de l'effet de différents scénarios de relâchers de mâles adultes sur la probabilité d'extinction de la population de Grand tétaras du massif des Vosges, selon différentes hypothèses sur les valeurs des paramètres démographiques de la population : (a) modèle « optimiste » ; (b) modèle « coût du relâcher » ; (c) modèle « dispersion » ; (d) modèle « sans génétique ».

Les résultats des simulations en termes d'effectifs projetés sont similaires à ceux sur la probabilité d'extinction (Figure 4). Il apparaît que l'effet génétique est le plus fort (sans effet génétique, et même avec un effet génétique de 50%, les effectifs diminuent). Le second effet le plus fort est celui de la survie (coût du relâcher) puis de la dispersion (Figure 3). Lorsqu'on compare les deux hypothèses concernant le secteur de relâcher (secteur « Ouest » ou « Centre »), on n'observe pas de différence sur les effectifs projetés à long terme (Tableau 2).

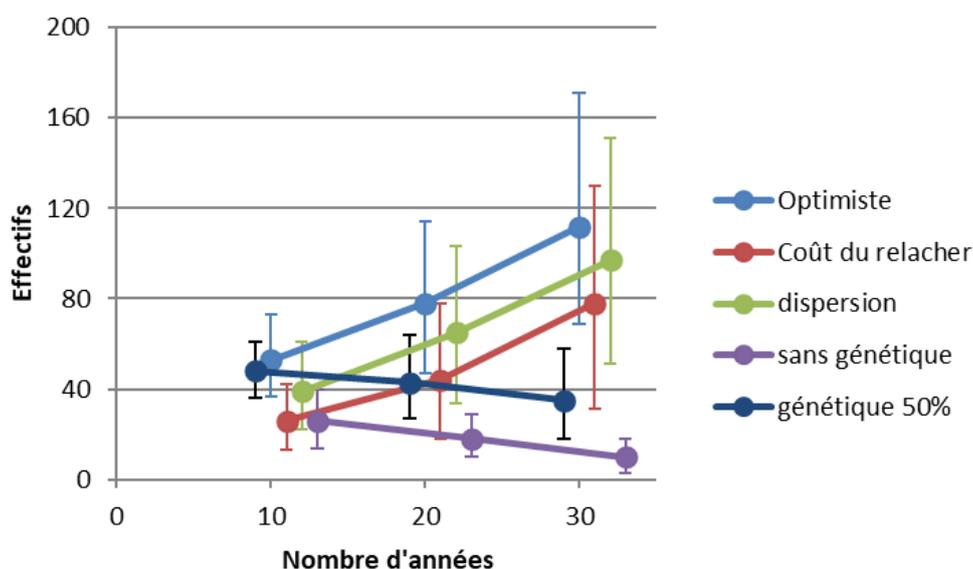


Figure 4 : Effectifs totaux à 10, 20 ou 30 ans (nombre de mâles adultes) en fonction de différentes hypothèses sur les paramètres démographiques de la population. Scénario de relâcher simulé : 5x2 coqs pendant 5 ans puis 2x2 tous les 2 ans pendant 10ans. **NB : les effectifs affichés ne visent qu'à comparer les scénarios entre eux, toutes choses égales par ailleurs, et n'ont pas de valeur prédictive.**

Tableau 2 : Estimations du nombre de coqs adultes de Grand tétaras sur le massif des Vosges au bout de 10, 20 et 30 ans en fonction du secteur de relâcher, du nombre de mâles relâchés, et de la poursuite des relâchers après 10 ans ou non. Scénario démographique simulé : modèle « optimiste » avec un effet génétique à +50%. **NB : les effectifs affichés ne visent qu'à comparer les scénarios entre eux, toutes choses égales par ailleurs, et n'ont pas de valeur prédictive.**

Secteur	N mâles /place/an	Poursuite relâchers	Effectifs à		
			10 ans	20 ans	30 ans
NA	NA	NA	4 [1;10]	2 [0;7]	0 [0;5]
Centre	2	Non	20 [11;30]	14.5 [5;28]	13 [2;31]
Centre	5	Non	38 [27;52]	29 [16;47]	26 [12;46]
Ouest	2	Non	20 [12;31]	15 [6;31]	13 [2;31]
Ouest	5	Non	40 [28;54]	31 [16;51]	28 [12;47]
Centre	2	Oui	26 [17;37]	27 [14;42]	23 [9;41]
Centre	5	Oui	46 [34;59]	41 [25;58]	34 [17;54]
Ouest	2	Oui	27 [18;38]	29 [16;45]	25 [10;44]
Ouest	5	Oui	48 [36;61]	43 [27;64]	35 [18;58]

En observant l'évolution des effectifs projetés sur 30 ans, notre modélisation indique une possible tendance à la baisse sur le long terme suite à l'arrêt des renforcements, et ce pour tous les scénarios, si l'effet génétique est 50% plus bas que celui du modèle optimiste (Figure 5). **A noter que, comme explicité en introduction de ce rapport, les valeurs des effectifs et des probabilités d'extinction présentées ici ne sont données qu'à titre de comparaison entre modèles. Il serait hasardeux de considérer les valeurs absolues de ces paramètres comme des attendus dans les années à venir.**

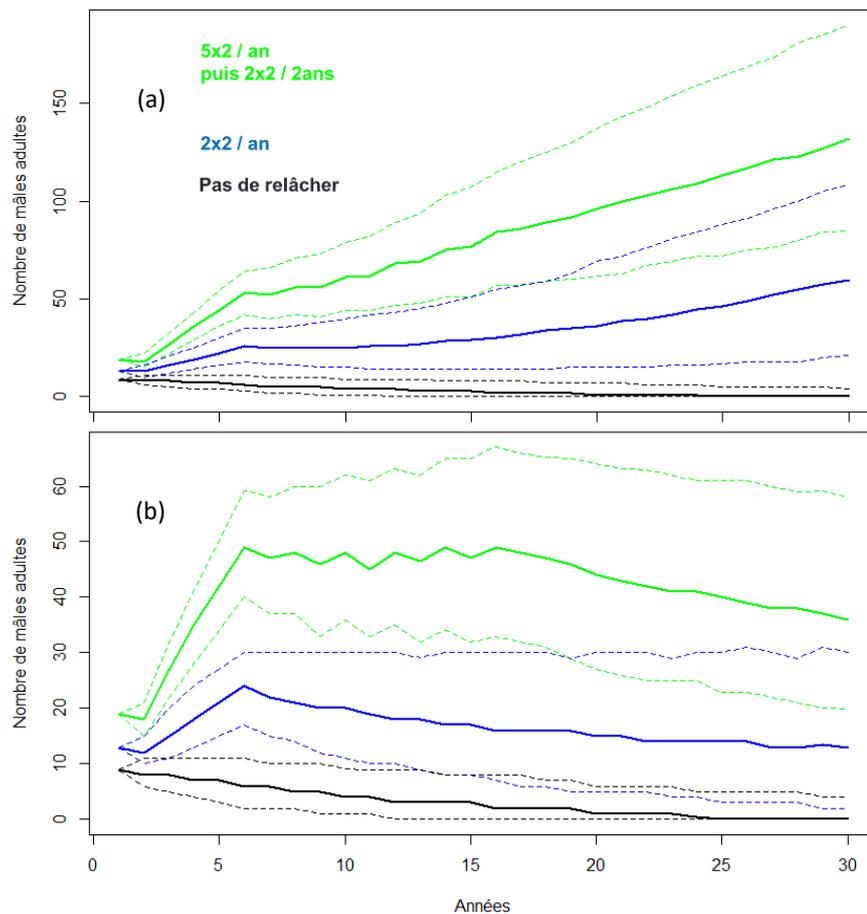


Figure 5 : Projection de l'évolution des effectifs de Grand tétras sur le massif des Vosges selon différents scénarios de renforcement. L'estimation moyenne est figurée en traits pleins. Les pointillés correspondent à l'intervalle de confiance à 95% autour des estimations. Scénarios démographiques simulés : (a) modèle « optimiste » ; (b) modèle avec un effet génétique à +50%. **NB : les effectifs affichés ne visent qu'à comparer les scénarios entre eux, toutes choses égales par ailleurs, et n'ont pas de valeur prédictive.**

SENSIBILITE DE LA MODELISATION AUX HYPOTHESES SUR LES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES

En comparant l'effet des différentes hypothèses démographiques entre elles, sur la viabilité de la population, il apparaît que l'effet génétique est le plus fort : sans l'effet génétique escompté du renforcement de population (modèle « sans génétique »), la probabilité d'extinction augmente plus que dans les autres cas (Figure 3). Ainsi, même un effet génétique réduit a des conséquences importantes sur la viabilité de la population. En effet, en réduisant l'effet génétique de moitié par rapport au modèle « optimiste » (+50% au lieu de +100%), la probabilité d'extinction est toujours très fortement réduite au bout de 30 ans (Figure 6).

La seconde hypothèse la plus forte est celle portant sur la survie des coqs relâchés (modèle « coût du relâcher ») puis celle de la dispersion (modèle « dispersion »). Cette dernière hypothèse n'a d'ailleurs peu, voire pas, d'effet sur la viabilité de la population (Figure 3).

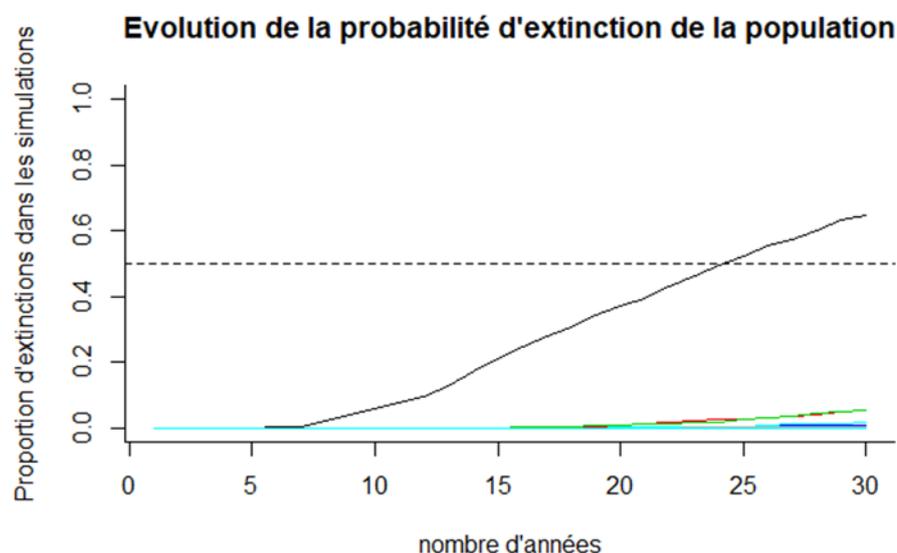


Figure 6 : probabilité d'extinction de la population de Grand tétaras en fonction du temps selon différents scénarios de relâchers en diminuant l'effet génétique du modèle « optimiste » de 50%.

CONTROLE DE LA FIABILITE DU MODELE

A partir de l'estimation du nombre de coqs par place de chant obtenu en 2010 sur le terrain, le modèle prévoit un effectif de 15 mâles [8;24] en 2020 (Figure 7). L'estimation 2020 est de neuf mâles chanteurs, soit légèrement plus basse que ce que prévoit le modèle mais elle reste située dans l'intervalle de confiance à 95% de la prédiction du modèle. On peut donc conclure que les prédictions du modèle sont réalistes, voire légèrement optimistes. Une des raisons pouvant expliquer l'estimation supérieure du modèle par rapport aux effectifs estimés en 2020 pourrait être une baisse de la valeur des paramètres démographiques ces dernières années, car ceux utilisés dans le modèle ont été calculés pour la période 2010-2015 (cf. Annexe 1).

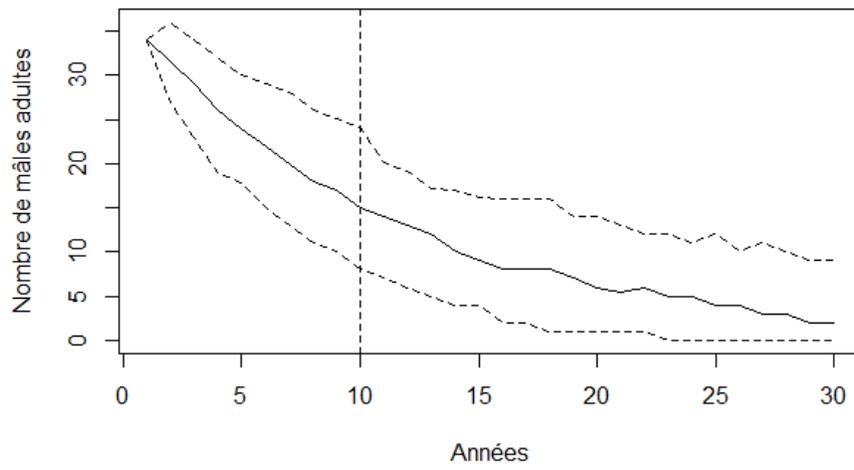


Figure 7 : Simulation de l'évolution du nombre de coqs chanteurs de Grand tétaras sur le massif des Vosges à partir des estimations par place de chant de 2010 prédit par le modèle de viabilité (scénario sans renforcement).

DISCUSSION

VIABILITE DE LA POPULATION DE GRAND TETRAS DU MASSIF DES VOSGES

Notre modèle de viabilité montre que, toutes choses étant égales par ailleurs, la probabilité d'extinction de la population est forte à brève échéance. Les comptages de 2021 indiquent d'ailleurs un nombre de mâles chanteurs encore plus bas que 2020 (sources : GTV), ce qui pourrait refléter une accélération du rythme de décroissance de la population. Cette rapide décline pourrait indiquer que les paramètres démographiques actuels de la population sont encore plus mauvais que ceux estimés pour la période 2010-2015.

EFFICACITE D'UNE OPERATION DE RENFORCEMENT SUR LA VIABILITE DE LA POPULATION DE GRAND TETRAS DU MASSIF DES VOSGES

Quel que soit le scénario de relâcher envisagé, nos modélisations montrent qu'un renforcement de la population aurait un effet positif important pour diminuer la probabilité d'extinction de la population (Figure 3). Sans surprise, plus le nombre d'individus relâchés est grand, plus l'effet sur la taille de la population est important. L'effectif relâché semble en revanche avoir peu d'impact sur la probabilité d'extinction qui est fortement réduite dans tous les cas, si l'effet génétique se vérifie.

Cet effet positif du renforcement serait d'autant plus fort que l'effet génétique sur le taux de recrutement par individu est fort. Ainsi, si les individus relâchés et leurs descendants potentiels ont un recrutement individuel deux fois supérieur au taux moyen calculé pour 2010-2015, la trajectoire de la population serait positive, toutes choses égales par ailleurs. Il est impossible à ce stade de savoir quel serait l'effet génétique réel d'une telle opération de renforcement sur le recrutement par individu. Un taux de recrutement augmenté de 50% par rapport au taux calculé pour 2010-2015 semble néanmoins assez conservateur au regard de la littérature sur les galliformes. Dans ce contexte d'un effet génétique réduit, notre modélisation montre que la population pourrait stagner voire baisser à moyen ou long terme (toujours toutes choses étant égales par ailleurs). Ce résultat souligne qu'il est sans doute nécessaire de continuer à agir sur d'autres leviers afin d'améliorer les paramètres démographiques de la population sur le long terme, en plus du renforcement en lui-même. Il s'agira par exemple d'agir sur la qualité de l'habitat, sur la connectivité entre sous populations ou sur la réduction dérangement ou de la prédation.

CHOIX D'UN SITE ET D'UNE METHODE DE RELACHER POUR UN RENFORCEMENT DE POPULATION

Nos simulations se sont basées sur les places actives en 2020. Notre modélisation spatialisée ne nous a pas permis de constater de différence d'efficacité du renforcement en fonction du secteur de relâcher : l'effet attendu sur la viabilité de la population et sur les effectifs est identique quel que soit le secteur envisagé. Ce résultat permet de souligner la nécessité d'identifier d'autres critères pour choisir les sites de relâcher, tels que les potentialités et opportunités techniques, financières et humaines, ainsi que la qualité des sites en termes de gestion, d'habitat et de protection. Cependant, seulement 3 places étaient encore actives en 2021. Même si la détection des Grands tétras est imparfaite et que certains individus puissent subsister sur les places notées comme inoccupées en 2021, nous pensons qu'il est important que toute opération de relâcher se fasse sur un site où des individus sont encore présents avec certitude, idéalement mâles et femelles mais a minima une ou

plusieurs femelles. En effet, cette opération se base sur le relâcher de coqs adultes pour in fine augmenter le recrutement local des oiseaux, ce qui nécessite la présence de poules sur le site de relâcher.

À la vue de la situation critique de la population des Vosges, d'autres opérations de renforcement complémentaires pourraient être menées, telles que le relâcher de poules ou la mise en place d'un dispositif de type « born to be free » (Merta et al. 2015). Ces alternatives n'ont pas été couvertes par la présente étude et leur efficacité potentielle sur la dynamique de la population n'a pas été évaluée. Il est néanmoins plausible que ces opérations, menées en complément du relâcher de coqs, contribuent à renforcer la population.

CONCLUSION

Nos modélisations montrent qu'une opération de renforcement de la population par translocation de mâles adultes peut potentiellement fortement réduire le risque d'extinction de la population, et ce d'autant plus que l'effet génétique réel sur le recrutement serait fort.

Si nos résultats ne permettent pas de certifier que la population se maintiendra ou augmentera puisqu'il repose sur l'hypothèse que ce qui contraint les paramètres démographiques actuellement ne changera pas en dehors de l'effet génétique, cette opération peut dans tous les cas permettre de gagner du temps pour la sauvegarde de la population de Grand tétras du massif des Vosges. Cependant il est probable que le renforcement génétique ne soit pas suffisant à long terme si les autres paramètres démographiques ne s'améliorent pas.

BIBLIOGRAPHIE

- Åhlen, Per-Arne, Tomas Willebrand, Kjell Sjöberg, et Maria Hörnell-Willebrand. 2013. « Survival of Female Capercaillie *Tetrao Urogallus* in Northern Sweden ». *Wildlife Biology* 19 (4): 368-73. <https://doi.org/10.2981/13-025>.
- Augustine, Ben C., Marc Kéry, Juanita Olano Marin, Pierre Mollet, Gilberto Pasinelli, et Chris Sutherland. 2020. « Sex-specific Population Dynamics and Demography of Capercaillie (*Tetrao Urogallus* L.) in a Patchy Environment ». *Population Ecology* 62 (1): 80-90. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12031>.
- Bal, Guillaume, Léo Bacon, Emmanuel Menoni, Clément Calenge, Alexandre Millon, et Aurélien Besnard. 2021. « Modélisation de la dynamique du grand tétras des Pyrénées françaises pour sa gestion adaptative ».
- Bergmann, H.-H., Ch. Seiler, et S. Klaus. 2000. « Release projects with grouse – a plea for translocations ». In *Tetraonids – Tetraonidae at the break of the Millennium*, 33-42. Budjiovce, Czech Republic: Málková.
- Boyce, M S. 1992. « Population Viability Analysis ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 23 (1): 481-97. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.002405>.
- Burnham, Kenneth P., et David R. Anderson. 2004. « Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection ». *Sociological Methods & Research* 33 (2): 261-304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>.
- Cayuela, Hugo, Laurent Boualit, Martin Laporte, Jérôme G. Prunier, Françoise Preiss, Alain Laurent, Francesco Foletti, Jean Clobert, et Gwenaël Jacob. 2019. « Kin-Dependent Dispersal Influences Relatedness and Genetic Structuring in a Lek System ». *Oecologia* 191 (1): 97-112. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04484-z>.
- Cayuela, Hugo, Jérôme G. Prunier, Martin Laporte, Jérôme M.W. Gippet, Laurent Boualit, François Guérol, Alain Laurent, Francesco Foletti, et Gwenaël Jacob. 2021. « Demography, Genetics, and Decline of a Spatially Structured Population of Lekking Bird ». *Oecologia* 195 (1): 117-29. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04808-4>.
- Choquet, Rémi, A.M. Reboulet, Jean-Dominique Lebreton, Olivier Gimenez, et Roger Pradel. 2005. *U-CARE* (version 2.2). Montpellier, France: CEFÉ. <http://ftp.cefe.cnrs.fr/biom/Soft-CR/>.
- Conseil Scientifique du PNR des Ballons des Vosges. 2018. « Actes du séminaire “Avenir du Grand Tétras dans le Massif des Vosges : questions sociales et écologiques” ». Actes de séminaire. Strasbourg: Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges.
- Coulson, Tim, Georgina M Mace, Elodie Hudson, et Hugh Possingham. 2001. « The Use and Abuse of Population Viability Analysis ». *Trends in Ecology & Evolution* 16 (5): 219-21. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02137-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02137-1).
- Duriez, Olivier, et Emmanuel Menoni. 2008. « Le grand tétras *Tetrao urogallus* en France: biologie, écologie et systématique ». *Ornithos* 4 (15): 233-43.
- Hammerly, Susan C., Michael E. Morrow, et Jeff A. Johnson. 2013. « A Comparison of Pedigree- and DNA-Based Measures for Identifying Inbreeding Depression in the Critically Endangered Attwater's Prairie-Chicken ». *Molecular Ecology* 22 (21): 5313-28. <https://doi.org/10.1111/mec.12482>.
- Isomursu, M., O. Ratti, T. Liukkonen, et P. Helle. 2012. « Susceptibility to intestinal parasites and juvenile survival are correlated with multilocus microsatellite heterozygosity in the Capercaillie (*Tetrao urogallus*)/Metson suolistoloistartunta ja nuoruusian selviytyvyys ovat yhteydessa usean mikrosatelliittilokuksen heterotsygotiaan ». *Ornis Fennica* 2 (89): 109.

- Jacob, Gwenaël, et Francesco Foletti. 2020. « Génétique des petites populations ». Présenté à Stratégie nationale en faveur du Grand tétras.
- Kempf, C., N. Lefranc, et F. Villaume. 1974. « Le grand tétras dans les Vosges ». *Alauda* 42: 17-38.
- Lacy, Robert C. 2019. « Lessons from 30 Years of Population Viability Analysis of Wildlife Populations ». *Zoo Biology* 38 (1): 67-77. <https://doi.org/10.1002/zoo.21468>.
- Lande, Russell. 1993. « Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes ». *The American Naturalist* 142 (6): 911-27. <https://doi.org/10.1086/285580>.
- Leclercq, Bernard. 1987. « Ecologie et dynamique des populations du grand tétras (*Tetrao urogallus major* L.) dans le Jura français ». Thèse de doctorat, Dijon: Université de Bourgogne.
- Leclercq, Bernard, et Emmanuel Menoni. 2018. *Le grand tétras*.
- Maunder, Mark N. 2004. « Population Viability Analysis Based on Combining Bayesian, Integrated, and Hierarchical Analyses ». *Acta Oecologica* 26 (2): 85-94. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2003.11.008>.
- Merta, Dorota, Janusz Kobielski, Andrzej Krzywiński, et Zenon Rzonca. 2013. « Preliminary results of the Capercaillie *Tetrao urogallus* recovery program in Bory Dolnośląskie Forest, SW Poland Dorota Merta, Janusz Kobielski, Andrzej Krzywiński & Zenon Rzońca *VOGELWELT* 134: 65 – 74 (2013) ». *Vogelwelt* 134: 65-74.
- Merta, Dorota, Janusz Kobielski, Andrzej Krzywiński, Jörn Theuerkauf, et Roman Gula. 2015. « A New Mother-Assisted Rearing and Release Technique (“Born to Be Free”) Reduces the Exploratory Movements and Increases Survival of Young Capercaillies ». *European Journal of Wildlife Research* 61 (2): 299-302. <https://doi.org/10.1007/s10344-015-0899-3>.
- Moss, Robert, Nicholas Picozzi, Ron W. Summers, et David Baines. 2000. « Capercaillie *Tetrao Urogallus* in Scotland - Demography of a Declining Population ». *Ibis* 142 (2): 259-67. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2000.tb04865.x>.
- Pradel, R. 1996. « Utilization of Capture-Mark-Recapture for the Study of Recruitment and Population Growth Rate ». *Biometrics* 52 (2): 703. <https://doi.org/10.2307/2532908>.
- R Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>.
- Sachot, Sébastien. 2002. « Viability and management of an endangered capercaillie (*Tetrao urogallus*) metapopulation ». Thèse de doctorat, Université de Lausanne.
- Sachot, Sébastien, Nicolas Perrin, et Cornelis Neet. 2006. « Viability and Management of an Endangered Capercaillie (*Tetrao Urogallus*) Metapopulation in the Jura Mountains, Western Switzerland ». *Biodiversity and Conservation* 15 (6): 2017-32. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-0771-y>.
- Schaub, Michael, Richard Zink, Helmut Beissmann, François Sarrazin, et Raphaël Arlettaz. 2009. « When to End Releases in Reintroduction Programmes: Demographic Rates and Population Viability Analysis of Bearded Vultures in the Alps ». *Journal of Applied Ecology* 46 (1): 92-100. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01585.x>.
- Schroth, Karl-Eugen. 1991. « Survival, Movements, and Habitat Selection of Released Capercaillie in the North-East Black Forest in 1984-1989 ». *Ornis Scandinavica* 22 (3): 249. <https://doi.org/10.2307/3676598>.
- Siano, Harz Ralf, Franz Bairlein, K.-Michael Exo, et Sven Alexander Herzog. 2006. « Überlebensdauer, Todesursachen und Raumnutzung gezüchteter Auerhühner (*Tetrao urogallus* L.), ausgewildert im Nationalpark ». *Vogelwarte* 44: 145-58.

- Unger, C., et S. Klaus. 2013. « Translokation russischer Auer- hühner Tetrao urogallus nach Thüringen. *Vogelwelt* 134: 43-54 ». *Vogelwelt* 134: 43-54.
- Westemeier, R. L. 1998. « Tracking the Long-Term Decline and Recovery of an Isolated Population ». *Science* 282 (5394): 1695-98. <https://doi.org/10.1126/science.282.5394.1695>.
- White, Gary C., et Kenneth P. Burnham. 1999. « Program MARK: Survival Estimation from Populations of Marked Animals ». *Bird Study* 46 (sup1): S120-39. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>.

**ESTIMATION DES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES DU NOYAU SUD DE LA POPULATION DE GRAND TETRAS
DU MASSIF DES VOSGES A PARTIR DES DONNEES GENETIQUES**

ESTIMATION DES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES DU NOYAU SUD DE LA POPULATION DE GRAND TETRAS DU MASSIF DES VOSGES A PARTIR DES DONNEES GENETIQUES

Timothée Schwartz, Aurélien Besnard

Novembre 2020

Objectifs

Cette analyse vise à valoriser les données de génotypage des individus de grands tétras basées sur le prélèvement d'indices de présence (essentiellement des fèces mais aussi des plumes) réalisés entre 2010 et 2015 sur le massif des Vosges, afin d'estimer différents paramètres démographiques de la population pouvant être mobilisés pour l'analyse de viabilité à conduire : probabilité de survie inter-annuelle individuelle, taux de croissance de la population et recrutement annuel. En effet, l'identification répétée dans le temps des individus à travers leur génotypage permet d'estimer ces paramètres en utilisant des méthodes de Capture-Marquage-Recapture généralement utilisées sur des animaux marqués. A noter qu'une première analyse démographique partielle de ces données a été réalisée par Cayuela et al. (2019, 2021), mais cette étude se concentre sur la question de la dispersion et n'aborde pas l'analyse du taux de croissance ni celle du recrutement.

Matériels et méthodes

Préparation des données

Nous avons tout d'abord examiné la répartition spatiale des prélèvements. Tous les prélèvements sauf trois étaient localisés dans le noyau Sud de la population. Nous avons donc exclu ces trois données issues d'autres noyaux afin de réaliser une analyse homogène sur un noyau bien suivi. Le jeu de données analysé ci-dessous ne concerne donc que le noyau Sud et les résultats des analyses ne pourront donc s'appliquer qu'à ce noyau.

Pour chaque individu génotypé nous avons regardé s'il avait été identifié lors d'une année civile donnée. Ceci nous a permis de recréer des « histoires de capture » pour chaque individu (1 si un prélèvement correspondant à l'individu donné a été effectué au cours de l'année considérée, 0 dans le cas contraire). Ce jeu de données sera nommé jeu de données (A) (nombre d'individus N=130).

A noter que les données de génotypage permettent de sexer les individus.

Contrôle de l'effet potentiel de l'âge des individus

Chez les grands tétras, il est attendu une survie plus faible au cours de la première année par rapport aux individus adultes (Kempf, Lefranc, et Villaume 1974; Leclercq et Menoni 2018). Or les données de

génotypages ne permettent pas de connaître l'âge des individus identifiés. Pour vérifier la présence éventuelle de prélèvements de fèces de jeunes individus dans le jeu de données et évaluer son effet potentiel sur l'estimation de la probabilité de survie, nous avons créé un deuxième jeu de données au sein duquel toutes les « captures » effectuées la première année pour un individu donné ont été supprimées. Ainsi les « captures » conservées dans ce deuxième jeu de données sont nécessairement des captures d'individus de plus d'un an. Ce deuxième jeu de données est donc réduit puisqu'il écarte tous les individus pour lesquels des prélèvements ont été effectués au cours d'une seule année entre 2010 et 2015 (N=49). Ce jeu de données sera nommé jeu de données (B) (N=81).

Estimation de la probabilité de survie adulte et de la probabilité de trouver les fèces d'un individu au cours d'une année

Sur les deux jeux de données (A) et (B) décrits précédemment, nous avons ajusté des modèles de Comark-Jolly-Seber au moyen du logiciel MARK (White et Burnham 1999) pour estimer la probabilité de survie et de « recapture » des grands tétras.

Nous avons utilisé le logiciel U-CARE (Choquet et al. 2005) pour vérifier l'absence de transience et de trap-dépendance dans le jeu de données. Les tests montrent l'absence de transience ($p=0.40$) et de trap-dépendance ($p=0.15$) et donc que le jeu de données est adéquat pour une analyse de type CJS (Ch2=9.79, dl=22, $p=0.99$).

Nous avons séparé les mâles et les femelles en deux groupes. Du fait de la faible taille du jeu de données, nous n'avons testé que l'effet du sexe sur la probabilité de survie (pas d'effet du temps). Nous avons testé différentes hypothèses sur les probabilités de recapture et toutes les combinaisons entre elles : aucun effet, effet du sexe seul, effet du temps (variations inter-annuelles) seul, effet du sexe et du temps en additif et en interaction. Cela permet de construire 10 modèles différents. Les modèles ont été classés au moyen de leur AICc (Burnham et Anderson 2004). Les meilleurs modèles ont été retenus pour examiner les estimations de probabilité de survie et de probabilité de recapture des Grands tétras.

Nous avons comparé les estimations obtenues à partir des deux jeux de données afin de vérifier l'effet éventuel de l'âge des individus sur les estimations des paramètres.

Estimation du recrutement, du taux de croissance et de la taille de la population

Le protocole de prélèvement d'indices détaillé dans Cayuela et al. (2019) indique que les sites prospectés l'ont été sur une base mensuelle entre mars et juin, soit tout au long de la période de chant du Grand tétras dans les Vosges. Nous avons donc créé un nouveau jeu de données (C) (N=117) qui détaille l'histoire de capture de chaque individu pour chacun des quatre mois de suivi chaque année, soit 24 occasions de captures (4 par an pendant 6 années) et qui exclut donc les individus pour lesquels les prélèvements n'auraient pas été faits au cours de ces 4 mois (N=13).

Nous avons ainsi pu ajuster deux modèles de Pradel en Robust design (Pradel 1996) au moyen du logiciel MARK pour estimer le recrutement et le taux de croissance de la population de Grands tétras. Ces modèles permettent d'estimer la probabilité de survie adulte, la probabilité de recapture, la taille de population et le taux de croissance ou le recrutement, c'est-à-dire quatre paramètres différents. Nous nous sommes basés sur la structure du meilleur modèle CJS pour choisir les effets sur la probabilité de survie. Nous avons considéré une taille de population de femelles différente de celle

des mâles et qui évoluait dans le temps (interaction entre le sexe et l'année). Du fait de la structure des données en Robust design, nous avons testé différentes hypothèses sur la probabilité de recapture à partir d'un modèle dans lequel des paramètres varient dans le temps (pour le taux de croissance ou le recrutement) : une probabilité constante en intra et en inter-annuel et constante entre mâles et femelles, constante en intra et en inter-annuel et différente entre mâle et femelle, constante en inter-annuel et différente entre chaque mois en intra-annuel et différente entre mâle et femelle (interaction entre mois et sexe), différente entre années et constante en intra-annuel et différente entre mâle et femelle (interaction entre année et sexe), constante en inter-annuel et différente entre chaque mois en intra-annuel et différence constante entre mâle et femelle (effet additif entre mois et sexe), différente entre années et constante en intra-annuel et différence constante entre mâle et femelle (effet additif entre année et sexe), différente en intra et en inter-annuel et différence constante entre mâle et femelle (effet additif du temps et du sexe), et différente en intra et en inter-annuel et entre mâle et femelle (interaction entre temps et sexe).

Nous avons sélectionné la structure du meilleur modèle sur la base de l'AICc pour la probabilité de recapture, afin de tester différentes hypothèses pour le taux de croissance et le recrutement : nous avons testé l'effet éventuel du temps et du sexe des individus et des combinaisons entre eux (additif et interaction), et avons donc construit cinq modèles différents pour le recrutement et cinq pour le taux de croissance. Les modèles ont été hiérarchisés au moyen de leur AICc. Les meilleurs modèles ont été retenus pour examiner les estimations du taux de recrutement et du taux de croissance. La taille de population des grands téttras a été estimée par model averaging à partir des meilleurs modèles de Pradel en Robust design.

Test du lien entre la qualité de l'habitat et la probabilité de survie

Une cartographie de la qualité de l'habitat du Grand Tétrras a été réalisée pour les années 2010-2011 sur la base du dire d'expert. Cette cartographie concerne l'ensemble de la zone de présence du Grand Tétrras sur le noyau Sud considéré ici. Nous avons donc affecté chaque individu à un habitat de qualité spécifique (bon ou mauvais) en fonction des localisations géographiques des prélèvements. Pour les individus dont des indices ont été retrouvés dans les deux types d'habitats, nous leur avons affecté l'habitat dans lequel le plus grand nombre d'indices correctement génotypés avaient été relevés. Nous avons créé un nouveau jeu de donnée précisant pour chaque individu son appartenance au croisement du sexe et de l'habitat, soit quatre catégories (bon-mâle / bon-femelle / mauvais-mâle / mauvais-femelle).

Nous avons ajusté des modèles de Comark-Jolly-Seber (CJS) au moyen du logiciel MARK pour tester l'effet de la qualité de l'habitat sur la probabilité de survie des grands téttras. Nous avons sélectionné la structure du meilleur modèle basé CJS comme référence pour la probabilité de recapture, et avons modélisé toutes les interactions possibles entre le sexe et la qualité d'habitat sur la survie : aucun effet, effet de l'habitat seul, effet du sexe seul, effet de l'habitat et du sexe en additif et en interaction. Cela permet de comparer six modèles différents. Les modèles ont été classés au moyen de leur AICc. Un effet de l'habitat serait avéré si un modèle avec cette variable a un AICc meilleur que le meilleur modèle CJS sans la variable habitat.

Résultats

Probabilités de survie et de recapture

Tableau 1 : Sélection de modèles sur la base de l'AICc à partir de l'analyse des données de prélèvements d'indices de présence (plumes et fèces) de grand tétras sur le massif des Vosges entre 2010 et 2015 au moyen de modèles de Comark-Jolly-Seber. Résultats issus du logiciel MARK. Phi : survie adulte. P : probabilité de recapture. T : effet du temps (année). G : effet du sexe. « . » : absence d'effet (modèle constant pour le paramètre concerné). « * » : interaction entre effets. « + » : additivité entre effets.

	Model	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Model Likelihood	Num. Par	Deviance
1	{Phi(.)p(g+t)}	526.9652	0	0.49486	1	7	81.3572
2	{phi(.)p(g)}	529.0345	2.0693	0.17585	0.3554	3	91.7903
3	{Phi(g)p(g+t)}	529.0984	2.1332	0.17032	0.3442	8	81.3562
4	{phi(g)p(g)}	530.8891	3.9239	0.06957	0.1406	4	91.5794
5	{phi(.)p(g*t)}	531.16	4.1948	0.06076	0.1228	11	76.9083
6	{phi(g)p(g*t)}	533.0934	6.1282	0.02311	0.0467	12	76.6354
7	{phi(.)p(t)}	537.022	10.0568	0.00324	0.0065	6	93.5307
8	{phi(g)p(t)}	538.3997	11.4345	0.00163	0.0033	7	92.7917
9	{phi(.)p(.)}	540.9722	14.007	0.00045	0.0009	2	105.7767
10	{phi(g)p(.)}	542.3733	15.4081	0.00022	0.0004	3	105.1291

Le meilleur modèle (1) est celui avec une probabilité de survie égale entre mâles et femelles, et avec une probabilité de « recapture » différente entre mâles et femelles et dépendante du temps (additivité entre effets). Ce modèle donne une probabilité de survie Phi de 0.775 avec un intervalle de confiance à 95% de [0.714 ; 0.826].

Ce taux de survie est cohérent avec celui calculé par Cayuela et al. (2019) à partir des mêmes données, et est relativement élevé pour l'espèce comparé aux populations de Scandinavie et de l'Est (Åhlen et al. 2013). Une forte survie est cependant typique des populations en marge de l'aire de répartition chez les galliformes (Canonne et al. 2020). Ces estimations sont d'ailleurs similaires à celles constatées dans les Pyrénées, à partir d'individus adultes suivis par télémétrie, avec une probabilité de 0.84 [0.76;0.92] pour les femelles et de 0.77 [0.67;0.85] pour les mâles (Bacon L., *in prep*).

Par ailleurs, ce modèle ainsi que le deuxième meilleur modèle (le modèle 2) indiquent une probabilité de « recapture » différente entre mâles et femelles, avec une probabilité de « recapture » pour les femelles $p(F)=0.500$ [0.387 ; 0.613], et pour les mâles $p(M)= 0.777$ [0.679 ; 0.851] (modèle 2). Ces résultats indiquent que les indices de présence des femelles sont moins bien détectables que ceux des mâles dans le cadre du protocole de collecte utilisé pour l'étude génétique. Ceci peut s'expliquer par leur présence sur des périodes plus courtes au cours de la saison de chant et leur stationnement en périphérie des places de chants (en dehors de l'accouplement) (Leclercq et Menoni 2018).

Effet de l'âge des individus

Tableau 2 : Sélection de modèles sur la base de l'AICc à partir de l'analyse des données de prélèvements d'indices de présence (plumes et fèces) de grand tétras sur le massif des Vosges entre

2010 et 2015, limitées aux individus adultes, au moyen de modèles de Comark-Jolly-Seber. Résultats issus du logiciel MARK. Phi : survie adulte. P : probabilité de recapture. T : effet du temps (année). G : effet du sexe. « . » : absence d'effet (modèle constant pour le paramètre concerné). « * » : interaction entre effets. « + » : additivité entre effets.

	Model	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Model Likelihood	Num. Par	Deviance
1	{Phi(.) p(g+t)}	266.3576	0	0.3353	1	7	43.1788
3	{Phi(.) p(g)}	266.4316	0.074	0.32312	0.9637	3	51.9685
4	{Phi(g) p(g)}	268.3465	1.9889	0.12403	0.3699	4	51.7559
6	{Phi(g) p(g+t)}	268.5692	2.2116	0.11096	0.3309	8	43.1229
8	{Phi(.) p(t)}	270.6261	4.2685	0.03968	0.1183	6	49.6786
11	{Phi(g) p(t)}	271.5166	5.159	0.02542	0.0758	7	48.3379
13	{Phi(.) p(g*t)}	272.5909	6.2333	0.01486	0.0443	11	40.1154
14	{Phi(.) p(.)}	272.6062	6.2486	0.01474	0.044	2	60.2376
16	{Phi(g) p(.)}	274.0331	7.6755	0.00722	0.0215	3	59.5701
17	{Phi(g) p(g*t)}	274.9047	8.5471	0.00467	0.0139	12	40.0073

Comme pour le jeu de données (A), le meilleur modèle avec le jeu de données (B) (modèle 1) est un modèle avec une probabilité de survie constante, et avec une probabilité de « recapture » différente entre mâles et femelles et dépendante du temps (additivité entre effets). De plus, ce modèle est identique au meilleur modèle du jeu de données (A). Ici, l'estimation de la probabilité de survie est de 0.774 [0.682;0.845], soit une estimation tout à fait comparable à celle du modèle (1) du jeu de données (A). Ainsi l'exclusion des premières « captures » (et donc des potentiels jeunes individus) du jeu de données ne modifie pas les estimations de survie, ce qui suggère que le jeu de données (A) est essentiellement constitué d'adultes et confirme la faible fréquentation des places de chant par les individus de moins d'un an. Les résultats issus du jeu de données (A) sont donc a priori généralisables aux grands tétras adultes du noyau Sud du massif des Vosges.

Taux de croissance

Tableau 3 : Sélection de modèles sur la base de l'AICc à partir de l'analyse des données de prélèvements d'indices de présence (plumes et fèces) de grand tétaras sur le massif des Vosges entre 2010 et 2015 au moyen de modèles de Pradel en Robust Design et estimation du taux de croissance (Lambda). Résultats issus du logiciel MARK. Phi : survie adulte. P : probabilité de recapture. F0 : individus jamais rencontrés. T : effet du temps (année). G : effet du sexe. « . » : absence d'effet (modèle constant pour le paramètre concerné). « * » : interaction entre effets. « + » : additivité entre effets. « mois/=année » : valeurs du paramètre différentes au sein du année mais égaux d'une année sur l'autre. « année/=mois » : valeurs du paramètre différentes entre années mais égales entre les mois d'une même année.

	Model	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Model Likelihood	Num. Par	Deviance
1	{Phi(.) Lambda(g+t)p(g+t)f0(g*année)}	618.3113	0	0.36197	1	39	-356.3605
2	{Phi(.) Lambda(t) p(g+t)f0(g*année)}	618.5828	0.2715	0.31602	0.8731	38	-353.5924
3	{Phi(.) Lambda(g)p(g+t)f0(g*année)}	619.5717	1.2604	0.19274	0.5325	35	-345.2026
4	{Phi(.) Lambda(.) p(g+t)f0(g*année)}	620.3867	2.0754	0.12824	0.3543	34	-341.9499
5	{Phi(.) Lambda(g*t)p(g+t)f0(g*année)}	630.0431	11.732	0.00103	0.0028	44	-357.3413
6	{Phi(.) Lambda(t) p(g*t)f0(g*année)}	645.8328	27.522	0	0	66	-402.4382
7	{Phi(.) Lambda(t) p(g+t(=année))f0(g*année)}	654.1863	35.875	0	0	23	-282.2604
8	{Phi(.) Lambda(t)p(g*mois/=année)f0(g*année)}	658.2773	39.966	0	0	26	-285.0665
9	{Phi(.) Lambda(t) p(g+t(=mois))f0(g*année)}	920.2252	301.91	0	0	25	-20.8063
10	{Phi(.) Lambda(t)p(g)f0(g*année)}	923.9324	305.62	0	0	20	-5.735
11	{Phi(.) Lambda(t)p(g*année/=mois)f0(g*année)}	930.335	312.02	0	0	30	-22.3938
12	{Phi(.) Lambda(t)p(.)f0(g*année)}	931.7263	313.42	0	0	19	4.293

Les meilleurs modèles sont ceux avec une additivité entre effet du sexe et du temps (modèles 1 à 5). Ces cinq modèles testent les différentes hypothèses sur le taux de croissance. Les trois meilleurs modèles sur la base de l'AICc ($\Delta < 2$) indiquent un effet du temps et du sexe sur la taille de population. Les taux de croissance annuels par année et par sexe calculés par « *model averaging* » sont détaillés dans le tableau 4. Ces estimations montrent une grande variabilité interannuelle de la trajectoire de la population, qui peut être liée à une simple variation stochastique vu la faible taille des effectifs (voir plus loin) et / ou à une sensibilité de la population aux variations environnementales. L'estimation du taux de croissance moyen à partir du modèle 4 est 0.939 [0.840;0.978]. Ce taux de croissance est largement inférieur à 1 et suggère donc un déclin de l'ordre de 6% des effectifs chaque année. A noter que l'incertitude sur ce taux de croissance moyen est forte et reflète les fortes variations interannuelles.

Tableau 4 : Estimations du taux de croissance interannuel de la population de grand tétaras du noyau sud du Massif des Vosges sur la période 2010-2015. Les valeurs entre crochets correspondent à l'intervalle de confiance à 95% des estimations.

Années	Femelles	Mâles
2010-2011	0.902 [0.519;0.987]	0.948 [0.286;0.999]
2011-2012	1.030 [0.756;1.304]	1.083 [0.805;1.360]
2012-2013	0.777 [0.523;0.917]	0.818 [0.518;0.949]
2013-2014	1.013 [0.771;1.255]	1.065 [0.825;1.304]
2014-2015	0.866 [0.635;0.960]	0.910 [0.618;0.984]

Recrutement

Tableau 5 : Sélection de modèles sur la base de l'AICc à partir de l'analyse des données de prélèvements d'indices de présence de grand tétaras (plumes et fèces) sur le massif des Vosges entre 2010 et 2015 au moyen de modèles de Pradel avec Robust Design et estimation du recrutement (f). Résultats issus du logiciel MARK. Phi : survie adulte. P : probabilité de recapture. FO : individus jamais rencontrés. T : effet du temps (année). G : effet du sexe. « . » : absence d'effet (modèle constant pour le paramètre concerné). « * » : interaction entre effets. « + » : additivité entre effets. « mois/=année » : valeurs du paramètre différentes au sein du année mais égaux d'une année sur l'autre.

	Model	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Model Likelihood	Num. Par	Deviance
1	{phi(.)f(g+année)p(g+t)f0(g*année)}	618.3328	0	0.38729	1	39	-356.339
2	{phi(.)f(année)p(g+t)f0(g*année)}	619.0939	0.7611	0.2647	0.6835	38	-353.0813
3	{phi(.)f(g)p(g+t)f0(g*année)}	619.5717	1.2389	0.20845	0.5382	35	-345.2026
4	{phi(.)f(.)p(g+t)f0(g*année)}	620.3867	2.0539	0.13869	0.3581	34	-341.9499
5	{phi(.)f(g*année)p(g+t)f0(g*année)}	630.532	12.1992	0.00087	0.0022	44	-356.8524

Ces modèles se basant sur le même jeu de données que pour le taux de croissance, nous avons limité la sélection de modèles à celle du meilleur modèle obtenu dans l'étape précédente : une probabilité de recapture avec un effet additif entre sexe et temps. Les cinq modèles présentés testent les différentes hypothèses sur le recrutement. Les trois meilleurs modèles sur la base de l'AICc ($\Delta < 2$) indiquent un effet du temps et du sexe sur la taille de population.

Le modèle 3 donne un recrutement de 0.100 [0.046;0.205] pour les femelles et de 0.193 [0.132;0.272] pour les mâles.

Le modèle 4 donne un recrutement moyen de 0.163 [0.115;0.225].

Dans une population *a priori* fermée comme celle des Vosges, ce taux représente le nombre d'individus adultes entrant dans la population chaque année et par adultes déjà présent. Chaque année, 0.163 nouveaux individus par individu déjà présent entrent dans la population, soit 0.326 individus par femelle. Ce taux est plus élevé qu'en Suisse (0.242, Augustine et al. 2020).

Taille de la population du noyau Sud

A partir des meilleurs modèles utilisés pour le calcul du taux de croissance et du recrutement de la population, le logiciel MARK permet d'estimer la taille de population de Grands tétras au sein du noyau sud sur une base annuelle. Les estimations issues des modèles par *model averaging* sont présentées dans le tableau 6.

Tableau 6 : Estimations de la taille de population de grands tétras au sein du noyau sud du Massif des Vosges entre 2010 et 2015, par sexe et au total, à partir de l'analyse des données de prélèvements d'indices de présence (plumes et fèces) avec des modèles de Pradel en Robust Design et estimation du taux d'accroissement (λ) ou du recrutement. Les valeurs entre crochets correspondent à l'intervalle de confiance à 95% des estimations.

Années	Femelles	Mâles	Total
2010	33.64 [23.72;43.56]	40.04 [33.81;46.28]	73.68 [57.53;89.84]
2011	29.68 [16.13;43.23]	38.64 [28.24;49.03]	68.32 [44.37;92.26]
2012	27.43 [15.32;39.54]	49.3 [37.77;60.83]	76.73 [53.09;100.37]
2013	18.73 [10.51;26.94]	27.25 [20.66;33.84]	45.98 [31.17;60.78]
2014	17.43 [7.53;27.33]	34.08 [24.1;44.05]	51.51 [31.63;71.38]
2015	19.73 [12.45;27.02]	35.93 [29.73;42.14]	55.67 [42.18;69.16]

Au total, la population estimée se situe entre 77 individus (2012) et 46 (2013) avec de fortes fluctuations interannuelles. Il semble y avoir un déséquilibre marqué entre mâles et femelles avec une proportion bien plus grande de mâles que de femelles dans la population. Ainsi par exemple deux fois plus de mâles que de femelles étaient a priori présents dans la population en 2014. Cependant, la méthode de collecte des indices utilisée sur les places de chant semble bien plus favorable à la détection des mâles qu'à celle des femelles (Cayuela et al. 2019), il est donc possible qu'une partie des femelles présentes dans la population n'aient jamais été détectées. Plusieurs études plaident pour un sex-ratio équilibré dans les populations de Grand tétras. Si tel est le cas, on pourrait estimer la population totale d'individus adultes en multipliant par deux les estimations pour les individus mâles uniquement. Dans ce cas, la population atteindrait 98 individus en 2012 et baisserait à 54 en 2013 pour remonter à 72 en 2015. Dans tous les cas, ces estimations indiquent à la fois une forte fluctuation de la taille de population entre années, et une tendance globalement à la baisse des effectifs entre 2010 et 2015.

Effet de l'habitat

Tableau 7: Sélection de modèles sur la base de l'AICc à partir de l'analyse des données de prélèvements d'indices de présence (plumes et fèces) de grand tétaras sur le massif des Vosges entre 2010 et 2015 au moyen de modèles de Comark-Jolly-Seber. Résultats issus du logiciel MARK. Phi : survie adulte. P : probabilité de recapture. t : effet du temps (année). hab : effet de la qualité de l'habitat. sex : effet du sexe. « . » : absence d'effet (modèle constant pour le paramètre concerné). « * » : interaction entre effets. « + » : additivité entre effets.

	Model	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Model Likelihood	Num. Par	Deviance
1	{Phi(.) p(sex+t)}	480.2867	0	0.47383	1	7	132.2716
2	{Phi(hab) p(sex+t)}	481.9442	1.6575	0.20687	0.4366	8	131.7741
3	{Phi(sex) p(sex+t)}	482.1219	1.8352	0.18928	0.3995	8	131.9519
4	{Phi(sex+hab) p(sex+t)}	483.7691	3.4824	0.08307	0.1753	9	131.4235
5	{Phi(sex*hab) p(sex+t)}	484.9104	4.6237	0.04695	0.0991	10	130.3684

Le meilleur modèle (1) est celui avec une probabilité de survie égale entre mâles et femelles, sans effet du sexe ni de l'habitat. Cependant, il est équivalent aux modèles avec effet de la qualité de l'habitat seul ou du sexe seul (2) et (3). Le modèle (2) donne des estimations de survie proches dans les habitats de bonnes (0.787 [0.718 ;0.842]) et de mauvaise qualité (0.731 [0.554 ;0.856]). Ceci suggère une absence d'effet de la qualité de l'habitat sur la survie du Grand tétaras dans les Vosges.

Bibliographie

- Åhlen, Per-Arne, Tomas Willebrand, Kjell Sjöberg, et Maria Hörnell-Willebrand. 2013. « Survival of Female Capercaillie *Tetrao Urogallus* in Northern Sweden ». *Wildlife Biology* 19 (4): 368-73. <https://doi.org/10.2981/13-025>.
- Augustine, Ben C., Marc Kéry, Juanita Olano Marin, Pierre Mollet, Gilberto Pasinelli, et Chris Sutherland. 2020. « Sex-specific Population Dynamics and Demography of Capercaillie (*Tetrao Urogallus* L.) in a Patchy Environment ». *Population Ecology* 62 (1): 80-90. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12031>.
- Bal, Guillaume, Léo Bacon, Emmanuel Menoni, Clément Calenge, Alexandre Millon, et Aurélien Besnard. 2021. « Modélisation de la dynamique du grand tétras des Pyrénées françaises pour sa gestion adaptative ».
- Bergmann, H.-H., Ch. Seiler, et S. Klaus. 2000. « Release projects with grouse – a plea for translocations ». In *Tetraonids – Tetraonidae at the break of the Millennium*, 33-42. Budjiovce, Czech Republic: Málková.
- Boyce, M S. 1992. « Population Viability Analysis ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 23 (1): 481-97. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.002405>.
- Burnham, Kenneth P., et David R. Anderson. 2004. « Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection ». *Sociological Methods & Research* 33 (2): 261-304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>.
- Cayuela, Hugo, Laurent Boualit, Martin Laporte, Jérôme G. Prunier, Françoise Preiss, Alain Laurent, Francesco Foletti, Jean Clobert, et Gwenaël Jacob. 2019. « Kin-Dependent Dispersal Influences Relatedness and Genetic Structuring in a Lek System ». *Oecologia* 191 (1): 97-112. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04484-z>.
- Cayuela, Hugo, Jérôme G. Prunier, Martin Laporte, Jérôme M.W. Gippet, Laurent Boualit, François Guérol, Alain Laurent, Francesco Foletti, et Gwenaël Jacob. 2021. « Demography, Genetics, and Decline of a Spatially Structured Population of Lekking Bird ». *Oecologia* 195 (1): 117-29. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04808-4>.
- Choquet, Rémi, A.M. Reboulet, Jean-Dominique Lebreton, Olivier Gimenez, et Roger Pradel. 2005. *U-CARE* (version 2.2). Montpellier, France: CEFÉ. <http://ftp.cefe.cnrs.fr/biom/Soft-CR/>.
- Conseil Scientifique du PNR des Ballons des Vosges. 2018. « Actes du séminaire “Avenir du Grand Tétras dans le Massif des Vosges : questions sociales et écologiques” ». Actes de séminaire. Strasbourg: Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges.
- Coulson, Tim, Georgina M Mace, Elodie Hudson, et Hugh Possingham. 2001. « The Use and Abuse of Population Viability Analysis ». *Trends in Ecology & Evolution* 16 (5): 219-21. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02137-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02137-1).
- Duriez, Olivier, et Emmanuel Menoni. 2008. « Le grand tétras *Tetrao urogallus* en France: biologie, écologie et systématique ». *Ornithos* 4 (15): 233-43.
- Hammerly, Susan C., Michael E. Morrow, et Jeff A. Johnson. 2013. « A Comparison of Pedigree- and DNA-Based Measures for Identifying Inbreeding Depression in the Critically Endangered Attwater’s Prairie-Chicken ». *Molecular Ecology* 22 (21): 5313-28. <https://doi.org/10.1111/mec.12482>.
- Isomursu, M., O. Ratti, T. Liukkonen, et P. Helle. 2012. « Susceptibility to intestinal parasites and juvenile survival are correlated with multilocus microsatellite heterozygosity in the Capercaillie (*Tetrao urogallus*)/Metson suolistoloistartunta ja nuoruusian selviytyvyys ovat yhteydessa usean mikrosatelliittilokuksen heterotsygotiaan ». *Ornis Fennica* 2 (89): 109.

- Jacob, Gwenaël, et Francesco Foletti. 2020. « Génétique des petites populations ». Présenté à Stratégie nationale en faveur du Grand tétras.
- Kempf, C., N. Lefranc, et F. Villaume. 1974. « Le grand tétras dans les Vosges ». *Alauda* 42: 17-38.
- Lacy, Robert C. 2019. « Lessons from 30 Years of Population Viability Analysis of Wildlife Populations ». *Zoo Biology* 38 (1): 67-77. <https://doi.org/10.1002/zoo.21468>.
- Lande, Russell. 1993. « Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes ». *The American Naturalist* 142 (6): 911-27. <https://doi.org/10.1086/285580>.
- Leclercq, Bernard. 1987. « Ecologie et dynamique des populations du grand tétras (*Tetrao urogallus major* L.) dans le Jura français ». Thèse de doctorat, Dijon: Université de Bourgogne.
- Leclercq, Bernard, et Emmanuel Menoni. 2018. *Le grand tétras*.
- Maunder, Mark N. 2004. « Population Viability Analysis Based on Combining Bayesian, Integrated, and Hierarchical Analyses ». *Acta Oecologica* 26 (2): 85-94. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2003.11.008>.
- Merta, Dorota, Janusz Kobielski, Andrzej Krzywiński, et Zenon Rzonca. 2013. « Preliminary results of the Capercaillie *Tetrao urogallus* recovery program in Bory Dolnośląskie Forest, SW Poland Dorota Merta, Janusz Kobielski, Andrzej Krzywiński & Zenon Rzońca *VOGELWELT* 134: 65 – 74 (2013) ». *Vogelwelt* 134: 65-74.
- Merta, Dorota, Janusz Kobielski, Andrzej Krzywiński, Jörn Theuerkauf, et Roman Gula. 2015. « A New Mother-Assisted Rearing and Release Technique (“Born to Be Free”) Reduces the Exploratory Movements and Increases Survival of Young Capercaillies ». *European Journal of Wildlife Research* 61 (2): 299-302. <https://doi.org/10.1007/s10344-015-0899-3>.
- Moss, Robert, Nicholas Picozzi, Ron W. Summers, et David Baines. 2000. « Capercaillie *Tetrao Urogallus* in Scotland - Demography of a Declining Population ». *Ibis* 142 (2): 259-67. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2000.tb04865.x>.
- Pradel, R. 1996. « Utilization of Capture-Mark-Recapture for the Study of Recruitment and Population Growth Rate ». *Biometrics* 52 (2): 703. <https://doi.org/10.2307/2532908>.
- R Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>.
- Sachot, Sébastien. 2002. « Viability and management of an endangered capercaillie (*Tetrao urogallus*) metapopulation ». Thèse de doctorat, Université de Lausanne.
- Sachot, Sébastien, Nicolas Perrin, et Cornelis Neet. 2006. « Viability and Management of an Endangered Capercaillie (*Tetrao Urogallus*) Metapopulation in the Jura Mountains, Western Switzerland ». *Biodiversity and Conservation* 15 (6): 2017-32. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-0771-y>.
- Schaub, Michael, Richard Zink, Helmut Beissmann, François Sarrazin, et Raphaël Arlettaz. 2009. « When to End Releases in Reintroduction Programmes: Demographic Rates and Population Viability Analysis of Bearded Vultures in the Alps ». *Journal of Applied Ecology* 46 (1): 92-100. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01585.x>.
- Schroth, Karl-Eugen. 1991. « Survival, Movements, and Habitat Selection of Released Capercaillie in the North-East Black Forest in 1984-1989 ». *Ornis Scandinavica* 22 (3): 249. <https://doi.org/10.2307/3676598>.
- Siano, Harz Ralf, Franz Bairlein, K.-Michael Exo, et Sven Alexander Herzog. 2006. « Überlebensdauer, Todesursachen und Raumnutzung gezüchteter Auerhühner (*Tetrao urogallus* L.), ausgewildert im Nationalpark ». *Vogelwarte* 44: 145-58.

- Unger, C., et S. Klaus. 2013. « Translokation russischer Auer- hühner Tetrao urogallus nach Thüringen. *Vogelwelt* 134: 43-54 ». *Vogelwelt* 134: 43-54.
- Westemeier, R. L. 1998. « Tracking the Long-Term Decline and Recovery of an Isolated Population ». *Science* 282 (5394): 1695-98. <https://doi.org/10.1126/science.282.5394.1695>.
- White, Gary C., et Kenneth P. Burnham. 1999. « Program MARK: Survival Estimation from Populations of Marked Animals ». *Bird Study* 46 (sup1): S120-39. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>.

Script du modèle de viabilité de la population de Grand tétras du massif des Vosges

```
#####  
##### MODELE PLACES DE CHANT GRAND TETRAS #####  
#####
```

```
# script créé par Timothée Schwartz  
# contact : timothee.schwartz@arocha.org
```

```
setwd('emplacement_de_votre_dossier_de_travail')  
library(popbio)
```

```
#####  
##### PARAMETRES DES SIMULATIONS #####  
#####
```

```
Nboot<-1000  
# nombre de simulations  
Nan<-30  
# nombre d' années pour chaque simulation  
NpatchS<-30  
# nombre de places de chant actives initial  
Npatchmax<-72  
# nombre de places maximum qu'il y aura de créées au total (max = nb de places historiques)
```

```
Npatch<-array(rep(0,(Npatchmax*Nboot*Nan)), dim=c(Npatchmax,Nboot,Nan))  
# tableau qui stocke les effectifs de chaque année et pour chaque simulation pour chaque place de chant
```

```
Release<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=Nan)  
Dist<-read.csv2("Matrice_distance_places_chant_vosges.csv",dec=".")  
# matrice de distance de toutes les places de chants entre elles  
# fichier disponible auprès de Timothée Schwartz (cf contact plus haut)
```

```
DistPatch<-matrix(0,72,72)  
for (l in 1:dim(Dist)[1]){  
  DistPatch[Dist[l,1],Dist[l,2]]<-Dist[l,3]  
}
```

```
prob<-DistPatch  
# matrice de probabilité de dispersion, gradient inverse à la distance entre deux places de chant  
for (i in (1:72)) {  
  for (j in (1:72)) {  
    prob[i,j]<-ifelse(prob[i,j]==0,0,1/DistPatch[i,j])  
  }  
}
```

```
#####  
##### PARAMETRES DE LA POPULATION #####  
#####
```

```
popinit<-9  
#nombre de coqs initialement dans la population
```


DEFINITION DES SCENARIOS SUR LES PARAMETRES #####
#####

Choisir un des scénarios uniquement puis passer à l'étape suivante

Optimiste

F1<-0.16 # recrutement moyen = 0.16 male par male adulte par an (MARK)

F2<-0.16 # recrutement pour les individus relâchés identique (pas de diminution)

F3<-0.32 # recrutement des individus descendant des individus relâchés meilleur (x2)

F4<-0.32 # recrutement des individus locaux stimulés par les individus relâchés meilleur (x2)

h1<-0.16 # taux d'émigration d'un male adulte local (basé sur Cayuela et al. 2019)

h2<-0.16 # taux d'émigration d'un male adulte relâché identique

s1<-0.78 # survie adulte des individus locaux (MARK)

s2<-0.78 # survie adulte des individus relâchés identique

Coût du relâcher

F1<-0.16 # recrutement moyen = 0.16 male par male adulte par an (MARK)

F2<-0.16 # recrutement pour les individus relâchés identique (pas de diminution)

F3<-0.32 # recrutement des individus descendant des individus relâchés meilleur (x2)

F4<-0.32 # recrutement des individus locaux stimulés par les individus relâchés meilleur (x2)

h1<-0.16 # taux d'émigration d'un male adulte local (basé sur Cayuela et al. 2019)

h2<-0.16 # taux d'émigration d'un male adulte relâché identique

s1<-0.78 # survie adulte des individus locaux (MARK)

s2<-0.39 # survie adulte des individus relâchés /2

#Dispersion

F1<-0.16 # recrutement moyen = 0.16 male par male adulte par an (MARK)

F2<-0.16 # recrutement pour les individus relâchés identique (pas de diminution)

F3<-0.32 # recrutement des individus descendant des individus relâchés meilleur (x2)

F4<-0.32 # recrutement des individus locaux stimulés par les individus relâchés meilleur (x2)

h1<-0.16 # taux d'émigration d'un male adulte local (basé sur Cayuela et al. 2019)

h2<-0.32 # taux d'émigration d'un male adulte relâché doublé

s1<-0.78 # survie adulte des individus locaux (MARK)

s2<-0.78 # survie adulte des individus relâchés identique

#Sans génétique

F1<-0.16 # recrutement moyen = 0.16 male par male adulte par an (MARK)

F2<-0.16 # recrutement pour les individus relâchés identique (pas de diminution)

F3<-0.16 # recrutement des individus descendant des individus relâchés identique

F4<-0.16 # pas de stimulation des individus locaux par les individus relâchés

h1<-0.16 # taux d'émigration d'un male adulte local (basé sur Cayuela et al. 2019)

h2<-0.16 # taux d'émigration d'un male adulte relâché doublé

s1<-0.78 # survie adulte des individus locaux (MARK)

s2<-0.78 # survie adulte des individus relâchés identique

#Effet génétique sur le recrutement réduit (+50%)

F1<-0.16 # recrutement moyen = 0.16 male par male adulte par an (MARK)

F2<-0.16 # recrutement pour les individus relâchés identique (pas de diminution)

F3<-0.24 # recrutement des individus descendant des individus relâchés meilleur (+50%)

```
F4<-0.24 # recrutement des individus locaux stimulés par les individus relâchés meilleur (+50%)
h1<-0.16 # taux d'émigration d'un male adulte local (basé sur Cayuela et al. 2019)
h2<-0.16 # taux d'émigration d'un male adulte relâché doublé
s1<-0.78 # survie adulte des individus locaux (MARK)
s2<-0.78 # survie adulte des individus relâchés identique
```

```
#####
##### DEFINITION DES SCENARIOS de RELACHER #####
#####
```

```
##### SCENARIOS sur 5 ans
```

```
t<-15 # nb d'années max de relâchers
b<-4 # nb de places de chants sur lesquelles on fera des relâchers
Release_ini<-array(rep(0,(4*3+1)*b*t), dim=c(b,t,(4*3+1))) # 4*3+1=nb de scénarios
Release_ini[,2][1:2,1:5]<-2
Release_ini[,4][1:2,1:5]<-3
Release_ini[,6][1:2,1:5]<-5
Release_ini[,3][3:4,1:5]<-2
Release_ini[,5][3:4,1:5]<-3
Release_ini[,7][3:4,1:5]<-5
```

```
##### SCENARIOS sur 15 ans avec relâchers tous les deux ans pendant 10 ans
```

```
Release_ini[,8][1:2,1:5]<-2
Release_ini[,10][1:2,1:5]<-3
Release_ini[,12][1:2,1:5]<-5
Release_ini[,9][3:4,1:5]<-2
Release_ini[,11][3:4,1:5]<-3
Release_ini[,13][3:4,1:5]<-5
Release_ini[,8][1:2,c(7,9,11,13,15)]<-2
Release_ini[,10][1:2,c(7,9,11,13,15)]<-2
Release_ini[,12][1:2,c(7,9,11,13,15)]<-2
Release_ini[,9][3:4,c(7,9,11,13,15)]<-2
Release_ini[,11][3:4,c(7,9,11,13,15)]<-2
Release_ini[,13][3:4,c(7,9,11,13,15)]<-2
```

```
ID_release<-c(18,51,62,67) # numéro des places de chants avec relâchers
```

```
#####
```

```
Ntot<-array(rep(0,((4*3+1)*Nboot*Nan)), dim=c(Nan,Nboot,(4*3+1)))
# tableau qui stocke les effectifs totaux de chaque année et pour chaque simulation
```

```
Npatchtot<-array(rep(0,((4*3+1)*Nboot*Nan*Npatchmax)), dim=c(Nan,Nboot,(4*3+1),Npatchmax))
# tableau qui stocke les effectifs de chaque année pour chaque place de chant et pour chaque simulation
```

```
Nrtot<-array(rep(0,((4*3+1)*Nboot*Nan)), dim=c(Nan,Nboot,(4*3+1)))
# tableau qui stocke les effectifs relâchés totaux de chaque année et pour chaque simulation
```

```
Nftot<-array(rep(0,((4*3+1)*Nboot*Nan)), dim=c(Nan,Nboot,(4*3+1)))
# tableau qui stocke les effectifs recrutés totaux de chaque année et pour chaque simulation
```

```

N0tot<-array(rep(0,((4*3+1)*Nboot*Nan)), dim=c(Nan,Nboot,(4*3+1)))
# tableau qui stocke les effectifs locaux totaux de chaque année et pour chaque simulation

for (r in (1:(4*3+1))) { # pour tous les scénarios r
  print(paste('SCENARIO',r,sep=' '))
  Release[ID_release,(1:t)]<-Release_ini[,r] # insérer le scénario de relacher dans la matrice relacher

for (boot in 1:Nboot)
{
  print(paste('SIMUL',boot,sep=' '))

#####
##          ETAT INITIAL de la POPULATION          ##
#####
  Ninit<-popinit
# effectifs initiaux
  N<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=Nan)
# tableau qui stocke les données de cette simulation pour chaque place de chant, chaque année
  N0<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=Nan)
# tableau qui stocke le nombre d'individus locaux
  Nr<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=Nan)
# tableau qui stocke le nombre d'individus relâchés (car survie et fécondité différente)
  Nf<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=Nan)
# tableau qui stocke le nombre d'individus issus des places avec des individus relâchés (car fécondité différente)
  EtatPatch<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=Nan)
# tableau qui stocke si la place de chant est active ou pas selon les années

  N0[,1]<-c(rep(0,17),3,rep(0,32),1,rep(0,10),1,rep(0,4),3,rep(0,4),1) # effectifs 2020 c(18,51,62,67,72)
  Nr[ID_release,1]<-Release_ini[,1,r] # relâchers la première année
  N<-N0+Nr
  EtatPatch[which(N[,1]>=1),1]<-1

#####
##          SIMULATIONS DES PAS DE TEMPS          ##
#####

  for (an in 1:(Nan-1))
# pour chaque pas de temps
  {
    PatchEx<-which(EtatPatch[,an]==1)
# liste des ID des places de chant actives à l'année an
    if (length(PatchEx)>0)
    {
      for (p in 1:length(PatchEx)) # pour chaque place de chant active l'année an
      {
        NumPatch<-PatchEx[p]
# récupère le numéro de la place de chant active p

        ### calcul des effectifs pour chaque place de chant active ###

```

```

Ntemp<-vector(mode = "numeric", length = 7)

## survie et fécondité ##
  Ntemp[1]<-
sum(rpois(N0[NumPatch,an],ifelse(Nf[NumPatch,an]>0|Nr[NumPatch,an]>0,F4,F1)))+rbinom(1,N0[NumPatch,a
n],s1)
# fécondité stoch démo des individus adultes qui est meilleure si présence d'individus relâchés + survie stoch des
individus déjà présents
  Ntemp[2]<-rbinom(1,Nr[NumPatch,an],s2)
# survie des individus relâchés d'une année sur l'autre
  Ntemp[3]<-sum(rpois(Nr[NumPatch,an],F2))
# fécondité des individus issus des individus relâchés (nombre de descendants)
  Ntemp[4]<-sum(rpois(Nf[NumPatch,an],F3))+rbinom(1,Nf[NumPatch,an],s1)
# survie et fécondité des individus issus des descendants des individus relâchés

## calcul du nombre d'individus qui émigrent ##
  Ntemp[5]<-rbinom(1,Ntemp[1],h1)
# males locaux survivants qui émigrent
  Ntemp[6]<-rbinom(1,Ntemp[2],h2)
# émigration des males relâchés survivants
  Ntemp[7]<-rbinom(1,Ntemp[3]+Ntemp[4],h1)
# émigration des jeunes males

## répartition des émigrants sur les places de chant en fonction de la distance ##
  if (Ntemp[5]>0){
# s'il y a au moins un émigrant parmi les locaux
  for (n in 1:Ntemp[5]){
    patchselect<-sample(seq(1,Npatchmax,1),1,prob=prob[NumPatch,])
# sélection de la place de chant la plus proche et ainsi de suite y compris les places "éteintes"
    NO[patchselect,(an+1)]<-NO[patchselect,(an+1)]+1
# ajout d'1 individu émigrant sur la place de chant sélectionnée
    N[patchselect,(an+1)]<-N[patchselect,(an+1)]+1
# ajout d'un individu à la place de chant sélectionnée
  }
}
  if (Ntemp[6]>0){
# s'il y a au moins un émigrant parmi les relâchés
  for (n in 1:Ntemp[6]){
    patchselect<-sample(seq(1,Npatchmax,1),1,prob=prob[NumPatch,])
# sélection de la place de chant la plus proche et ainsi de suite y compris les places "éteintes"
    Nr[patchselect,(an+1)]<-Nr[patchselect,(an+1)]+1
# ajout d'1 individu émigrant sur la place de chant sélectionnée
    N[patchselect,(an+1)]<-N[patchselect,(an+1)]+1
  }
}
  if (Ntemp[7]>0){
# s'il y a au moins un émigrant parmi les descendants des relâchés
  for (n in 1:Ntemp[7]){
    patchselect<-sample(seq(1,Npatchmax,1),1,prob=prob[NumPatch,])
# sélection de la place de chant la plus proche et ainsi de suite y compris les places "éteintes"

```

```

    Nf[patchselect,(an+1)]<-Nf[patchselect,(an+1)]+1
# ajout d'1 individu émigrant sur la place de chant sélectionnée
    N[patchselect,(an+1)]<-N[patchselect,(an+1)]+1
  }
}

## calcul des nouveaux effectifs à n+1 ##
  N[NumPatch,(an+1)]<-sum(Ntemp[1:4])-sum(Ntemp[5:7])
# ajoute individus aux effectifs déjà présents sur cette place de chant (y compris les immigrants d'autres places)
  NO[NumPatch,(an+1)]<-Ntemp[1]-Ntemp[5]
  Nr[NumPatch,(an+1)]<-Release[NumPatch,(an+1)]+Ntemp[2]-Ntemp[6]
  Nf[NumPatch,(an+1)]<-Ntemp[3]+Ntemp[4]-Ntemp[7]
  }
}
for (i in 1:Npatchmax)
{
  if (N[i,(an+1)]>=1)
  {
    EtatPatch[i,(an+1)]<-1
  }
}
}

#####
#          DIAGNOSTIQUE          #
#####

#on récupère les données de cette simulation
for (an in 1:Nan)
{
  Ntot[an,boot,r]<-sum(N[,an]) # somme des individus présents sur tous les patch
  Nrtot[an,boot,r]<-sum(Nr[,an]) # somme des individus relâchés présents sur tous les patch
  Nftot[an,boot,r]<-sum(Nf[,an]) # somme des individus issus des relâchés présents sur tous les patch
  NOTot[an,boot,r]<-sum(NO[,an]) # somme des individus locaux présents sur tous les patch
  for (i in 1:Npatchmax)
  {
    Npatchtot[an,boot,r,i]<-N[i,an]
  }
}

### FIN BOOTSTRAP
}

### FIN SCENARIOS
}

#####

```

```
#####  
##          OUTPUTS          ##  
#####
```

```
### Stockage des résultats pour chaque scénario démographique
```

```
## scénario OPTIMISTE
```

```
Ntot1<-Ntot  
Nrtot1<-Nrtot  
Nftot1<-Nftot  
N0tot1<-N0tot  
Npatchtot1<-Npatchtot
```

```
## scénario COUT DU RELACHER
```

```
Ntot2<-Ntot  
Nrtot2<-Nrtot  
Nftot2<-Nftot  
N0tot2<-N0tot  
Npatchtot2<-Npatchtot
```

```
## scénario DISPERSION
```

```
Ntot3<-Ntot  
Nrtot3<-Nrtot  
Nftot3<-Nftot  
N0tot3<-N0tot  
Npatchtot3<-Npatchtot
```

```
## scénario SANS GENETIQUE
```

```
Ntot4<-Ntot  
Nrtot4<-Nrtot  
Nftot4<-Nftot  
N0tot4<-N0tot  
Npatchtot4<-Npatchtot
```

```
## scénario EFFET GENETIQUE REDUIT
```

```
Ntot5<-Ntot  
Nrtot5<-Nrtot  
Nftot5<-Nftot  
N0tot5<-N0tot  
Npatchtot5<-Npatchtot
```

```
#####  
# temps d'extinction de la population #  
#####
```

```
ageext<-matrix(0,nrow=Nboot,ncol=r)  
for (i in 1:Nboot)  
{  
  for (j in 1:r){  
    ageext[i,j]<-min(which(Ntot[,i,j]==0)) # age d'extinction pour chaque simul pour chaque scénario  
  }  
}
```

```

# graphique évolution de la probabilité d'extinction de la population
couleur<-c("black","red","green",
          "blue","lightblue","purple","orange",
          "pink","darkgreen","brown","lightgreen","grey","yellow")
# pour chaque scenario démographique
prop1<-matrix(0,nrow=Nan,ncol=r)
for (i in 1:Nan)
{
  for (j in 1:r){
    prop1[i,j]<-length(which(Ntot1[i,,j]==0))/Nboot
# proportion de pop éteinte parmi les différentes simul pour chaque année pour chaque scénario
  }
}
plot(prop1[,1],type='l',bty="n",main="Evolution de la probabilité d'extinction de la population",xlab="nombre
d'années",ylab="Proportion d'extinctions dans les simulations",ylim=c(0,1))
for (i in 2:r){
  lines(prop1[,i],col= couleur[i])
}
abline(h = 0.5, lty=2,lwd=1)

prop2<-matrix(0,nrow=Nan,ncol=r)
for (i in 1:Nan)
{
  for (j in 1:r){
    prop2[i,j]<-length(which(Ntot2[i,,j]==0))/Nboot # proportion de pop éteinte parmi les différentes simul pour
chaque année pour chaque scénario
  }
}
plot(prop2[,1],type='l',bty="n",main="Evolution de la probabilité d'extinction de la population",xlab="nombre
d'années",ylab="Proportion d'extinctions dans les simulations",ylim=c(0,1))
for (i in 2:r){
  lines(prop2[,i],col= couleur[i])
}
abline(h = 0.5, lty=2,lwd=1)

prop3<-matrix(0,nrow=Nan,ncol=r)
for (i in 1:Nan)
{
  for (j in 1:r){
    prop3[i,j]<-length(which(Ntot3[i,,j]==0))/Nboot # proportion de pop éteinte parmi les différentes simul pour
chaque année pour chaque scénario
  }
}
plot(prop3[,1],type='l',bty="n",main="Evolution de la probabilité d'extinction de la population",xlab="nombre
d'années",ylab="Proportion d'extinctions dans les simulations",ylim=c(0,1))
for (i in 2:r){
  lines(prop3[,i],col= couleur[i])
}
abline(h = 0.5, lty=2,lwd=1)

```

```

prop4<-matrix(0,nrow=Nan,ncol=r)
for (i in 1:Nan)
{
  for (j in 1:r){
    prop4[i,j]<-length(which(Ntot4[i,,j]==0))/Nboot # proportion de pop éteinte parmi les différentes simul pour
chaque année pour chaque scénario
  }
}
plot(prop4[,1],type='l',bty="n",main="Evolution de la probabilité d'extinction de la population",xlab="nombre
d'années",ylab="Proportion d'extinctions dans les simulations",ylim=c(0,1))
for (i in 2:r){
  lines(prop4[,i],col= couleur[i])
}
abline(h = 0.5, lty=2,lwd=1)

# identification des meilleurs scénarios de relâcher pour chaque scénario démographique
which((prop1[30,])==min(prop1[30,])) # scénario avec prop d'extinction minimale au bout de 30 ans
which((prop2[30,])==min(prop2[30,])) # scénario avec prop d'extinction minimale au bout de 30 ans
which((prop3[30,])==min(prop3[30,])) # scénario avec prop d'extinction minimale au bout de 30 ans
which((prop4[30,])==min(prop4[30,])) # scénario avec prop d'extinction minimale au bout de 30 ans

#####
## EFFECTIFS APRES 10, 20 & 30 ANS D'APRES LE MEILLEUR SCENARIO ##
#####
## effectifs totaux

a3<-quantile(Ntot1[30,, which((prop1[30,])==min(prop1[30,]))],probs=c(0.1,0.5,0.9))
a2<-quantile(Ntot1[20,, which((prop1[30,])==min(prop1[30,]))],probs=c(0.1,0.5,0.9))
a1<-quantile(Ntot1[10,, which((prop1[30,])==min(prop1[30,]))],probs=c(0.1,0.5,0.9))

b3<-quantile(Ntot2[30,,which((prop2[30,])==min(prop2[30,]))],probs=c(0.1,0.5,0.9))
b2<-quantile(Ntot2[20,,which((prop2[20,])==min(prop2[20,]))],probs=c(0.1,0.5,0.9))
b1<-quantile(Ntot2[10,,which((prop2[10,])==min(prop2[10,]))],probs=c(0.1,0.5,0.9))

c3<-quantile(Ntot3[30,,which((prop3[30,])==min(prop3[30,]))],probs=c(0.1,0.5,0.9))
c2<-quantile(Ntot3[20,,which((prop3[20,])==min(prop3[20,]))],probs=c(0.1,0.5,0.9))
c1<-quantile(Ntot3[10,,which((prop3[10,])==min(prop3[10,]))],probs=c(0.1,0.5,0.9))

d3<-quantile(Ntot4[30,,which((prop4[30,])==min(prop4[30,]))],probs=c(0.1,0.5,0.9))
d2<-quantile(Ntot4[20,,which((prop4[20,])==min(prop4[20,]))],probs=c(0.1,0.5,0.9))
d1<-quantile(Ntot4[10,,which((prop4[10,])==min(prop4[10,]))],probs=c(0.1,0.5,0.9))

taille_pop_4_scénarios<-rbind(a1,a2,a3,b1,b2,b3,c1,c2,c3,d1,d2,d3)
write.csv(taille_pop_4_scénarios,"taille_pop_4_scénarios.csv")

## effectifs de chaque place de chant
# pour un scénario r donné

quant101<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=3)

```

```

for (i in 1:Npatchmax) {
quant101[i]<-quantile(Npatchtot1[10,,which((prop1[30,])==min(prop1[30,])),i],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}
quant201<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=3)
for (i in 1:Npatchmax) {
  quant201[i]<-quantile(Npatchtot1[20,,which((prop1[30,])==min(prop1[30,])),i],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}
quant301<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=3)
for (i in 1:Npatchmax) {
  quant301[i]<-quantile(Npatchtot1[30,,which((prop1[30,])==min(prop1[30,])),i],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}

quant102<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=3)
for (i in 1:Npatchmax) {
  quant102[i]<-quantile(Npatchtot2[10,,which((prop2[30,])==min(prop2[30,])),i],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}
quant202<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=3)
for (i in 1:Npatchmax) {
  quant202[i]<-quantile(Npatchtot2[20,,which((prop2[30,])==min(prop2[30,])),i],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}
quant302<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=3)
for (i in 1:Npatchmax) {
  quant302[i]<-quantile(Npatchtot2[30,,which((prop2[30,])==min(prop2[30,])),i],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}

quant103<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=3)
for (i in 1:Npatchmax) {
  quant103[i]<-quantile(Npatchtot3[10,,which((prop3[30,])==min(prop3[30,])),i],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}
quant203<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=3)
for (i in 1:Npatchmax) {
  quant203[i]<-quantile(Npatchtot3[20,,which((prop3[30,])==min(prop3[30,])),i],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}
quant303<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=3)
for (i in 1:Npatchmax) {
  quant303[i]<-quantile(Npatchtot3[30,,which((prop3[30,])==min(prop3[30,])),i],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}

quant104<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=3)
for (i in 1:Npatchmax) {
  quant104[i]<-quantile(Npatchtot4[10,,which((prop4[30,])==min(prop4[30,])),i],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}
quant204<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=3)
for (i in 1:Npatchmax) {
  quant204[i]<-quantile(Npatchtot4[20,,which((prop4[30,])==min(prop4[30,])),i],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}
quant304<-matrix(0,nrow=Npatchmax,ncol=3)
for (i in 1:Npatchmax) {
  quant304[i]<-quantile(Npatchtot4[30,,which((prop4[30,])==min(prop4[30,])),i],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}

```

```

quant_all_places<-
cbind(quant101,quant201,quant301,quant102,quant202,quant302,quant103,quant203,quant303,quant104,qu
ant204,quant304)
write.csv(quant_all_places,"quant_all_places.csv")

```

```

#####
###graphique comparatif de la trajectoire des effectifs de coqs pour 3 scénarios pour le modèle « effet génétique
réduit »

```

```

# pour le scénario 1 (sans relâcher)
eff1<-matrix(0,nrow=3,ncol=Nan)
for (i in 1:Nan)
{
  eff1[,i]<-quantile(Ntot5[i,,1],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}

```

```

plot(eff1[2,],type='l',xlab='Années',ylab='Nombre de mâles adultes',ylim=c(min(eff1),max(eff1)))
lines(eff1[1,],lty=2)
lines(eff1[3,],lty=2)
abline(v = 10, lty=2,lwd=1)

```

```

# pour le scénario 2
eff2<-matrix(0,nrow=3,ncol=Nan)
for (i in 1:Nan)
{
  eff2[,i]<-quantile(Ntot5[i,,2],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}

```

```

plot(eff2[2,],type='l',xlab='Années',ylab='Nombre de mâles adultes',ylim=c(min(eff2),max(eff2)))
lines(eff2[1,],lty=2)
lines(eff2[3,],lty=2)

```

```

# pour le scénario 13
eff13<-matrix(0,nrow=3,ncol=Nan)
for (i in 1:Nan)
{
  eff13[,i]<-quantile(Ntot5[i,,13],probs=c(0.1,0.5,0.9))
}

```

```

plot(eff13[2,],type='l',lwd=2,col="green",xlab='Années',ylab='Nombre de mâles adultes',
ylim=c(min(eff1),max(eff13)))
lines(eff13[1,],lty=2,col="green")
lines(eff13[3,],lty=2,col="green")
lines(eff2[2,],lty=1,lwd=2,col="blue")
lines(eff2[1,],lty=2,col="blue")
lines(eff2[3,],lty=2,col="blue")
lines(eff1[2,],lwd=2,lty=1)
lines(eff1[1,],lty=2)
lines(eff1[3,],lty=2)

```

```
#####
### graphiques pour représenter la trajectoire de chaque simulation pour chaque catégorie d'adultes
# tous les coqs
plot(Ntot[,1,1],ylim=c(min(Ntot1[,,]),max(Ntot1[,,])),type='l',xlab='years',ylab='Number of adults')
for (i in 2:Nboot)
{
  for (j in 2:r){
    lines(Ntot1[,i,r],col=i)
  }
}

# coqs relâchés
plot(Nrtot1[,1,1],ylim=c(min(Nrtot1[,,]),max(Nrtot1[,,])),type='l',xlab='years',ylab='Number of adults')
for (i in 2:Nboot)
{
  for (j in 2:r){
    lines(Nrtot1[,i,r],col=i)
  }
}

# coqs descendants des individus relâchés
plot(Nftot1[,1,1],ylim=c(min(Nftot1[,,]),max(Nftot1[,,])),type='l',xlab='years',ylab='Number of adults')
for (i in 2:Nboot)
{
  for (j in 2:r){
    lines(Nftot1[,i,r],col=i)
  }
}

# coqs locaux et leurs descendants
plot(N0tot1[,1,1],ylim=c(min(N0tot1[,,]),max(N0tot1[,,])),type='l',xlab='years',ylab='Number of adults')
for (i in 2:Nboot)
{
  for (j in 2:r)
  {
    lines(N0tot1[,i,j],col=i)
  }
}

#####
```