
Acquisition de connaissances sur l'écologie du Choucas des tours (*Corvus monedula*) en région Bretagne (2022)



Rémi Chambon

&

Sébastien Dugravot

*Université de Rennes 1 – Unité BOREA
MNHN, CNRS 8067, SU, IRD 207, UCN, UA
Rennes*

Table des matières

1. Contexte de l'étude	1
2. Synthèse bibliographique des principales connaissances sur l'écologie de l'espèce	4
2.1. Caractéristiques générales.....	4
2.1.1. Morphologie générale.....	4
2.1.2. Distinction des classes d'âge sur la base du plumage.....	4
2.1.3. Répertoire vocal.....	5
2.2. Aire de distribution et habitats favorables	5
2.3. Statut juridique	6
2.4. Tailles de populations et tendances démographiques	7
2.4.1. Au niveau européen.....	7
2.4.2. Au niveau national	7
2.5. Déplacements au cours du cycle annuel.....	7
2.6. Ecologie trophique	8
2.6.1. Composante animale	8
2.6.2. Composante végétale	9
2.7. Ecologie de la reproduction	9
2.7.1. Mode d'appariement et système de reproduction	9
2.7.2. Substrats de nidification.....	9
2.7.3. Construction du nid	10
2.7.4. Ponte et incubation	11
2.7.5. Elevage et émancipation des jeunes.....	11
2.7.6. Philopatrie reproductrice et natale	12
2.8. Grégarité et fonctionnement social au cours du cycle annuel	13
2.9. Facteurs de mortalité et estimation de survie (hors-prélèvements)	13
2.10. Le Choucas des tours en Bretagne.....	14
2.10.1. Historique de la présence et des tendances démographiques départementales.....	14
2.10.2. Nuisances en milieu urbain et dégâts sur cultures en milieu agricole.....	14
2.10.3. Dérogations au statut de protection	15
2.10.4. Efficacité contestée des méthodes de gestion actuelles	16
3. Volet I – Taille de population reproductrice et distribution des couples	17
3.1. Estimation du nombre de couples reproducteurs	17
3.1.1. Habitats considérés.....	17
3.1.2. Echantillonnage des habitats considérés	19

3.1.3.	Prospection du bâti	21
3.1.4.	Correction des effectifs comptés	22
3.1.5.	Descriptions exploratoires de la présence de nicheurs dans les aires prospectées	25
3.1.6.	Extrapolation agrégée départementale	28
3.1.7.	Interprétations, limites et perspectives	30
3.2.	Corrélat de la distribution des couples reproducteurs sur le territoire breton	32
3.2.1.	Analyses inférentielles liées à la taille de colonie en centre-ville	32
3.2.2.	Interprétations, limites et perspectives	37
4.	Volet II – Utilisation de l’espace agricole	40
4.1.	Capture, marquage et équipement de télémétrie	40
4.2.	Suivi télémétrique	42
4.2.1.	Paramétrage des traceurs GPS et périodes d’acquisition	42
4.2.2.	Segmentation comportementale de trajectoire	43
4.2.3.	Attribution d’un type d’habitat à chaque localisation	44
4.2.4.	Patrons individuels de recherche alimentaire journalière en espace agricole	45
4.3.	Interprétations, limites et perspectives	62
5.	Volet III – Régimes alimentaires	66
5.1.	Echantillonnage : individus prélevés, dissections et prélèvements biologiques	66
5.2.	Contenu qualitatif des gésiers	67
5.2.1.	Tri du contenu en taxons alimentaires	67
5.2.2.	Analyse du contenu	68
5.3.	Analyses isotopiques sur tissu musculaire	71
5.3.1.	Echantillons et préparation	71
5.3.2.	Analyse de la contribution relative des catégories de proies	72
5.3.3.	Description de la niche isotopique par catégorie d’oiseau	75
5.4.	Interprétations, limites et perspectives	76
6.	Synthèse conclusive de l’étude	78
6.1.	Principaux résultats du Volet I	78
6.2.	Principaux résultats du Volet II	78
6.3.	Principaux résultats du Volet III	78
6.4.	Conclusion générale	79
7.	Annexes des différents volets de l’étude	80
8.	Références bibliographiques	97

1. Contexte de l'étude

L'expansion de la superficie des habitats urbains (Coutellier, 2003, Van der Ree & McCarthy, 2005), en réponse à l'accroissement de la population humaine et à l'évolution des activités anthropiques, s'est accompagnée d'une modification du paysage par un changement des pratiques agricoles (Baudry & Jouin, 2003). La transformation résultante des habitats et la perte de certaines de leurs ressources sont connues pour leurs impacts négatifs sur la biodiversité à différentes échelles (Kark *et al.*, 2007, Grimm *et al.*, 2008, Elmqvist *et al.*, 2016). Toutefois, certaines espèces animales sont couramment observées en milieux anthropisés, en raison de leur tolérance écologique et de leur plasticité comportementale, et grâce aux sites de reproduction et/ou aux ressources alimentaires fournies par les habitats urbains et agricoles périurbains (McKinney, 2006, Kark *et al.*, 2007, Coleman & Barclay, 2012). Ainsi, un certain nombre d'espèces d'oiseaux, qualifiées d'anthropophiles, utilisent différentes structures du bâti urbain pour leur nidification, et les ressources environnantes pour leur alimentation (Bonier *et al.*, 2007, Kark *et al.*, 2007, Godet, 2017).

Parmi les oiseaux vivant à proximité immédiate de l'Homme, plusieurs espèces de Corvidés peuvent être source de nuisances (désagréments, risques sanitaires, et de dommages agricoles notamment). Elles sont alors placées par décret ministériel sur la liste des espèces susceptibles d'occasionner des dégâts (ESOD ; Corneille noire, *Corvus corone*, Corbeau freux, *Corvus frugilegus*, Pie bavarde, *Pica pica*, Geai des chênes, *Garrulus glandarius*). Ce statut juridique implique que les individus appartenant à ces espèces peuvent être détruits, dans certains départements français, toute l'année dans le but de limiter les nuisances et notamment les pertes économiques liées aux activités agricoles. Cependant, l'efficacité et l'éthique de ces mesures sont souvent remises en cause (Chiron & Juliard, 2013, Preininger *et al.*, 2019, Heineman *et al.*, 2020, Jiguet, 2020), nécessitant alors la reconsidération des actions en place, pour une gestion mieux adaptée au contexte problématique et à chaque population concernée (ajustement des mesures en place, déploiement de mesures complémentaires ou adoption de mesures alternatives ; visant les espèces et/ou les activités humaines impliquées).

Cette nécessité est d'autant plus importante pour les espèces possédant un statut juridique de protection. En effet, conformément à la Convention de Bern (1979), il est possible de détruire certains individus appartenant à une espèce possédant un statut juridique de protection « afin de prévenir des dommages importants [...] et dans l'intérêt de la santé et de la sécurité publique, s'il n'existe pas d'autre solution satisfaisante et si cela ne nuit pas à la survie de la population ». Pour ces espèces, la réflexion des mesures de gestion à adopter doit alors reposer sur un bilan détaillé et rigoureux des nuisances qui leur sont attribuées, mais également sur une connaissance solide de l'écologie et de l'état des populations concernées. En particulier, il est nécessaire de comprendre la dynamique démographique de ces populations, d'accéder à une meilleure connaissance des facteurs influençant la distribution des individus au sein du territoire concerné, d'identifier les catégories d'individus responsables des nuisances (catégories d'âge et de sexe), et de caractériser l'activité journalière fine de ces catégories d'individus au cours des périodes clefs pour mieux comprendre les comportements assimilables aux nuisances.

Le Choucas des tours est une espèce de Corvidé semi-coloniale (colonie à densité variable et non-obligatoire), anthropophile et protégée. Nichant initialement au niveau de cavités naturelles, l'espèce a progressivement investi les cavités artificielles, telles que les conduits de cheminées du bâti urbain et rural (Guermeur & Monat, 1980). Par ailleurs, les individus se nourrissent principalement dans les espaces agricoles environnants. En Bretagne, la taille de la population de Choucas des tours aurait augmenté de façon significative au cours des dernières décennies, en particulier dans les départements du Finistère et des Côtes d'Armor, s'accompagnant d'importants dommages économiques agricoles et d'autres problématiques (risques sanitaires, nuisances sonores, et risques d'incendies dans les conduits de cheminées). Par conséquent, des dérogations au statut de protection de l'espèce visant la destruction d'individus dans certains départements ont été mises en place depuis 2007. Cependant, l'éthique et l'efficacité de ces mesures sont contestées, en raison du manque de caractérisation des dégâts imputables à l'espèce, de démonstration de l'efficacité des prélèvements d'individus au regard de la problématique, de preuve d'absence d'atteinte à l'état de conservation local de cette espèce protégée, et d'explorations rigoureuses de solutions alternatives.

Dans ce cadre, le Service Patrimoine Naturel de la DREAL (Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement) Bretagne a passé commande d'un projet scientifique visant à acquérir des connaissances sur l'écologie de l'espèce en région Bretagne, afin de fournir une base de connaissances permettant à terme la réflexion concernant les mesures de gestion pertinentes à envisager. Le projet a été divisé en trois volets (développés au fil du texte) dont les objectifs et sous-études constitutives sont présentés ci-dessous :

- **Volet I** – définition et mise en place d'un protocole standardisé permettant une première estimation du nombre de couples reproducteurs dans un ensemble de sites visant à être (potentiellement) suivis dans le temps comme proxy de l'évolution temporelle de la taille de population au niveau départemental (niveau de la prise de certaines décisions administratives concernant l'espèce) ; avec une estimation (non-exhaustive) de la taille de population reproductrice départementale par extrapolation sur la base de ces sites (commande spécifique de la DREAL Bretagne) ; et une analyse de l'influence potentielle d'un ensemble de variables liées au contexte spatial et paysager sur la distribution des couples au sein du territoire breton, sur la base des sites prospectés,
- **Volet II** – initiation de sous-études visant l'estimation des paramètres démographiques de la population (taux mortalité, natalité, émigration et immigration) à différentes échelles spatiales, *via* un programme de baguage individuel et un programme de suivi de la reproduction au nid ; et étude fine de l'utilisation journalière de l'espace agricole par différentes classes d'âge d'oiseaux dans un contexte de recherche alimentaire,
- **Volet III** – analyse des régimes alimentaires des catégories d'individus (différentes classes d'âges et de sexe) constituant la population dans une aire à dégâts agricoles.

Dans sa globalité, le projet de recherche est cofinancé par la DREAL Bretagne et la Fondation François Sommer, et a été initié début 2020, avec une fin prévue pour l'automne 2022. Il est à noter que la pandémie de 2020 (COVID-19) a eu des conséquences sur le projet : un retard sur certaines analyses, la majorité du travail de terrain de 2020 repoussé à 2021 (excluant alors la possibilité d'améliorer certains protocoles sur ces deux années), et une impossibilité à considérer certaines

sous-parties de l'étude dans le temps initialement imparti (spécifié au fil du texte). Sur la base d'une fin de projet prévue pour l'automne 2022, il est à noter que le présent rapport est à considérer comme un rapport intermédiaire avancé.

D'un point de vue scientifique, l'équipe de recherche est composée de Rémi Chambon (chercheur contractuel à temps plein sur l'étude et co-responsable de l'étude) et Sébastien Dugravot (enseignant-chercheur, responsable de l'étude). Elle s'est entourée de chercheurs spécialistes (Aurélien Besnard pour le protocole global du **Volet I**, Frédéric Jiguet et Jérôme Fournier pour les outils et méthodes de marquage et de suivi individuels déployés dans le **Volet II**, et Alexandre Carpentier pour la supervision des analyses isotopiques du **Volet III**) afin d'assurer la prise en compte d'un regard extérieur tout au long de l'étude. Une partie des travaux réalisés a nécessité la contribution précieuse d'étudiant(e)s lors de stages universitaires (Marine Proux, Caroline Trochard, Guillaume Abraham, Chloé Bessagnet, Ayrton Guerillon, Célia Cassou-Leins, Ganaëlle Laout, Montaine Peson, Clara Mainprize, et Maria Lugué). Enfin, l'ensemble des personnes et organismes ayant contribué directement ou indirectement à l'étude, à tous niveaux d'implication, sont chaleureusement remerciées par l'équipe de recherche (en particulier : agriculteurs, piégeurs, lieutenants de loupeterie, services communaux, DREAL Bretagne, Directions Départementales des Territoires et de la Mer – DDTM – de Bretagne, Office Français de la Biodiversité – OFB, Chambre Régionale d'Agriculture de Bretagne, Eureden, Arvalis, associations naturalistes : Bretagne Vivante, Ligue pour la Protection des Oiseaux, et Groupe d'Etudes Ornithologiques des Côtes d'Armor).

La suite du présent rapport est construite de la façon suivante (dans cet ordre) : une synthèse bibliographique résumant de façon structurée les principales connaissances déjà existantes, relatives à l'écologie du Choucas des tours, l'enchaînement du **Volet I**, **Volet II** et **Volet III**, la présentation d'une synthèse des principaux apports relatifs à ces différents volets avec une conclusion générale, et enfin la présentation des annexes (associées aux trois volets d'étude) et la liste des références bibliographiques citées.

Par ailleurs, dans l'ensemble du présent rapport, les oiseaux seront fréquemment distingués selon leur classe d'âge. Une nomenclature et des abréviations (notamment pour les tableaux et graphiques) spécifiques seront utilisées. Cette catégorisation des oiseaux s'est basée sur des différences d'aspect, comportementales et de maturité sexuelle (détaillées au fil de la synthèse bibliographique). Les abréviations proviennent du système de nomenclature du C.R.B.P.O. (Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris). Ainsi, pour simplification, les dénominations et abréviations associées seront les suivantes :

- les oiseaux âgés de moins d'un an et considérés durant leur 1^{ère} année civile (jeunes de l'année) seront dénommés « **jeunes** » avec l'abréviation « **1A** »,
- les oiseaux âgés d'environ un an et considérés durant leur 2^{ème} année civile seront dénommés « **immatures** » avec l'abréviation « **2A** » – globalement non-reproducteurs, la grande majorité des reproducteurs étant *a priori* plus âgés,
- les oiseaux âgés d'environ deux ans et plus et ainsi considérés au-delà de leur 2^{ème} année civile seront dénommés « **adultes** » avec l'abréviation « **+2A** » – reproducteurs, bien que certains individus de cette classe d'âge ne soient potentiellement pas reproducteurs une année donnée (si non-appariés, notamment).

2. Synthèse bibliographique des principales connaissances sur l'écologie de l'espèce

Cette partie du rapport consiste en une synthèse structurée de nombreuses informations relatives à l'écologie du Choucas des tours, tirées des principaux travaux (soumis à un comité scientifique de relecture ou non) réalisés sur cette espèce. Il est toutefois nécessaire de garder à l'esprit que la population d'oiseaux concernée par ces études, ainsi que la date de ces travaux (année et saison), peuvent constituer une limite à la généralisation de certains traits.

2.1. Caractéristiques générales

2.1.1. Morphologie générale

Le Choucas des tours, *Corvus monedula*, est un oiseau passeriforme de la famille des Corvidés. D'aspect général noirâtre, il est plus petit (taille 40 cm, envergure 70 cm) que ses proches parents, le Corbeau freux et la Corneille noire, espèces avec lesquelles il est susceptible d'être confondu. Son bec court et son port de tête assez haut lui confèrent une silhouette particulière. L'arrière de la tête (nuque) de couleur grisâtre se distingue du reste du plumage beaucoup plus sombre. L'iris est pâle (gris blanc à bleu pâle) chez les adultes. Il n'y a pas de dimorphisme sexuel marqué, bien que les mâles (190-260 g) soient globalement plus gros que les femelles (180-240 g), (Demongin, 2020). Lorsque les membres d'un couple sont présents ensemble sur un site de nidification potentiel, le mâle peut éventuellement se distinguer de la femelle par sa corpulence plus importante et la couleur plus claire de sa nuque (Soler, 2014).

2.1.2. Distinction des classes d'âge sur la base du plumage

Jusqu'à trois classes d'âge peuvent être distinguées sur la base du plumage en fonction de la saison (Demongin, 2020) :

- les jeunes (1A) ont typiquement des plumes de tête noires ou brunâtres ternes présentant peu de contraste avec la nuque, cette dernière étant nettement plus sombre que celle des oiseaux des deux autres classes d'âge (**Figure 1 et 2**). Une mue partielle (petites et moyennes couvertures, et tectrices) a lieu entre juillet et septembre.
- les immatures (2A, globalement décrits comme non-reproducteurs) peuvent être distingués aisément des adultes jusqu'à fin mai. Les plumes des ailes (rémiges et couvertures) sont brunes (**Figure 1 et 2**) et contrastant nettement avec le reste du plumage, plus sombre. Une mue complète a lieu entre mai et octobre.
- les adultes (+2A, âgés de plus d'un an et typiquement reproducteurs) revêtent un plumage de couleur noir ne présentant pas de contraste au niveau de l'aile (**Figure 1 et 2**). Une mue complète a lieu légèrement plus tardivement que pour les immatures.

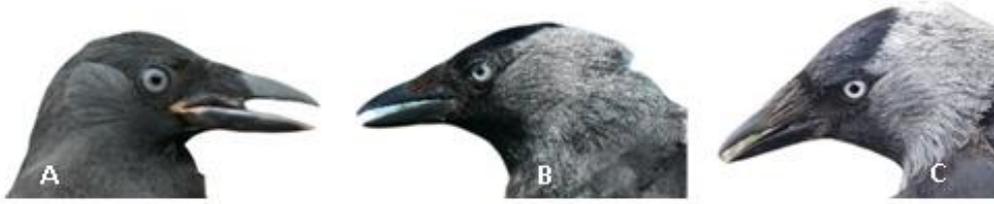


Figure 1. Tête de Choucas des tours A) jeune (1A), présentant peu de contraste entre la nuque et le reste de la tête, avec les commissures du bec claires, au moins jusqu'à juillet à septembre, B) immature (2A), avec présence d'une nuque claire contrastant bien avec le reste de la tête, relativement comparable avec un individu C) adulte (+2A).



Figure 2. Plumes des ailes de couleur A) brune chez les individus immatures (2A), avant la mue complète ayant lieu de mai à octobre, B) noire chez les individus adultes (+2A).

2.1.3. Répertoire vocal

Ses manifestations vocales sont particulièrement caractéristiques de l'espèce. Les cris les plus fréquents sont souvent émis lors du vol, et sont aigus et retentissants (« tchack » ou « kiack »). Au sein de son répertoire vocal, on trouve également d'autres cris évoquant des sortes de jappements ou de croassements, ainsi qu'un cri court, quelque peu métallique de type « Kyow » (Cramp & Perrins, 1994).

2.2. Aire de distribution et habitats favorables

L'aire de distribution du Choucas des tours couvre une grande partie de la zone Paléarctique occidentale (Figure 3), où il est représenté par trois sous espèces (*spermologus* à l'ouest de l'Europe ; *monedula* au nord ; *soemmerringii* à l'est). Au sein de cette aire, la présence de couples reproducteurs est cependant assez inégale et semble être contrainte par la disponibilité des substrats de nidification en densité suffisante pour satisfaire les exigences requises pour cette espèce semi-coloniale. Il évite les grandes zones forestières et les zones de haute montagne (Altitude maximale de reproduction constatée d'1 230 m ; Cramp & Perrins, 1994). Il est très peu commun dans les grandes zones de plaines ouvertes, dans les paysages arides et les grandes zones humides, mais semble particulièrement abondant dans les habitats de plaines agricoles avec pâtures (Keller *et al.*, 2020) (Figure 4).

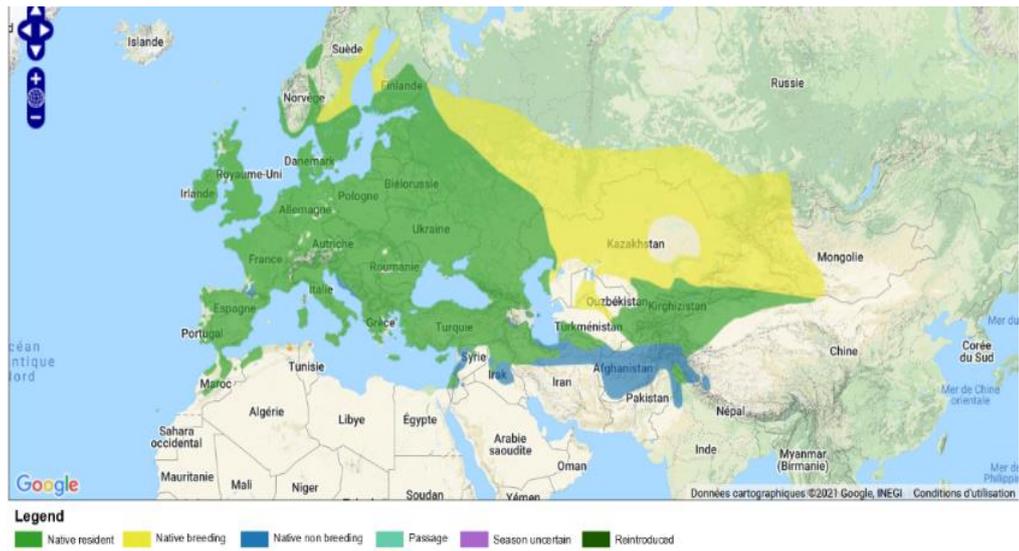


Figure 3. Aire de distribution mondiale du Choucas des tours. *Source : BirdLife internationale, 2022.*

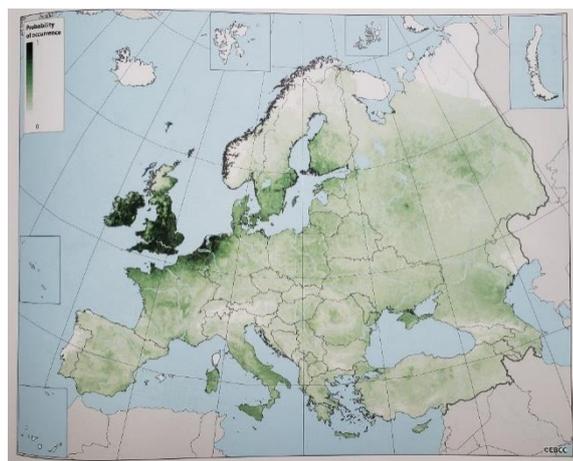


Figure 4. Probabilité d'occurrence des couples reproducteurs de Choucas des tours en Europe. *Source : Keller et al., 2020.*

2.3. Statut juridique

Au niveau international, le Choucas des tours est inscrit à l'annexe III de la Convention de Berne, qui fixe la liste des espèces animales protégées. Cependant, il figure également sur l'annexe II/2 de la directive Oiseaux, en tant qu'espèce susceptible d'être chassée.

En France, l'espèce est classée comme protégée par l'arrêté ministériel du 29 octobre 2009, fixant la liste des oiseaux protégés sur l'ensemble du territoire, ainsi que les modalités de leur protection. À ce titre, sa destruction est interdite, sauf dérogation prévue par l'article L. 411.2, permettant alors la destruction d'un certain nombre d'individus « *afin de prévenir des dommages importants [...] et dans l'intérêt de la santé et de la sécurité publique, s'il n'existe pas d'autre solution satisfaisante et si cela ne nuit pas à la survie de la population* ».

2.4. Tailles de populations et tendances démographiques

2.4.1. Au niveau européen

La population européenne est considérée comme stable aussi bien sur le long terme (1980 - 2012) que depuis le début du XXI^e siècle, et estimée entre 20 000 000 et 40 000 000 de couples ([Birdlife international, 2021](#)) répartis sur un territoire de 26 000 000 Km². L'espèce est classée LC (préoccupation mineure) sur la liste rouge internationale de l'UICN. Toutefois, de fortes disparités dans les tendances démographiques ont été détectées selon les pays ou les régions considérées. D'une manière générale, quelque soit la zone géographique considérée, la tendance démographique locale de l'espèce, semble particulièrement corrélée à la disponibilité en sites de nidification et à la disponibilité en ressources trophiques.

Ainsi, au Royaume-Uni, la population reproductrice a augmenté d'environ 50% lors des vingt dernières années, et ce probablement en raison d'une nette amélioration du succès reproducteur moyen de l'espèce sur le territoire britannique ([Woodward et al., 2020](#)), en lien avec les modifications des pratiques agricoles ([Wretenberg et al., 2006](#)). Ainsi, Gregory & Marchant (1996) ont constaté que l'augmentation était particulièrement importante dans les habitats agricoles où la culture céréalière et les pâtures cohabitaient.

Inversement, en Allemagne, la population de Choucas des tours a largement décliné à la fin du XX^e siècle et au début du XXI^e siècle, principalement en raison de la raréfaction des sites de reproduction, suite aux rénovations ou démolitions d'anciens bâtiments laissant la place à l'apparition de zones industrielles sans possibilité de nidification ([Westermann et al., 2006](#)). Les mêmes causes ont *a priori* entraîné les mêmes conséquences en Ukraine, en Slovénie et plus globalement en Europe Orientale ([Soler, 2014](#) ; [Bozic, 2016](#), [Brezghunova & Sinna, 2020](#)). En Espagne, après une augmentation au cours du XX^e siècle liée à l'expansion de l'agriculture ([Soler, 2014](#)), un déclin de la population a été constaté au début du XXI^e siècle ([Seoane & Carrascal, 2007](#)), estimé à environ 40% entre 1998 et 2012 ([BirdLife, 2013](#)). Enfin, en Suisse, les populations reproductrices sont menacées (classées VU – vulnérables – sur la liste rouge des oiseaux nicheurs) et ont un statut d'espèce prioritaire pour l'établissement de plan de restauration.

2.4.2. Au niveau national

La population nicheuse en France métropolitaine (Statut UICN : LC) a été évaluée entre 150 000 et 300 000 couples ([Issa & Muller, 2015](#)) et considérée comme étant en déclin modéré sur la période de 1989 à 2002, mais en augmentation sur la période 2001-2012 ([Issa & Muller, 2015](#)). De même l'indicateur STOC-EPS témoigne d'une augmentation de l'espèce de 86% entre 2001 et 2019 ([Fontaine et al., 2020](#)). La population hivernante, est quant à elle estimée à un million d'individus ([Issa & Muller, 2015](#)).

2.5. Déplacements au cours du cycle annuel

Les individus de l'ouest de l'Europe appartenant à la sous-espèce *spermologus* sont essentiellement sédentaires. Ils peuvent toutefois être rejoints en hiver par des individus des deux autres sous-espèces qui sont migratrices.

Chez la population de l'ouest de l'Europe, les adultes apparaissent comme relativement peu mobiles au cours du cycle annuel et n'effectueraient que de courts déplacements, l'attachement au site de nidification et sa défense ayant lieu une grande partie de l'année (Roëll, 1978). Ainsi, chez les adultes nicheurs, les déplacements en période de reproduction n'excèderaient pas quelques centaines de mètres autour du site de nidification, pour passer à quelques kilomètres en dehors de la période de reproduction (Meyrier *et al.*, 2017). Il est cependant noté dans la littérature, qu'une faible proportion d'individus, essentiellement des jeunes, sont susceptibles de quitter les zones de reproduction à l'automne, et parcourir des distances au-delà d'une centaine de kilomètres (Yeatman-Berthelot, 1991).

2.6. Ecologie trophique

Le Choucas des tours est une espèce dont le régime alimentaire peut varier de manière importante selon la zone dans laquelle il vit et en fonction des saisons (Soler *et al.*, 1990 ; Cramp & Perrins, 1994). Un nombre important d'études ont été réalisées sur les contenus stomacaux de cadavres de Choucas des tours (voir références dans Cramp & Perrins, 1994). Il est important de souligner que l'étude de ces contenus stomacaux reflète plutôt bien le régime alimentaire de l'espèce dans la mesure où la digestion post-mortem est quasi absente chez celle-ci (Soler et Alcalá, 1988). Les études réalisées ont montré que dans pratiquement tous les contenus stomacaux, des composants à la fois animaux et végétaux ont été trouvés (Cramp & Perrins, 1994). On trouve également quasiment systématiquement une fraction minérale constituée de petits cailloux (gastrolithes), tous d'une taille relativement similaire, et qui, une fois ingérés, permettraient de favoriser le broyage des aliments (principalement des céréales) dans le gésier (Soler *et al.*, 1990). En termes de volume, la fraction végétale prédomine généralement sur la fraction animale (voir références dans Soler *et al.*, 1990). Une variation saisonnière basée principalement sur une augmentation de la composante d'origine animale au cours du printemps (mars à juin) est également observée (Soler *et al.*, 1990), ce qui est cohérent avec le fait que les adultes utiliseraient quasiment exclusivement les arthropodes pour nourrir leurs oisillons au nid (Holyoak, 1968, Goodwin 1976, Henderson & Hart, 1995, Soler 2014). Plus généralement, il a été montré en environnement contrôlé que les individus étaient capables de se spécialiser dans des techniques de recherche alimentaire, leur permettant d'améliorer leur efficacité dans cette tâche (Partridge & Green, 1987).

2.6.1. Composante animale

Parmi la composante animale, les arthropodes constituent toujours la majorité des proies retrouvées dans les gésiers (Cramp & Perrins, 1994). En Espagne, dans la province de Grenade, les groupes représentant le pourcentage de biomasse la plus élevée, au cours de l'ensemble du cycle annuel, sont les Hyménoptères (28.6%) – principalement des fourmis, les Coléoptères (19.5%), les Orthoptères (18.1%), les Gastéropodes (12.6%), les Lépidoptères (4.8%) et les Hétéroptères (2.5%) (Soler *et al.*, 1990). Il existe toutefois une nette variation saisonnière du régime alimentaire d'origine animale : en été et en automne, les fourmis prédominent, alors qu'en hiver et au début du printemps, la base de l'alimentation animale est composée de Coléoptères, tandis qu'en avril et mai, le groupe avec la biomasse la plus élevée est celui des Orthoptères (Soler *et al.*, 1990). Les mêmes groupes, avec des proportions différentes en fonction des saisons et des sites, sont retrouvés dans les différentes régions européennes dans lesquelles ce type d'étude a été mené (Cramp & Perrins, 1994). Il convient également de souligner que lorsque l'on prend en compte l'ensemble des études

réalisées sur l'alimentation du Choucas des tours, il en ressort que cette espèce à un comportement de prédateurs de vertébrés nettement moins prononcé que les autres corvidés (Cramp & Perrins, 1994). Ainsi, de façon très épisodique, des restes de plumes, de becs, de poils et de vertèbres peuvent être observés dans les contenus stomacaux (Soler, 2014). Cependant, certains individus peuvent occasionnellement se spécialiser sur une catégorie de proies en particulier (Birkhead, 1974, et Creutz, 1981, dans Cramp & Perrins, 1994).

2.6.2. Composante végétale

Le Choucas des tours base la majeure partie de son alimentation végétale sur des plantes cultivées, dans toute son aire de répartition (Lockie, 1956, Folk, 1967, Holyoak, 1968). Dans l'étude réalisée dans la province de Grenade (Soler *et al.*, 1990), comme dans d'autres régions du centre et du nord de l'Europe (références dans Cramp & Perrins, 1994), l'alimentation végétale est principalement basée sur les céréales cultivées (62.6% du total de biomasse), avec la composition détaillée suivante (Soler, 1994) : le blé (24.7%), l'orge (18.4%), le seigle (10.2%), et le maïs (9.3%). Les proportions de végétaux cultivés consommés par l'espèce peuvent varier considérablement en fonction de la saison et de la disponibilité en ressources, en lien avec les modes de productions agricoles au sein de son aire de répartition (Soler, 2014). Parmi les végétaux non cultivés, les glands représentent une part non négligeable de la fraction végétale (Soler, 2014).

2.7. Ecologie de la reproduction

2.7.1. Mode d'appariement et système de reproduction

Le Choucas des tours est une des rares espèces d'oiseaux à être strictement monogame, à la fois socialement et génétiquement (Henderson & Hart, 1993, Henderson *et al.*, 2000, Gill *et al.*, 2020). L'appariement entre partenaires s'effectuerait au cours de la première année, et donc, avant la sélection d'un site de nidification (Lorenz, 1932, 1952, dans Cramp & Perrins, 1994) et le premier évènement de reproduction qui se produit généralement au cours de la deuxième année (Roëll, 1978). Des ruptures du couple sont fréquentes lors des premiers mois mais tendent à disparaître totalement après 6 mois d'union, et les couples sont alors maintenus tout au long de leur vie (Roëll, 1978, Henderson *et al.*, 2000). Bien que certains couples isolés puissent être occasionnellement rencontrés (Coombs, 1978, Roëll, 1978), le Choucas des tours niche typiquement en colonies (Cramp & Perrins, 1994). Le nombre de couples d'une colonie est très variable selon la disponibilité en cavités appropriées pour l'installation du nid (Soler, 2014). Les colonies sont généralement constituées d'un nombre d'individus relativement peu important, n'excédant pas quelques dizaines de couples. Arroyo (1977) décrit cependant l'existence d'une méga-colonie de 2 500 couples établis au sein d'une falaise de 6 km de longueur, située dans la province de Madrid.

2.7.2. Substrats de nidification

Le Choucas des tours est une espèce cavernicole pour sa nidification. Cependant, il est capable d'utiliser des sites très diversifiés au sein de son aire de répartition. Il apparaît toutefois que les sites les plus utilisés par l'espèce dans la majeure partie de l'Europe soient d'origine anthropique, tels que des bâtiments, des ruines, des églises, des ponts ou d'autres constructions humaines (Soler, 2014, Le Manchec, 2019). Ainsi dans le département du Finistère (Bretagne, France), Huteau & Gélinaud (2013) affirment que 84% des couples nichaient dans des cheminées et 14% dans des clochers

d'églises, lors de leur étude. De même, en Allemagne et en Ukraine, plus de 90% des nids sont situés sur des constructions humaines (Westermann *et al.*, 2006, Brezghunova & Sinna, 2020), alors qu'en Slovénie, 82% des couples nichent sur des infrastructures humaines, 15% au niveau d'arbres, et seulement 3% sur des falaises rocheuses (Božik, 2016). En Espagne, la situation est encore plus contrastée, l'espèce utilisant des trous ou des fissures situés dans une grande variété d'endroits. Ainsi, dans la Province de Madrid, environ 70% des nids sont situés sur des falaises rocheuses ou des parois de carrières, 23% sur des structures anthropiques, 6% dans des arbres, et à peine plus de 2% dans d'anciens terriers de lapin (Dominguez, 1999). Cette dernière situation est notamment observée dans l'île de Skomer (Grande-Bretagne), où quasiment tous les couples nichent dans des terriers creusés par les lapins, probablement en raison de l'absence de prédateurs terrestres sur le site (Richford, 1978).

2.7.3. Construction du nid

Le nid est généralement réutilisé d'une année sur l'autre, et défendu par le couple une grande partie de l'année (Roëll, 1978). La (re)construction du nid est un processus complexe impliquant généralement les deux membres du couple (Roëll, 1978). Mâle et femelle collaborent à la fois dans le transport et dans la gestion des matériaux (Soler & Soler, 1991, Hahn *et al.*, 2021). Les femelles sont plus impliquées dans la construction que les mâles, qui eux consacrent une part plus importante que ces dernières à la vigilance et à la défense du site (Hahn *et al.*, 2021). La défense du nid est particulièrement importante chez cette espèce établissant des colonies où la compétition intraspécifique pour les cavités peut s'avérer sévère, et restreindre l'accès à la reproduction (Henderson & Hart, 1993, Roëll, 1978, Verhulst & Salomons, 2004). Il a ainsi été rapporté que plus de 30% des sujets matures sexuellement sont incapables d'acquérir un site de nidification dans certaines populations (Henderson & Hart, 1993, Roëll, 1978).

La structure principale du nid est faite de branches et de brindilles auxquelles sont ajoutés divers matériaux souples (herbes, mousse, boue, et poils d'animaux principalement) pour constituer la coupe qui accueillera les œufs (Combes, 1978, Soler & Soler, 1987, Hahn *et al.*, 2021). En Espagne, l'initiation de la construction du nid commence généralement au mois de mars et dure en règle générale entre 18 et 26 jours (Soler & Soler, 1991b). L'activité quotidienne de transport de matériaux présente deux pics très nets, l'un du début au milieu de matinée, et l'autre plus marqué et d'une durée d'environ deux heures, en début d'après-midi (Soler & Soler, 1991b). En France et au Royaume-Uni, la construction du nid aurait lieu de mars à mi- ou fin-avril (Huteau & Gélinaud, 2013, Henderson & Hart, 1995 ; Figure 5).

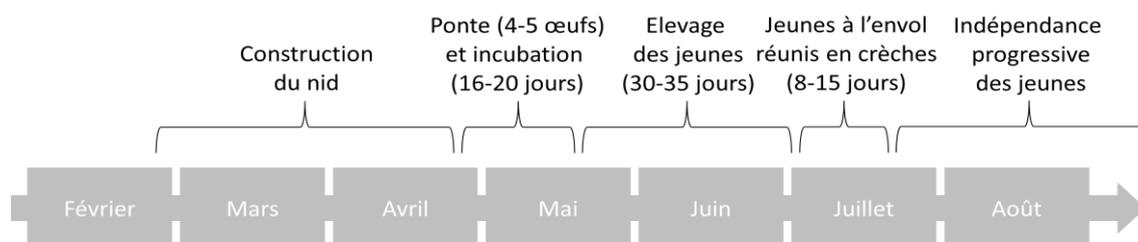


Figure 5. Représentation typique moyenne (avec dimension temporelle) des différentes phases relatives à la période de reproduction, chez le Choucas des tours en Europe de l'ouest. Les délimitations et durées des différentes phrases peuvent toutefois être variables.

2.7.4. Ponte et incubation

En Europe de l'ouest, les femelles commencent généralement à pondre la deuxième quinzaine d'avril (**Figure 5**). La date moyenne de ponte au sein d'une population semble relativement peu variable selon les régions considérées. Dans la région de Cadix en Espagne, la date moyenne de ponte se situe le 28 avril, s'étendant du 20 avril au 8 mai (Soler & Soler, 1987). La date moyenne de ponte a été estimée au 29 avril au sud de la Finlande (Antikainen, 1978), au 23 avril en Irlande et au 28 avril ou nord de l'Angleterre (Chesney, 1985 dans Cramp & Perrins, 1994). Toutefois, il a été constaté au Royaume-Uni que la date moyenne de ponte avait été avancée de quasiment une semaine entre le milieu du XXe siècle et le début du XXIe siècle, passant du 25 avril au 19 avril (Woodward, 2020), avec un début d'incubation aux alentours du 20 avril pour une population du Royaume-Uni (Henderson & Hart, 1995). Par ailleurs, Soler & Soler (1996) ont montré qu'une supplémentation en nourriture permettait d'avancer la date moyenne de ponte. Il est donc possible qu'une date moyenne de ponte précoce telle qu'observée récemment au Royaume-Uni (Woodward, 2020) soit la résultante d'une disponibilité en ressources alimentaires accrue.

Contrairement à d'autres espèces de corvidés, le Choucas des tours ne fait que très exceptionnellement une ponte de remplacement (Cramp & Perrins, 1994). La taille de la ponte est assez peu variable selon les différentes populations étudiées (voir références dans Cramp & Perrins, 1994), et les femelles pondent généralement de 4 à 5 œufs (exceptionnellement jusqu'à 8) (Soler, 2014, Gill *et al.*, 2020). Elles prennent en charge intégralement l'incubation qui dure de 16 à 20 jours (Cramp & Perrins, 1994). La ponte se fait à raison d'un œuf par jour, avec des pauses possibles de 2 à 3 jours entre deux œufs (Cramp et Perrins, 1994).

Pendant toute la période d'incubation (**Figure 5**), la femelle ne quitte que très rarement le nid et est nourrit quasiment intégralement par le mâle (Soler, 1989a). L'incubation commence après le deuxième ou troisième œuf pondu ce qui entraîne une éclosion asynchrone avec potentiellement 4 jours de différence entre l'éclosion du premier et du dernier poussin (Soler, 1989a). Cet asynchronisme d'éclosion entraîne fréquemment la mort des derniers poussins éclos, les aînés s'accaparant la quasi-totalité de la nourriture apportée par les parents (Gibbons, 1987, Heeb, 1994). Ce phénomène adaptatif de « réduction de couvée » permet de limiter l'investissement parental lorsque les ressources trophiques sont peu abondantes, tout en garantissant l'élevage d'un nombre minimum de poussins de la couvée (Lack, 1947, Gibbons, 1987). Des pertes de poussins comprises entre 50% et 80% sont ainsi régulièrement constatées (Gibbons, 1987, Henderson & Hart, 1993, Gill *et al.*, 2020). Le sexe des poussins pourrait influencer leur élevage : les mâles étant *a priori* plus coûteux à élever jusqu'à l'envol, car plus imposants, les femelles seraient privilégiées selon la condition des parents et la disponibilité en ressources alimentaires de qualité (Arnold & Griffiths, 2003).

2.7.5. Elevage et émancipation des jeunes

Les oisillons sont quasiment intégralement nourris par le mâle jusqu'à l'âge de 15 à 20 jours, à l'instar des femelles, durant la phase d'élevage (et également durant l'incubation concernant la femelle) (Cramp & Perrins, 1994, Kubitza *et al.*, 2014). En cas de perte du mâle, la femelle est incapable d'assurer seule l'élevage des jeunes (Henderson & Hart, 1993). L'investissement parental du mâle est

tel, que, lors de la période d'élevage des jeunes, il peut perdre jusqu'à 10% de son poids initial (Henderson & Hart, 1995).

La durée du séjour au nid des poussins (**Figure 5**) oscille entre 28 et 40 jours (Antikainen, 1978, Soler, 1989b), avec une durée moyenne comprise, selon les études, entre 31 et 34 jours (Antikainen, 1978, Soler, 1989b, Robinson, 2005). La durée de séjour des poussins dans le nid est par ailleurs dépendante du nombre de poussins dans le nid et du nombre de poussins qui atteignent le stade de l'envol, avec une durée de séjour au nid qui augmente avec le nombre de juvéniles présents (Soler, 1989b). Meyrier *et al.*, (2017) ont compilé des données disponibles sur le succès reproducteur des Choucas des tours sauvages issus de 57 sites répartis en Europe, et ont ainsi pu montrer que le nombre moyen de jeunes à l'envol produit par couple est très variable selon les populations étudiées, et semble largement dépendant de l'habitat dans lequel est installé le site de nidification. Ainsi, lorsque les nids sont situés en zone agricole et en zone urbanisée mais avec des parcelles agricoles adjacentes, le nombre moyen de jeunes à l'envol par couple est voisin de 2.5, alors qu'en zone forestière et dans les zones fortement urbanisées (parcelles agricoles distantes de plus de 500m), celui-ci chute à 1.5 (Meyrier *et al.*, 2017). Les reproducteurs en zones fortement urbanisées, ayant peu accès aux parcelles agricoles, nourrissent leurs jeunes avec une nourriture de moins bonne qualité, entraînant une plus forte mortalité juvénile (Meyrier *et al.*, 2017). En zone forestière, la diminution du succès reproducteur aurait principalement pour cause un taux de prédation au nid plus important qu'en zone urbaine (Meyrier *et al.*, 2017). Ainsi, le nombre de jeunes à l'envol produit par un couple de Choucas des tours va dépendre principalement de la disponibilité en ressources alimentaires de qualité dans l'environnement adjacent au site de nidification (Meyrier *et al.*, 2017).

Lors de leur sortie du nid, intervenant courant juin (**Figure 5**), les juvéniles d'une même colonie se rassemblent en crèche dans des arbres situés à proximité des sites de nidification (< 1 000 m) et sont pris en charge par les parents (Soler, 1984, Dominguez, 1999). Les crèches restent situées à proximité des colonies de reproduction pendant quelques jours (8 à 15 jours) à quelques semaines. Ensuite, les individus quittent le site simultanément à la recherche d'autres zones d'alimentation appropriées (Dominguez, 1999). Différents groupes se rencontrent et forment des factions plus nombreuses dans lesquelles certains jeunes sont encore nourris par des adultes, bien que de plus en plus sporadiquement, jusqu'au début du mois d'août (Dominguez, 1999). L'émancipation totale des juvéniles se produit courant août (Dominguez, 1999). Les déplacements des juvéniles restent alors limités, les distances de dispersion étant comprises entre 10 et 20 Km (distance maximale : 42 km) (Dominguez, 1999). Ces données coïncident avec celles citées par Röell (1978), qui observe que seulement 11% des jeunes sont à plus de 30 km de l'endroit où ils ont éclos, au cours de leur première année de vie.

2.7.6. Philopatrie reproductrice et natale

Peu d'études ont été réalisées sur la fidélité interannuelle au site de reproduction. Il semble toutefois que ce comportement puisse dépendre du type de site de nidification (Cramp & Perrins, 1994). Ainsi Röell (1978) décrit les adultes comme particulièrement attachés à leur site de reproduction qu'ils occupent année après année et qu'ils défendent tout au long de la saison de reproduction, hormis en juillet et août (période d'élevage des jeunes et de mue post-reproductive). Par ailleurs, sur l'île de Skomer (Pays de Galles), où les sites de reproduction sont des terriers de lapin et pour lesquels il n'y

a que très peu de compétition, la moitié des adultes changerait de terrier chaque année, indépendamment du succès de la reproduction de l'année précédente (Richford, 1978). Concernant le choix d'un site pour le premier événement de reproduction, il semblerait qu'une proportion non-négligeable de jeunes reproducteurs retourne dans leur colonie natale, une petite proportion d'individus choisissant d'autres colonies. Ce phénomène n'a toutefois pas pu être quantifié précisément (Domínguez, 1999).

2.8. Grégarité et fonctionnement social au cours du cycle annuel

En dehors de la période de reproduction, le Choucas des tours est une espèce grégaire capable de constituer des groupes dans lesquels se mélangent des oiseaux issus de plusieurs colonies reproductrices. Ainsi, sur des parcelles agricoles où les ressources trophiques abondent, il est fréquent d'observer des ensembles de plusieurs centaines d'oiseaux, au sein desquelles peuvent se mêler de grands groupes de Corneilles noires et de Corbeaux freux (Cramp & Perrins, 1994). Les Choucas des tours se regroupent également en soirée (1 demi-heure à 1 heure avant le coucher du soleil) en grands groupes dans des arbres pour constituer des dortoirs collectifs comprenant plusieurs dizaines à plusieurs centaines (voire milliers) d'oiseaux avec présence possible d'individus hétérospécifiques tels que d'autres corvidés, des Pigeons ramiers, *Columba palumbus*, ou des Etourneaux sansonnets, *Sturnus vulgaris* (Dominguez, 1999).

Par ailleurs, des statuts sociaux marqués peuvent influencer le fonctionnement des colonies, notamment dans le cadre de conflits pour les ressources alimentaires (Henderson & Hart, 1995, Verhulst & Salomons, 2004). Une proximité trop proche des nids, contrainte par la distribution des substrats de nidification favorables, pourrait accroître les interactions agonistiques entre voisins et l'influence du rang de dominance dans le fonctionnement de la colonie, tout en impactant les soins aux jeunes (Verhulst & Salomons, 2004). Cependant, des résultats contrastés ont été reportés quant à la corrélation du niveau de dominance avec l'âge et avec les soins parentaux, ainsi qu'avec le succès reproducteur (voir Henderson & Hart, 1995 et Verhulst & Salomons, 2004). Dans ce contexte, les femelles sont connues pour participer activement à la défense du nid (Henderson & Hart, 1993). Au sein de plusieurs colonies italiennes, il a été montré que le fonctionnement social hiérarchique de la colonie, dû aux différents statuts de dominance, pouvait entraîner une organisation spatiale spécifique des nids (Fulgione *et al.*, 2003) : les dominants s'installeraient de façon avantageuse par rapport au risque de prédation et à la proximité à la nourriture. Les auteurs suggèrent alors des différences génétiques entre individus selon la localisation de leur nid, et insistent ainsi sur l'importance de préserver le panel de substrats de nidification disponibles pour une colonie donnée (sur paroi rocheuse ou tour médiévale par exemples) dans un cadre de conservation (Fulgione *et al.*, 2003).

2.9. Facteurs de mortalité et estimation de survie (hors-prélèvements)

La longévité de l'espèce en milieu naturel est estimée à 15-20 ans, le plus vieux Choucas des tours sauvage connu jusqu'à présent étant mort à l'âge de 18 ans (Robinson, 2005). Les adultes n'ont que très peu de prédateurs naturels à l'état sauvage. Plusieurs espèces d'oiseaux de proies sont mentionnées comme pouvant inclure le Choucas des tours dans leur régime alimentaire. Il s'agit notamment du Faucon pèlerin, *Falco peregrinus*, de l'Autour des palombes, *Accipiter gentilis*, du Milan noir, *Milvus migrans*, du Milan royal, *Milvus milvus*, ainsi que du Grand-duc, *Bubo bubo* (Soler,

2014). Cependant l'impact de ces espèces sur la dynamique des populations de Choucas des tours semble négligeable (Soler, 2014). Les œufs et les poussins sont quant à eux beaucoup plus sujets à la prédation, particulièrement pour les sites de nidification situés dans les milieux non-anthropisés, de type forêt et falaise où ils peuvent être la proie de la Martre des pins, *Martes martes*, de l'Ecureuil roux, *Sciurus vulgaris*, de la Genette commune, *Genetta genetta*, et du Grand corbeau, *Corvus corax* (Johnsson, 1994, Soler, 2014). La nidification en milieu anthropisé réduit considérablement la prédation (Meyrier *et al.*, 2017), et la survie des poussins est alors directement conditionnée par l'apport alimentaire des adultes (Arnold & Griffiths, 2003). Au Royaume-Uni, le taux de survie lors de la première année a été estimé à 0.39 et la survie interannuelle au stade adulte à 0.69 (Robinson, 2005).

2.10. Le Choucas des tours en Bretagne

2.10.1. Historique de la présence et des tendances démographiques départementales

La présence du Choucas des tours est mentionnée en Bretagne au début du XIXe siècle. Il est alors considéré comme un nicheur commun dans le département du Finistère où il « *habite en grand nombre les clochers des principales églises [...] les vieilles masures (habitations délabrées) et les ruines...* », mais apparaît comme très localisé dans le département du Morbihan et des Côtes d'Armor (Hesse & Le Borgne, 1838, dans Guermeur & Monnat, 1980). Un siècle plus tard, Lebeurier & Rapine (1934, dans Guermeur & Monnat, 1980), rapportent qu'il niche dans la plupart des clochers de Basse-Bretagne (Finistère et partie ouest des Côtes d'Armor et du Morbihan), ainsi que dans les vieux châteaux et les cheminées. Deux enquêtes visant à caractériser l'occurrence du Choucas des tours dans les différentes communes du Finistère ont ensuite été menées en 1954 (Lebeurier, 1955, dans Guermeur & Monnat, 1980) et en 1975 (Guermeur & Monnat, 1980), attestant respectivement d'un taux d'occupation de 51% et 66% des communes (Guermeur & Monnat, 1980). Le taux d'occupation des communes des autres départements bretons en 1975 était de 21%, 21% et 12%, respectivement pour les Côtes d'Armor, le Morbihan et l'Ille-et-Vilaine (Guermeur & Monnat, 1980). En Ille-et-Vilaine, le taux d'occupation communale est passé de 12% en 1975, à 49% en 1989, et 64% en 2001 (GOB, 2012). Les enquêtes réalisées dans le cadre de la réalisation de l'atlas des oiseaux nicheurs de Bretagne ont également montré une progression de l'espèce entre la période 1980-1985 et la période 2004-2008 (GOB, 2012), qui semble perdurer sur la période 2018-2022 (www.faune-bretagne.org). Enfin, une seule étude quantitative sur l'espèce a été menée jusqu'à présent en Bretagne, en 2010 (Huteau & Gélinaud, 2013) : les prospections réalisées dans le département du Finistère attestaient alors d'un effectif reproducteur compris entre 9 425 et 15 657 couples pour un taux d'occupation communale de 88%. Les données ainsi collectées montrent sans ambiguïté que la population de Choucas des tours en Bretagne s'est nettement développée au cours des dernières années.

2.10.2. Nuisances en milieu urbain et dégâts sur cultures en milieu agricole

La présence importante du Choucas des tours dans les centres des villes d'un grand nombre de communes bretonnes, n'est pas sans poser problème. En effet, en plus des nuisances sonores régulièrement rapportées, des départs de feux de cheminées et dans de plus rares cas, des débuts d'intoxication au monoxyde de carbone, ont été attribués à la présence de nids de Choucas des tours (DTTM 29, communication personnelle). Toutefois, la plainte majeure liée à l'augmentation de la

population de Choucas des tours en Bretagne concerne les dégâts aux cultures. L'espèce est ainsi fréquemment observée dans les parcelles agricoles où les individus s'alimentent aux dépens de différentes cultures (blé, maïs, ou chou, notamment) en provoquant des nuisances jugées considérables par la profession agricole. En 2020, la Chambre Régionale d'Agriculture de Bretagne a enregistré des déclarations de dégâts attribuées au Choucas des tours concernant 992 ha de surface pour un coût total estimé à 1 400 952 €. Il est toutefois probable que les dégâts imputés aux seuls Choucas des tours soient en partie liés à la présence de groupes d'oiseaux hétérospécifiques où la présence de la Corneille noire, et pour certaines zones, du Corbeau freux, a pu être constatée (Dugravot & Chambon, observations personnelles). Parmi les déclarations de dégâts enregistrées en 2020, 62% concernaient la culture de céréales (dont 85% pour le maïs), et 28% concernaient des dégâts estimés au sein des infrastructures des exploitations agricoles (notamment concernant les bottes d'enrubannage) (Copil Choucas des tours, 2020). Cependant, jusqu'à présent, il est à préciser que les déclarations de dégâts ne permettent pas, dans leur forme et dans les taux de participation, de caractériser efficacement les dégâts imputables à l'espèce (Copil Choucas des tours, 2020).

2.10.3. Dérogations au statut de protection

Dans le but de faire face aux dégâts constatés sur les parcelles agricoles, des dérogations au statut de protection de l'espèce ont été accordées dans le département du Finistère depuis 2007, étendues ensuite à deux autres départements bretons (Côtes d'Armor et Morbihan). Les quotas attribués par département lors des quinze dernières années sont présentés ci-dessous. Ces quotas sont cumulés par année pour l'ensemble de la région Bretagne dans la **Figure 6**.

- Département du Finistère : entre 2007 et 2010, des autorisations préfectorales ont été accordées pour la destruction de 200 à 300 oiseaux annuellement. Puis les quotas annuels ont été fixés à 1 000 individus de 2011 à 2015, 2 000 individus en 2016, 5 000 individus en 2017 et 2018, 12 000 individus en 2019 et 2020, puis 16 000 en 2021.
- Département des Côtes d'Armor : les premières destructions sur la période 2014-2015 étaient des autorisations individuelles attribuées à 7 demandeurs, et 1750 oiseaux ont été détruits sur les 2 500 autorisés. De juin 2017 à septembre 2019, un quota départemental initialement prévu à 4 000 individus a rapidement été atteint, et porté à 10 000 individus prélevés sur la période. De janvier 2020 à septembre 2021 : un quota de 8 000 individus a été attribué. En 2021, une demande sur 3 ans (2021-2023) prévoit un quota de 15 000 individus/an, quota qui a été limité à 12 000 prélèvements en 2021.
- Département du Morbihan : des dérogations ont été accordées annuellement depuis 2015 pour 150 individus (en 2015 et 2016 : sur une partie ouest du département, puis en 2017 et 2018 : sur l'ensemble du département), menant à seulement 14 individus prélevés en 2017, et 10 en 2018. En 2019, la dérogation n'a pas été accordée. En 2020, une dérogation de 150 individus a été attribuée. En 2021, la dérogation a été portée à 1 800 individus (dont 1 330 prélevés).
- Département d'Ille-et-Vilaine : aucune dérogation n'a été demandée jusqu'à présent.

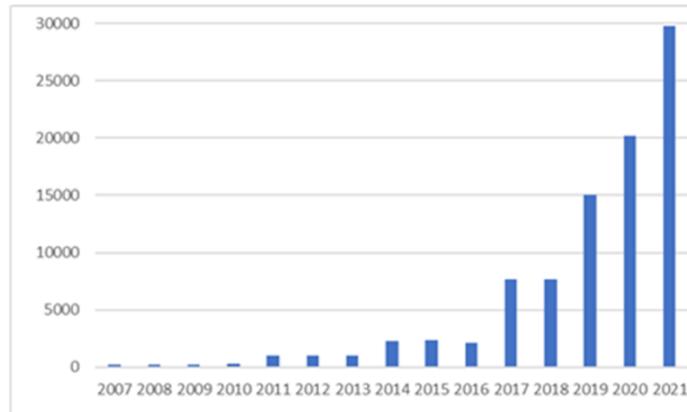


Figure 6. Nombre d'autorisations de prélèvements individuels de Choucas des tours accordés en Bretagne, cumulé sur les trois départements concernés entre 2007 et 2021. *Source : DREAL Bretagne.*

En décembre 2021, le Tribunal Administratif de Rennes a annulé successivement les arrêtés préfectoraux de 2020 pris dans les côtes d'Armor et le Finistère pour la destruction de, respectivement 8 000 et 12 000 oiseaux, suite aux recours déposés par des associations de protection de la nature (Bretagne vivante et LPO). Dans les deux cas, la justice a jugé ces arrêtés illégaux pour les trois raisons suivantes :

- absence de démonstration d'atteintes aux cultures agricoles,
- absence de démonstration que le prélèvement d'un tel nombre de Choucas des tours ne nuirait pas à l'état de conservation de cette espèce protégée dans le département concerné,
- absence d'examen de solutions alternatives avant d'en déduire qu'elles ne seraient pas satisfaisantes.

2.10.4. Efficacité contestée des méthodes de gestion actuelles

Compte-tenu de l'augmentation des quotas attribués au sein de la région Bretagne ces dernières années et des déclarations de dégâts qui s'amplifient années après années, il apparaît légitime de se questionner sur l'efficacité des mesures mises en place dans le but de diminuer la pression exercée sur les cultures par l'espèce. Un certain nombre de travaux récents avancent que la destruction « à l'aveugle » des corvidés pour la protection des cultures n'aboutit pas aux résultats escomptés (voir la revue de [Jiguet, 2020](#)). Il a notamment été montré en Chypre que la destruction des corvidés était inefficace, car elle perturbe leur structure sociale et déclenche des stratégies de reproduction plus élevées qui permettent de maintenir les densités de population ([Heinemann et al., 2020](#)). De même, en Autriche, la régulation continue des corneilles pendant 20 ans n'a pas réduit la taille de la population ([Preininger et al., 2019](#)). Les auteurs de cette étude affirment qu'une stabilisation et une réduction durable à long terme ne sera atteinte que si les ressources alimentaires anthropiques deviennent limitées ([Preininger et al., 2019](#)).

3. Volet I – Taille de population reproductrice et distribution des couples

3.1. Estimation du nombre de couples reproducteurs

Le protocole global développé ci-dessous (mis en place en 2021 au lieu de 2020 en raison de la pandémie du COVID-19) a été défini sur la base d'un compromis raisonné entre objectifs initiaux, méthode scientifique et moyens (financiers, humains et temporels) à disposition. Les différents choix constitutifs du protocole sont présentés avec le détail nécessaire à leur bonne compréhension, à la mesure des limites inévitables et propres à chaque compromis méthodologique, et permettant le déploiement (au potentiel ajustable) de la méthodologie employée au cours du temps et dans d'autres régions. Certains détails techniques n'ont toutefois pas été développés afin de favoriser la clarté de la lecture. Seuls les Choucas des tours reproducteurs ont été considérés dans l'estimation de la taille de population, ce choix étant directement lié à leur rôle dans la dynamique de population (base locale du renouvellement de population), à leur cantonnement spécifique au niveau des substrats de nidification permettant l'identification de cette catégorie d'individus tout en limitant le biais de double comptage (détails ci-après), et aux moyens à disposition. Pour rappel, les objectifs initiaux de ce volet d'étude comprenaient :

- définition et mise en place d'un protocole standardisé permettant l'estimation du nombre de couples reproducteurs dans un ensemble de sites visant à être (potentiellement) suivis dans le temps comme proxy de l'évolution temporelle de la taille de population au niveau départemental,
- l'estimation (non-exhaustive) de la taille de population reproductrice départementale par extrapolation sur la base de ces sites,
- l'analyse de l'influence potentielle d'un ensemble de variables liées au contexte spatial et paysager sur la distribution des couples au sein du territoire breton, sur la base des sites prospectés.

3.1.1. Habitats considérés

En Bretagne, la très grande majorité des couples de Choucas des tours est connue pour nicher dans des conduits de cheminées, dans des cavités murales ou à la jonction mur-toit de maisons ou de bâtiments (églises principalement, mais encore mairies ou écoles par exemples), le reste des couples occupant des cavités naturelles (cavités d'arbres et de parois rocheuses) (Huteau & Gélinaud, 2013). Ainsi, seul le bâti breton a été considéré pour le recensement des couples, les nicheurs sur substrat naturel étant *a priori* largement minoritaires (estimés à 2% par Huteau & Gélinaud, 2013) et ne pouvant être pris en compte dans le protocole élaboré sur la base des moyens limités. Globalement, un plan d'échantillonnage stratifié du bâti breton a été mis en place.

Le bâti a été divisé en trois types de zones bâties (strates) au potentiel attractif et d'accueil différent :

- hameaux – groupements ruraux et isolés d'habitations,
- villes – villes de petite et moyenne tailles, et possédant typiquement une seule église,
- métropoles – villes de très grande taille et possédant plusieurs églises.

De plus, toujours sur la base d'un potentiel attractif et d'accueil distinct, le bâti constituant les villes et métropoles a été subdivisé en trois types de secteurs :

- église – édifice unique pour les villes, et ensemble des églises dans le cas des métropoles,
- centre-ville (historique) – bâti spécifique caractérisé par une continuité de maisons anciennes rapprochées (bâtiments plutôt que maisons pour les métropoles) et généralement distribuées autour de l'église,
- hors-centre – caractérisé par un bâti globalement plus récent, tel que les zones pavillonnaires.

Plus spécifiquement, l'attrait pour les cavités restreintes et la tendance coloniale de l'espèce font notamment des cheminées du centre-ville, des substrats particulièrement favorables à la nidification de par leur structure, leur nombre, et leur proximité. L'intérêt porté envers ce type de bâti est en effet connu chez la population bretonne de Choucas des tours (Huteau & Gélinaud, 2013). La distinction des zones et secteurs bâtis, telle que décrite précédemment, était alors indispensable afin de maximiser la précision des estimations du nombre de couples au sein du bâti. En effet, les plans d'échantillonnage stratifiés renvoient des estimations plus précises en cas de fortes différences de densités entre strates. Il est aussi à noter que certaines aires bâties (aires de végétation, militaires, industrielles, commerciales, de loisirs ; voir **Annexe 1**), parfois présentes au sein des zones bâties, n'ont pas été prises en compte dans le cadre du recensement, sur la base de leur très faible potentiel attractif et d'accueil (Huteau & Gélinaud, 2013, Chambon & Dugravot, observations personnelles). Enfin, les zones bâties insulaires bretonnes ont été exclues de l'étude pour simplification, aucune nidification de l'espèce n'ayant été reportée dans ces zones jusqu'à présent, hormis à Belle-Ile, à notre connaissance (absence de reproducteurs dans les îles du Finistère : Huteau & Gélinaud, 2013).

Il est à préciser que la strate relative aux hameaux, ainsi que les secteurs église et centre-ville de la strate relative aux villes ont été considérés par la suite pour l'estimation (par extrapolation agrégée, détaillée plus loin) du nombre de couples reproducteurs au niveau départemental. Par contre, le secteur hors-centre de la strate relative aux villes et l'ensemble de la strate relative aux métropoles n'ont quant à eux pas été pris en compte pour cet objectif, en raison de leur superficie et de la forte hétérogénéité suspectée du bâti sur l'étendue de chaque type de secteur concerné. En effet, de par leur superficie, le secteur hors-centre des villes et métropoles (et le secteur centre-ville des métropoles) nécessiterait un échantillonnage avec un nombre important d'unités d'échantillonnage (transects) pour maximiser la précision des estimations, incompatible avec les moyens à disposition. De plus, le secteur hors-centre en particulier est typiquement constitué de bâtiments très variables concernant la présence de substrats de nidification favorables (maisons anciennes avec cheminée, logements collectifs ou individuels récents sans cheminée par exemples). Il n'était alors pas possible de distinguer au préalable ces différents bâtiments afin de considérer différentes strates imbriquées dans ce secteur, nécessaires pour éviter d'obtenir des estimations aberrantes au niveau de l'ensemble du secteur. Ainsi, l'estimation de la taille de population reproductrice au niveau départementale obtenue n'était pas exhaustive dans la considération des nicheurs. Les secteurs exclus de l'extrapolation départementale n'ont également pas été pris en compte dans l'étude de l'influence potentielle de différentes variables contextuelles sur l'occupation des sites par l'espèce, pour les raisons évoquées précédemment. Ces secteurs ont toutefois été

prospectés à titre exploratoire (voir ci-après) afin d'obtenir quelques informations relatives à leur occupation éventuelle par des nicheurs.

3.1.2. *Echantillonnage des habitats considérés*

Le recensement des couples se base sur la prospection des catégories de bâtis précédemment définies, pour chaque département breton (Finistère, Morbihan, Côte d'Armor, et Ille-et-Vilaine). Cependant, l'impossibilité de prospecter chaque hameau et ville a conduit à une approche par échantillonnage.

La définition des différentes zones de bâtis, ainsi qu'un logiciel de cartographie (QGIS version 3.8.0) et un ensemble de couches cartographiques ont été utilisés pour préparer cet échantillonnage. La couche « Tâche bâtie en Bretagne 2011 », la plus finalisée et mise à disposition par GeoBretagne, fournissait un ensemble de tâches spatiales réunissant des éléments bâtis suffisamment proches pour correspondre à une zone de bâti (se référer au descriptif officiel de la couche). La couche « Cadastre en Bretagne – Communes », fournie par GeoBretagne, représentait quant à elle les communes actuelles pour chaque département. La couche « Zone d'activité ou d'intérêt » de la BDTOPO (version 3.0) fournie par l'IGN, recensait notamment les mairies, ainsi qu'une partie des aires à exclure (**Annexe 1**). La couche « Zone de végétation » de la BDTOPO (version 3.0) fournissait le reste des aires à exclure (**Annexe 1**).

Dans un premier temps, les tâches bâties d'1 ha ou moins ont été supprimées, ce seuil surfacique excluant une partie importante des sites jugés peu- voir non-favorables sur la base de leur nature et de leur superficie (hangar ou maison isolée peu propices à l'installation d'un groupe de reproducteurs, par exemples). Puis, les aires à exclure, mentionnées précédemment (**Annexe 1**), ont été soustraites à l'ensemble des tâches bâties de plus d'1 ha. Enfin, un type de zone bâtie a été attribué de la façon suivante à chaque tâche bâtie alors obtenue :

- hameau – toutes les tâches bâties ne possédant pas de mairie (la présence d'un clocher *via* certaines couches de la BDTOPO n'a pas pu être utilisée pour distinguer hameaux et villes, en raison de la présence de petites chapelles dans de plusieurs hameaux et d'un certain nombre de clochers d'église manquants pour les villes),
- ville – toutes les tâches bâties restantes et possédant une mairie,
- métropole – chaque ville correspondant à une métropole (choix basé principalement sur une distinction surfacique flagrante), à raison de deux métropoles par département (Finistère : Quimper et Brest ; Morbihan : Vannes et Lorient ; Côte d'Armor : Lannion et Saint-Brieuc ; Ille-et-Vilaine : Rennes et Saint-Malo). Ces sites ont alors été exclus du type ville.

Pour chaque département, 25 communes ont été tirées aléatoirement et de façon spatialement équilibrée en contraignant une distance d'au moins 15 km entre chaque commune afin de maximiser la représentativité spatiale du tirage sur l'étendue du département. Une tâche bâtie de type hameau a alors été sélectionnée aléatoirement au sein de chacune de ces communes. Un second tirage de 25 communes, analogue à celui des hameaux (avec remise des communes sélectionnées pour ces derniers), a été réalisé en excluant les communes correspondant aux métropoles, et la tâche bâtie correspondant à la ville chef-lieu de ces communes a été sélectionnée. Ainsi, 25 hameaux, 25 villes et 2 métropoles ont été sélectionnés au sein de chaque département pour les prospections (**Figure 7**).

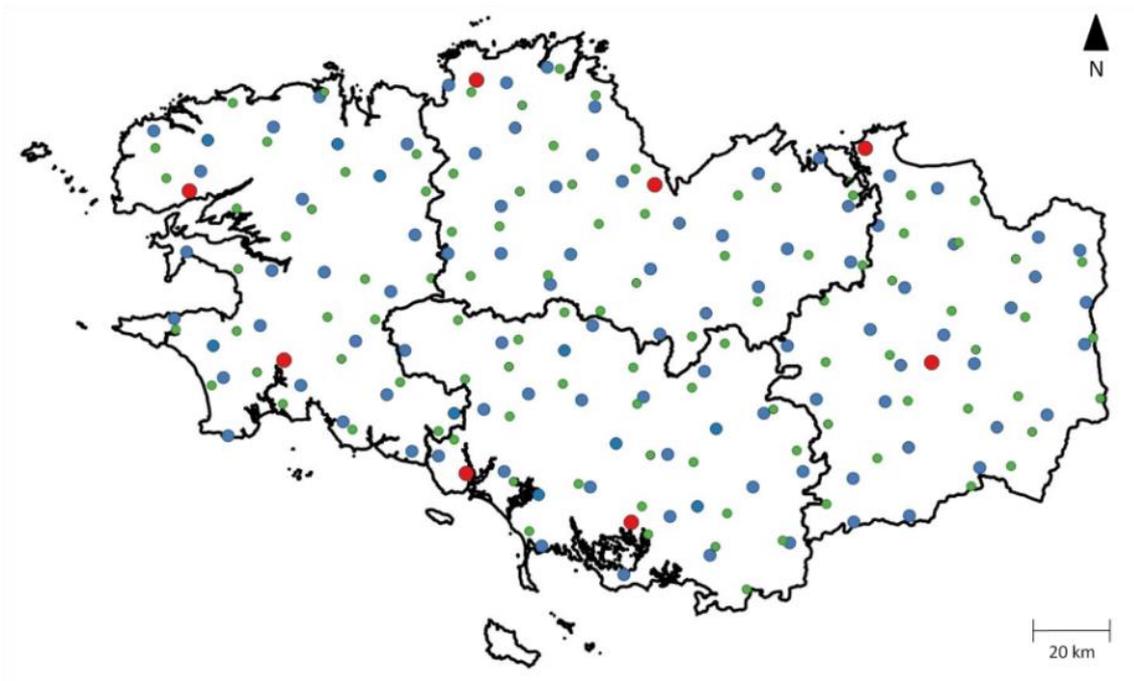


Figure 7. Distribution des sites initialement sélectionnés. Par département (le plus à l'ouest : Finistère ; le plus à l'est : Ille-et-Vilaine ; le plus au nord : Côtes d'Armor ; le plus au sud : Morbihan), 2 métropoles (points rouges), 25 villes (points bleus) et 25 hameaux (points verts).

Pour les hameaux et secteurs relativement restreints (tels que les églises et centres-villes des villes), une prospection exhaustive, visant à prospector chaque élément bâti constitutif, a été employée. En revanche, pour les secteurs plus vastes (tels que les hors-centres des villes par exemple), une prospection par échantillonnage a été retenue, en prospectant chaque élément bâti le long de 10 transects de 100 m (un transect couvrant environ 0.4 ha). Comme mentionné précédemment, les secteurs prospectés par transects visaient à être explorés par cette méthode et n'ont par la suite pas été considérés dans l'estimation départementale du nombre de couples. Pour cela, ces 10 transects ont été positionnés aléatoirement dans l'étendue de chaque secteur concerné (avec une concentration sur les portions à forte densité de bâti), à l'aide du logiciel de cartographie QGIS (moins de 10 transects dans de très rares cas si l'étendue du secteur était trop faible ; **Figure 8**). Le détail du type de prospection selon le type de bâti est présenté ci-dessous :

- hameaux – prospection exhaustive (chaque élément bâti constituant le site),
- villes :
 - église – prospection exhaustive (corps et clocher de l'édifice),
 - centre-ville – prospection exhaustive (chaque élément bâti constituant le secteur),
 - hors-centre – prospection par échantillonnage (chaque élément bâti couvert par les 10 transects).
- métropoles :
 - église – prospection exhaustive (corps et clocher de chaque édifice) de chaque église,
 - centre-ville – prospection par échantillonnage (chaque élément bâti couvert par les 10 transects),
 - hors-centre – prospection par échantillonnage (chaque élément bâti couvert par les 10 transects).

En amont, une couche OpenStreetMap sous QGIS (*via* une extension dédiée), ainsi que le logiciel Google Earth, ont permis de visualiser l'agencement des éléments bâtis des villes concernées afin de créer trois polygones permettant de sectoriser les villes à prospecter sur le logiciel de cartographie (**Figure 8**) : (a) un au niveau de l'église (incluant la place sur la quelle elle est située), (b) un délimitant le centre-ville, et (c) un pour le secteur hors-centre. Les métropoles ont été sectorisées de manière analogue, à raison d'un polygone par église et de plusieurs polygones pour le secteur centre-ville si plusieurs centres étaient répartis au sein du site.



Figure 8. Exemple de polygones créés et utilisés sur logiciel de cartographie pour délimiter (a) un hameau, (b) la place de l'église (polygone violet), le centre-ville (polygone orange) et le hors-centre (polygone bleu) d'une ville avec 10 transects.

3.1.3. Prospection du bâti

Le principe des prospections était de recenser les nids actifs, représentant une paire d'individus reproducteurs chacun. Les couples étant décrits comme fidèles entre eux et comme établissant un unique nid au cours de la saison (Henderson & Hart, 1993), ce choix permettait d'éviter le biais de double comptage. Un nid actif était repéré par la détection d'oiseaux présentant un indice de reproduction important : oiseau seul ou couple repéré entrant/sortant d'un substrat de nidification potentiel et typique (conduit de cheminée, trou mural ou cavité à la jonction mur-toit), ou cantonné (posé en surveillance et repos) sur ou à proximité immédiate (jusqu'à environ 1 m de distance) d'un tel substrat.

Le bâti a été prospecté une unique fois, durant les jours ouvrés, du 1^{er} avril au 4 mai 2021, à pied, et par un binôme d'observateurs pour chaque département. Les prospections ont eu lieu le matin durant 4 heures commençant 15 minutes après le lever du soleil (défini sur le site internet suivant : www.sunrise-and-sunset.com), et durant 2 heures le soir commençant 3 heures avant le coucher du soleil. Ces périodes (dates et créneaux horaires) étaient associées à une forte détectabilité, mentionnée dans la littérature (Huteau & Gélinaud, 2013). Les matins ont systématiquement fait l'objet de prospections durant cette période, contre 2 à 3 soirs par semaine en moyenne. Globalement, une vingtaine de minutes, 2 heures, et les deux créneaux de la journée étaient typiquement nécessaires pour prospecter respectivement un hameau, une petite ville, et une métropole. Les prospections ont été reportées uniquement lorsque les conditions météorologiques étaient jugées trop mauvaises (fortes intempéries, cas relativement rares durant la période), en raison de leur influence potentielle sur l'activité des individus et donc sur la détection des nids actifs.

La méthode de prospection se basait sur l'observation de la partie haute du bâti. L'allure était relativement lente (environ un pas de longueur moyenne par seconde) et le regard était dirigé de façon standardisée vers le bâti situé à un angle d'environ 45° par rapport à la trajectoire empruntée. Le regard alternait très régulièrement des deux côtés du chemin de prospection lorsque la configuration du bâti le permettait. Dans le cas contraire, un côté a été observé à l'aller et l'autre au retour. Seule la première rangée de bâti a été observée pour les transects (bâti situé jusqu'à environ 20 m du milieu du chemin de prospection). Pour les églises, la même vitesse de déplacement a été utilisée. L'ensemble des prospections en milieu rural et urbain excluait tout passage sur voie privée. Les deux membres du binôme marchaient rigoureusement côte à côte et synchronisaient la direction de leur regard sur un même point afin de standardiser la pression d'observation exercée, alors équivalente à celle d'un seul observateur (très faible biais observateur – voir ci-dessous). Pour chaque nid suspecté, un arrêt a été marqué dans le but de saisir l'observation : un observateur saisissait numériquement les données dictées et vérifiées par le second. Les binômes étaient constitués d'étudiants en stage (Rémi Chambon était toutefois un des membres du binôme pour le département d'Ille-et-Vilaine), et le choix d'un travail à deux personnes était indispensable pour garantir les règles de sécurité à respecter dans le cadre des stages, et pour favoriser le bien-être, la rapidité et la qualité du travail sur le terrain.

L'application « NaturaList » (utilisée sous Android) a été employée pour localiser précisément (coordonnées GPS) et décrire les nids actifs repérés. Pour chaque nid, un ensemble d'informations relatives (i) au moment de prospection (date et heure), (ii) à la localisation (identifiant du site, zone/secteur de bâti et numéro de transect/église), (iii) au nid (type de substrat de nidification et de bâti associé, présence d'un oiseau seul ou d'un couple et visibilité du nid), et (iv) à toute perturbation ou remarque ont été saisies sur l'application. Des cartes, au format papier, ont été utilisées pour se repérer et cibler sur le terrain le bâti à prospecter présélectionné. Une fiche de saisie manuelle était prévue afin d'être utilisée conjointement avec ces cartes lorsque l'application n'était pas fonctionnelle (mauvaise connexion 4G, cas relativement rare). Globalement, les critères de détection et de description des nids actifs ont été définis pour homogénéiser les observations et minimiser les biais de subjectivité et d'expérience liés aux observateurs.

3.1.4. Correction des effectifs comptés

Comme mentionné précédemment, chaque élément bâti considéré a été prospecté une unique fois. Ce choix induisait inévitablement un biais dans la détection des nids actifs. Les reproducteurs, à la base de la détection des nids, n'étaient effectivement pas tous visibles au moment de la prospection. De plus, leur activité pouvait varier au cours de la journée et au cours de la saison de reproduction, ce qui pouvait entraîner un degré variable de sous-estimation du nombre de nids actifs entre les sites selon la date et l'heure de prospection. En effet, la période de recensement pouvait être divisée en deux grandes phases, sur la base de l'activité typique des reproducteurs de la population étudiée (Huteau & Gélinaud, 2013, Dugravot et Chambon, observations personnelles) : (i) construction du nid (les deux partenaires visibles au niveau du substrat de nidification), et (ii) incubation (un seul partenaire visible, avec une durée de visibilité potentiellement différente ; début entre mi- et fin-avril). Sur la base des comportements observés des reproducteurs durant la saison, les recensements effectués jusqu'au 16 avril inclus ont été attribués à la période de construction de nid, les recensements ultérieurs étant associés à la période d'incubation.

Ainsi, pour palier le biais de détection, il convenait de corriger les effectifs recensés par une probabilité de détection de nid adaptée à l'heure et à la date du recensement. Un protocole visant à estimer une telle probabilité a alors été mis en place. Son principe était de prospecter plusieurs fois un unique site durant deux sessions de 8 jours consécutifs (à raison d'une session par phase d'activité : une session à partir du 17 mars et l'autre à partir du 17 avril, inclus), en appliquant la méthodologie employée pour le protocole de recensement, décrite précédemment. Pour chaque session, les heures de prospections ont été divisées en trois plages horaires d'une durée équivalente : (1) les deux premières heures (début de matinée), et (2) les deux dernières heures (fin de matinée) du créneau de recensement du matin, ainsi que (3) les deux heures du créneau du soir. Cette division a permis d'explorer et de considérer plus finement l'influence potentielle de l'heure sur la détectabilité des nids. Au total, chaque plage horaire a été prospectée 4 fois, soit un passage toutes les 48 heures pour chaque plage horaire au cours de chacune des deux sessions (**Figure 9**).

Les données issues de ce protocole ont été traitées comme des données de type Capture-Marquage-Recapture (CMR). La localisation précise des nids permettait alors leur identification. Au total, 12 prospections ont été effectuées par session et chaque prospection a été considérée comme une occasion au cours de laquelle chaque nid identifié pouvait être détecté ou non. Chaque nid actif détecté au moins deux fois au cours des 12 occasions a alors fait l'objet d'une histoire individuelle (succession de 1 et 0, indiquant la détection ou non du nid pour chaque occasion, **Figure 9**). Les rares nids détectés une seule fois au cours d'une session (détectations représentant environ 5% de tous les événements de détection) ont été quant à eux considérés comme des erreurs de détection/localisation, notamment dues à des comportements trompeurs de certains individus ([Chambon, observations personnelles](#)). Pour chaque session, le nombre total d'occasions de prospection a très probablement permis de tendre vers l'identification de l'ensemble des nids actifs de la zone prospectée, maximisant la représentativité des histoires individuelles au niveau de cette colonie.

L'approche statistique utilisée était une simplification de la modélisation typiquement utilisée pour les données de type CMR (pour exemple : [Chambon, 2018](#)). En effet, pour chaque session, la probabilité de « survie » d'une occasion à l'autre a été fixée à 100%. Ainsi, seule la détection pouvait influencer la présence d'un 1 ou d'un 0 dans les histoires individuelles (**Figure 9**). Ce choix se base sur l'hypothèse d'une population close durant chaque session (pas de nouveau nid ou de désertion au sein d'une session). Les sessions liées au protocole de détection ayant eu lieu pendant une courte durée, durant une période relativement avancée de la reproduction, et en l'absence de régulation de l'espèce et de prédation sur les adultes, cette hypothèse a été jugée crédible. Pour chaque nid, une occasion artificielle a alors été ajoutée en début d'histoire individuelle (**Figure 9**) pour permettre au logiciel d'analyse de considérer le nid comme actif dès le début de la session. Par ailleurs, la modélisation a été effectuée sous l'hypothèse d'une probabilité de détection globalement homogène entre individus (nids), sites et secteurs. Ainsi, uniquement le centre-ville historique d'une ville de taille moyenne du Finistère a été prospecté afin de maximiser le nombre de nids pour l'estimation de la probabilité de détection tout en limitant les coûts.

Occasions :	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Horaires :	-	M1	M2	S	M1	M2	S	M1	M2	S	M1	M2	S
Jour :	-	1	2	2	3	4	4	5	6	6	7	8	8
Histoire A :	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1
Histoire B :	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0

Figure 9. Exemple d’histoires individuelles de deux nids (A et B) sur 12 occasions de rencontre réelles (correspondant à une session), et incluant une occasion artificielle additionnelle (occasion 1) pour la modélisation, avec le jour et les créneaux horaires associés (M1 : les deux premières heures du créneau du matin ; M2 : les deux dernières heures du créneau du matin ; S : les deux heures du créneau du soir).

Le logiciel E-SURGE version 2.2.3 a été utilisé pour mener les analyses statistiques. Globalement, une approche par sélection de modèle a été utilisée. Le principe était de construire et comparer plusieurs modèles (**Tableau 1**), chaque modèle correspondant à une hypothèse précise appliquant une contrainte d’effet (pour le langage utilisé par le logiciel, voir le manuel d’utilisation : [Choquet & Nogue, 2011](#)) sur le paramètre de détection. La comparaison des modèles entre eux a permis de déterminer l’hypothèse la plus plausible sur la base d’un critère (quasi Akaike Information Criteria, corrigé pour faibles effectifs – QAICc, [Burnham & Anderson, 2002](#)). Suivant ce principe, le modèle avec le plus petit QAICc a été retenu pour chaque session. Cependant, un modèle était considéré comme plus compétitif qu’un autre lorsqu’au moins deux points de QAICc les séparaient ($\Delta QAICc$). Le modèle le plus parcimonieux (impliquant le moins de paramètres) et avec le plus grand QAICcWeigth (probabilité qu’un modèle soit le meilleur, [Johnson & Omland, 2004](#)) a été sélectionné si le critère du $\Delta QAICc$ conduisait à une série de modèles à compétitivité égale (si plusieurs modèles possédaient un $\Delta QAICc < 2$).

Tableau 1. Modèles construits et comparés pour l’estimation de la probabilité de détection, avec leur hypothèse biologique et la contrainte d’effet associée (exprimée dans le langage du logiciel E-SURGE), pour chaque session.

Modèle	Hypothèse	Contrainte d’effet
1	Aucun effet sur la détection	firste+nexte.i
2	Distinguer les catégories d’heures liées aux demi-journées	firste+nexte.t(2 5 8 11 3 6 9 12, 4 7 10 13)
3	Distinguer la catégorie d’heures début de matinée	firste+nexte.t(2 5 8 11, 3 6 9 12 4 7 10 13)
4	Distinguer la catégorie d’heures fin de matinée	firste+nexte.t(3 6 9 12, 2 5 8 11 4 7 10 13)
5	Distinguer chaque catégorie d’heures	firste+nexte.t(2 5 8 11, 3 6 9 12, 4 7 10 13)

Au total, les deux sessions impliquaient respectivement 51 et 54 nids. Plus spécifiquement, 11 nids ont été considérés comme abandonnés entre la première et seconde session, et 14 nids ont été considérés comme nouvellement installés pour la deuxième session. Pour la session relative à la période de construction de nid, le modèle sélectionné correspondait à une variation de la détection entre la matinée et la soirée (modèle 2, **Tableau 2**) : probabilité de détection estimée à 0.48 avec IC95% [0.44 ; 0.53] pour les 4h de la matinée et 0.38 [0.31 ; 0.45] pour la soirée. Pour la seconde session, le meilleur modèle n’incluait pas d’effet des horaires sur la détection (modèle 1, **Tableau 2**) : probabilité de détection estimée à 0.35 [0.31 ; 0.39] sur l’ensemble des horaires.

Tableau 2. Résultat de la comparaison des modèles pour l'estimation de la probabilité de détection pour chaque session (session 1 : phase de construction de nid ; session 2 : phase d'incubation). Pour chaque session, le modèle retenu apparaît en gras. Le nombre de paramètres (k) est indiqué pour chaque modèle.

Session	Modèle	K	QAICc	Δ QAICc	QAICcWeight
1	2	2	839.59	0.00	0.43
	5	3	840.44	0.85	0.28
	3	2	840.98	1.40	0.21
	1	1	843.72	4.13	0.05
	4	2	845.66	6.07	0.02
2	1	1	838.85	0.00	0.78
	2	2	840.12	4.68	0.08
	3	2	840.39	4.65	0.07
	4	2	840.85	5.41	0.05
	5	3	842.07	6.63	0.03

Enfin, pour chaque hameau, église, centre-ville ou transect de ville et de métropole, les effectifs obtenus dans le cadre du recensement ont été corrigés par la probabilité de détection adéquate (effectif corrigé = effectif compté/probabilité de détection). Cette correction des effectifs a été ajustée en fonction du créneau horaire et de la date de prospection, en se basant sur les estimations issues du processus de sélection de modèle présenté ci-dessus.

3.1.5. Descriptions exploratoires de la présence de nicheurs dans les aires prospectées

Ci-dessous, une série de graphiques et de tableaux est présentée afin de décrire succinctement les données obtenues en termes de présence de couples reproducteurs au sein des différentes zones de bâties prospectées par département. Il s'agit uniquement de descriptions brutes concernant directement les sites prospectés, sans extrapolation au niveau départemental. Conformément à ce qui a été précédemment évoqué, les descriptions concernant le secteur hors-centre des villes et les secteurs des métropoles (centre-ville et hors-centre plus particulièrement) sont uniquement exploratoires et doivent être considérées en ce sens.

Le pourcentage de hameaux, villes et métropoles accueillant au moins un couple reproducteur sur la base des prospections effectuées (tous secteurs confondus) sont représentés dans la **Figure 10**. Globalement, relativement peu de hameaux accueillent des nicheurs, contre une majorité des villes et la totalité des métropoles. Suivi des Côtes d'Armor, le département du Finistère est celui pour lequel le plus d'hameaux et de villes ont accueilli des reproducteurs au cours des prospections.

En complément, la distribution des sites selon un ensemble de patrons d'occupation, parmi ceux accueillant au moins un couple, est représentée dans la **Figure 11** pour les villes et métropoles, et pour chaque département. Notamment, le Finistère est le département pour lequel il a été recensé des couples dans les trois secteurs des villes pour environ la moitié des villes accueillant de la reproduction, contre une portion plus faible pour les autres départements. Plus généralement, dans la majorité des villes accueillant de la reproduction, le secteur centre-ville était un secteur de reproduction avéré dans : 71.4%, 100%, 93.3% et 88.9% pour les Côtes d'Armor, le Finistère, l'Ille-et-Vilaine et le Morbihan, respectivement. Concernant les métropoles, le centre-ville était un secteur de

reproduction avéré pour tous les sites, excepté un pour lequel seul le secteur hors-centre accueillait des nicheurs.

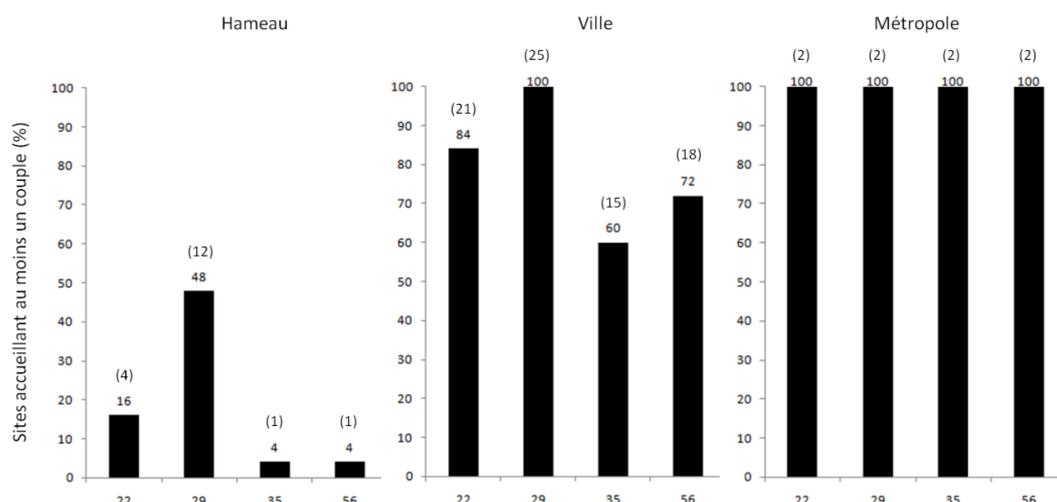


Figure 10. Proportion (%) de sites accueillant au moins un couple reproducteur parmi l'ensemble des sites prospectés, selon la zone de bâti (hameau, ville et métropole), et le département (22 : Côtes d'Armor ; 29 : Finistère ; 35 : Ille-et-Vilaine ; 56 : Morbihan). La proportion exacte est affichée au-dessus de chaque barre, et l'effectif brut est également représenté entre parenthèses au-dessus de cette valeur. Pour rappel, 25 hameaux, 25 villes et 2 métropoles ont été prospectés par département.

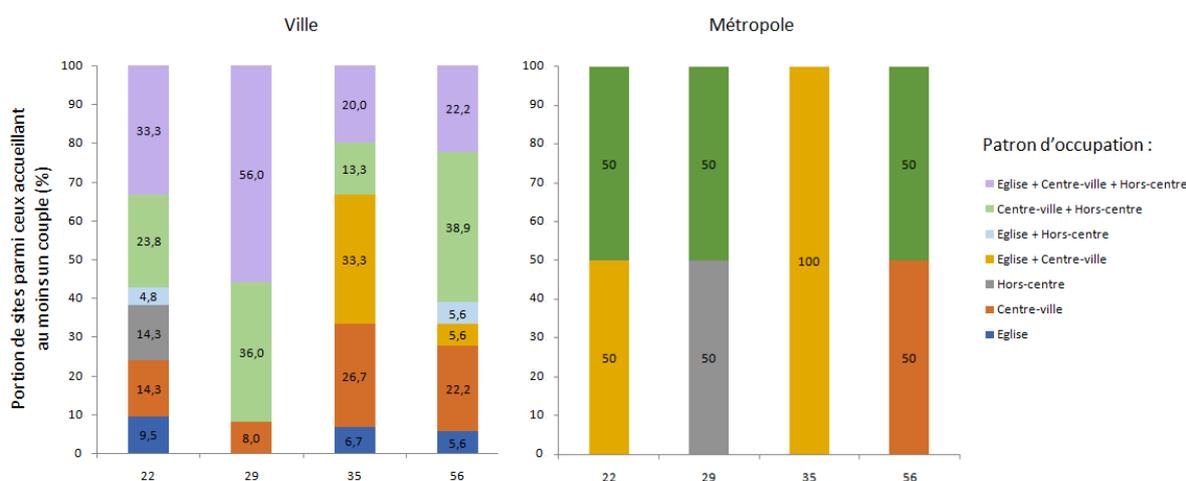


Figure 11. Proportion (% , affichée au centre de chaque segment) de sites, parmi ceux accueillant des nicheurs (au moins un couple), dont le patron d'occupation appartient à une des combinaisons possibles d'occupation des secteurs constituant les sites (voir la légende à droite de la figure), selon la zone de bâti (ville et métropole), et le département (22 : Côtes d'Armor ; 29 : Finistère ; 35 : Ille-et-Vilaine ; 56 : Morbihan).

De plus, les effectifs de couples reproducteurs estimés (effectifs recensés puis corrigés par la probabilité de détection adéquate) sont décrits par département dans le **Tableau 3** pour les hameaux et secteurs de villes et de métropoles accueillant des nicheurs. En moyenne, entre 2 et 5 couples sont estimés par hameau en cas de nidification, selon le département. Entre 5 et 10 couples sont estimés par église, selon le département, en cas de nidification dans ce secteur. Selon le département, entre 30 et 40 couples sont estimés en moyenne par centre-ville en cas de nidification. Lorsqu'un secteur

hors-centre accueille des nicheurs, moins de 3 couples est en moyenne estimé par transect. Pour les métropoles, les estimations sont plus faibles. Plus globalement, la description des données suggère une hétérogénéité marquée entre les sites concernés pour chaque département.

Tableau 3. Description brute du nombre moyen (\pm écart-type) de couples reproducteurs estimés (recensés puis corrigés) pour les hameaux et secteurs accueillant au moins un couple reproducteur, pour chaque département. Hameau : effectif moyen par site. Eglise (ville) : effectif moyen par église. Centre-ville (ville) : effectif moyen par centre-ville. Hors-centre (ville) : effectif moyen par transect de hors-centre. Eglise (métropole) : effectif cumulé pour les églises constitutives du secteur. Centre-ville (métropole) : effectif moyen par transect de centre-ville. Hors-centre (métropole) : effectif moyen par transect de hors-centre. Pour chaque département, les valeurs associées à chacune des deux métropoles sont distinguées par une barre verticale (« | »).

Zone	Secteur	Département			
		22	29	35	56
Hameau		5.7 \pm 5.9	4.9 \pm 4.4	2.1	2.6
Ville	Eglise	9.1 \pm 10.1	5.5 \pm 3.5	8.6 \pm 6.2	9.2 \pm 9.1
	Centre-ville	30.7 \pm 27.9	37.2 \pm 28.8	29.2 \pm 26.8	39.2 \pm 35.4
	Hors-centre	1.0 \pm 1.2	2.5 \pm 1.8	0.7 \pm 0.4	0.7 \pm 0.6
Métropole	Eglise	10 0	0 0	2 34	0 0
	Centre-ville	0.2 3.1	4.9 0	1.0 0.3	0.6 0.2
	Hors-centre	0 0.3	0.2 0.2	0 0	0 0.6

Concernant le secteur hors-centre des villes pour lesquelles au moins un nid a été détecté dans ce secteur, la proportion moyenne (\pm écart-type) de transects par site (sur une base de 10 transects pour la plupart des sites) avec nidification est la suivante pour les Côtes d'Armor, le Finistère, l'Ille-et-Vilaine, et le Morbihan, respectivement : 25.8% (\pm 15.3), 44.7% (\pm 19.5), 20.0% (\pm 10), et 19.2% (\pm 15.1). De plus, la distance moyenne au centre-ville de ces transects occupés pour la nidification est, respectivement par département, la suivante : 363.4 m (\pm 170.0), 491.0 m (\pm 217.0), 360.9 m (\pm 263.6), et 507.9 m (\pm 312.8). A titre indicatif, sur un échantillon aléatoire de 20 maisons de secteur hors-centre et accueillant au moins un couple reproducteur (à raison de 5 maisons par département), il ressort que toutes les maisons semblent avoir une année de construction inférieure aux années 2000 (12 construites au milieu du 20^{ème} siècle et 8 probablement plus anciennes).

Pour chaque métropole, le nombre total d'églises pour lesquelles au moins un nid a été détecté est le suivant, respectivement pour les Côtes d'Armor, le Finistère, l'Ille-et-Vilaine, et le Morbihan (deux métropoles d'un même département séparées par une barre verticale « | ») : 2 | 0, 0 | 0, 1 | 3, 0 | 0. Pour le secteur centre-ville de chaque métropole, la proportion de transects (sur une base de 10 transects) avec nidification est respectivement la suivante, pour ces départements : 10% | 40%, 80% | 0%, 30% | 10%, et 20% | 10%. De manière analogue, concernant le secteur hors-centre de chaque métropole, la proportion de transects (sur une base de 10 transects) avec nidification est respectivement la suivante, pour les quatre départements : 0% | 10%, 10% | 10%, 0% | 0%, 0% | 20%. La distance moyenne (\pm si plus d'un transect) au centre-ville le plus proche (si plusieurs) des transects occupés pour la nidification dans le secteur hors-centre est respectivement la suivante par département (« - » : si aucun transect occupé pour une métropole donnée) : - | 1 628 m, 1 728 m | 3 488 m, - | -, - | 1 452 m (\pm 1 111).

3.1.6. Extrapolation agrégée départementale

La taille de population reproductrice au niveau départemental a été estimée par extrapolation sur la base des prospections effectuées et des superficies départementales totales relatives à chaque type d'aire bâtie considéré (**Annexe 2**). Ces extrapolations par type d'aire bâtie, qui ont ensuite été cumulées, concernaient les hameaux, et les secteurs église et centre-ville des villes. Comme évoqué plus précisément précédemment, les prospections dans le secteur hors-centre des villes et dans les métropoles ont été réalisées uniquement afin d'explorer la nidification au sein de ces types de bâtis, et n'ont donc pas été incluses dans le processus d'extrapolation, qui nécessite des estimations particulièrement précises et fiables pour chaque site et secteur considéré.

Le calcul des superficies départementales totales (**Annexe 2**) par type de bâti se sont basées sur les couches cartographiques obtenues lors de la préparation des prospections. Pour rappel, la surface de certaines aires de végétation et bâti ont été retirées (**Annexe 1**) de la superficie des tâches bâties (initialement de plus d'1 ha) continentales de type hameau et ville (zones bâties distinguées sur la base de la présence d'une mairie pour les villes). Les superficies des tâches bâties de type hameau ont alors été sommées (**Annexe 2**). Quant aux villes, puisque seules les tâches bâties associées aux sites prospectés ont été sectorisées manuellement, la proportion moyenne que représente le secteur centre-ville (après retrait de la superficie du polygone incluant l'église et sa place) sur la superficie totale de la tâche bâtie pour ces sites a été calculée (Côtes d'Armor : $5.83\% \pm 4.32$; Finistère : $3.41\% \pm 1.82$; Illes et Vilaine : $6.01\% \pm 3.75$; Morbihan : $3.95\% \pm 1.89$) et appliquée à la superficie départementale totale des tâches bâties de type ville pour obtenir une superficie totale estimée, relative au centre-ville historique des villes (**Annexe 2**). Concernant les églises, c'est en réalité le nombre départemental de tâches bâties de type ville (à raison d'une église considérée par ville) qui a été utilisé (**Annexe 2**).

Plus généralement, le processus d'extrapolation est détaillé dans la **Figure 12**. Les étapes alors présentées sont successives, chacune se basant sur le résultat de la précédente. Les intervalles de confiance à 95% (IC95%), mentionnées dans ce processus, ont été obtenus par une méthode de Bootstrap non-paramétrique (impliquant 1 000 répétitions ; **Annexe 3**). Le principe général était de raisonner sur une estimation corrigée moyenne et bornée (IC95%) du nombre de couples reproducteurs à l'hectare pour chaque type de bâti (cas du secteur église : estimation pour le secteur et non-pas à l'hectare ; **Figure 12**), et de multiplier ces valeurs par la superficie totale départementale correspondante (détails ci-dessous). Les estimations départementales moyennes pour les hameaux et pour les deux secteurs des villes considérés ont ensuite été cumulées. Il en était de même pour les superficies relatives aux bornes inférieures des IC95% (cumulées entre elles), et aux bornes supérieures de ces IC95% (également cumulée entre elles), permettant alors d'obtenir une estimation totale départementale moyenne bornée, comprenant hameaux et villes (à l'exception du secteur hors-centre de ces dernières). Pour l'ensemble des étapes, toutes les valeurs décimales ont été considérées avec une approximation au centième, à l'exception des estimations finales (entières). Le résultat de l'extrapolation départementale agrégée est présenté dans le **Tableau 6**.

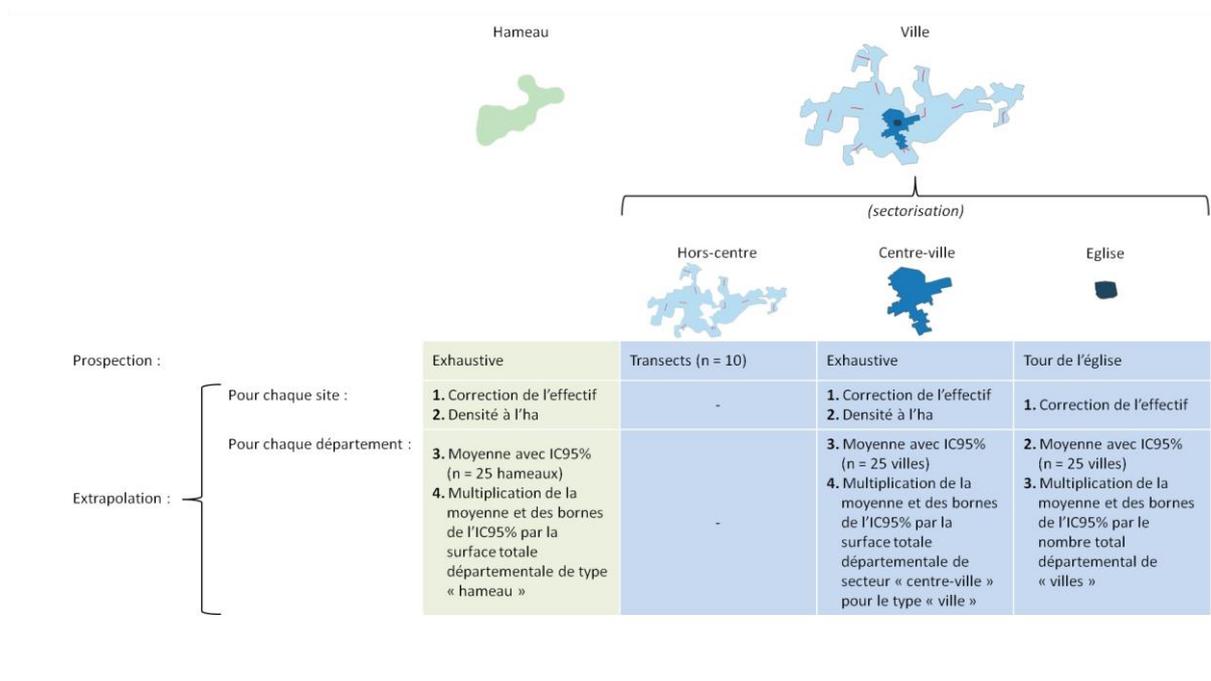


Figure 12. Synthèse schématisée de la méthode de sectorisation, de prospection et d'extrapolation départementale concernant l'estimation du nombre de couples reproducteurs de Choucas des tours, pour les hameaux et les villes. Pour rappel, les métropoles et le secteur hors-centre des villes n'ont pas été considérés pour l'extrapolation départementale. Les densités (couples/ha) ont été calculées sur la base des superficies des sites pour les hameaux et du centre-ville pour les villes. Pour le secteur église, l'effectif par église (donc par site) a été considéré.

Tableau 6. Estimation moyenne bornée (limites inférieures et supérieures des IC95% calculés) du nombre de couples reproducteurs pour chaque département sur la base des prospections effectuées, et résultant du processus d'extrapolation par type de bâti et agrégée, en tenant compte uniquement des hameaux, ainsi que de l'église et du centre-ville des villes. Pour rappel, les métropoles et le secteur hors-centre des villes n'ont pas été considérés pour l'extrapolation départementale.

Département	Bâti	Estimation		
		Inférieure	Moyenne	Supérieure
Côtes d'Armor	Hameaux	2 283	9 132	21 689
	Villes	7 431	14 513	26 348
	Agrégation	9 714	23 645	48 037
Finistère	Hameaux	15 491	30 207	52 669
	Villes	11 445	14 642	17 767
	Agrégation	26 936	44 849	70 436
Ille-et-Vilaine	Hameaux	0	1 313	3 938
	Villes	4 110	7 033	10 627
	Agrégation	4 110	8 346	14 565
Morbihan	Hameaux	0	2 186	6 921
	Villes	4 127	6 821	10 950
	Agrégation	4 127	9 007	17 871

3.1.7. *Interprétations, limites et perspectives*

L'estimation de la probabilité de détection des nids actifs est une étape clef pour corriger les effectifs recensés. Dans leur globalité, les estimations résultantes du processus de modélisation sont en accord avec les ressentis de terrain. La différence d'estimation entre les deux phases de la reproduction est cohérente avec la variation des besoins et des activités des reproducteurs selon la phase de reproduction (en particulier chez les oiseaux coloniaux : [Wittenberger & Hunt, 1985](#), [Chambon et al., 2020](#)). La date utilisée pour définir la distinction de la phase de construction de nid et d'incubation est par ailleurs similaire avec celle décrite chez une sous-population britannique (aux alentours du 20 avril : [Henderson & Hart, 1995](#)). La présence d'un effet lié à l'heure de la journée durant la première phase de reproduction, et son absence durant la seconde, sont probablement liées à une plus grande diversité d'activités durant la phase de construction de nid (budget temps à allouer à la prospection de lieux de nidification, l'apport de brindilles, la défense du lieu choisi, la surveillance du partenaire, les comportements d'accouplement, et l'alimentation individuelle), et au fait que seul le mâle évolue typiquement et très régulièrement en dehors du lieu de nidification durant la phase d'incubation, pour sa propre alimentation et celle de sa partenaire ([Soler, 1989b](#)).

Toutefois, la considération d'un seul site, et d'uniquement son centre-ville, peut constituer une limite de l'étude pour l'estimation de la probabilité de détection. En effet, l'activité des reproducteurs peut être en partie dépendante du contexte social (taille de colonie) et de la qualité du site de reproduction chez les espèces coloniales et semi-coloniales ([Wittenberger & Hunt, 1985](#), [Brown & Brown, 2001](#)). Alors, les caractéristiques (superficie, densité et agencement du bâti favorable, notamment) des hameaux et des différents secteurs des villes et métropoles pourraient influencer dans une certaine mesure l'activité des reproducteurs et donc la détection des nids actifs associés au sein de ces aires (détection potentiellement variable pour certains bâtis – exemple des clochers d'églises). Dans le cadre de l'étude, sur la base de l'ensemble des moyens et des contraintes associées, il n'était pas envisageable d'explorer davantage cette hypothèse. De plus, la nidification au niveau des églises est particulièrement hétérogène (clocher et/ou corps de l'église, intérieur de clocher ou trous muraux), tout comme l'accessibilité à certaines cavités de ces monuments (nombreux engrillagements), limitant la possibilité d'estimer une probabilité de détection représentative et spécifique à ce type de bâti. Le choix du centre-ville a cependant été considéré comme pertinent puisque ce secteur est le noyau dur de la colonie au sein des villes, c'est à dire le cœur de colonie avec la majorité des nicheurs du site (voir ci-dessous ; [Chambon & Dugravot, observations personnelles](#)). Dans ce contexte, des études futures pourraient se focaliser plus spécifiquement sur l'activité des reproducteurs (et donc la détection de leur nid) chez l'espèce, en fonction de l'environnement social (densité de nids actifs, notamment).

Les prospections effectuées par transects ont été mises en place afin de collecter uniquement des informations exploratoires sur la nidification dans les aires bâties concernées. Très succinctement, ces données confirment en particulier que pour les villes, le noyau dur de la colonie se situe dans le centre-ville et que les nicheurs sont répartis de façon plus lâche, satellitaire et anecdotique dans le secteur hors-centre. La nidification dans le secteur hors-centre pourrait être éventuellement et par exemples liée au statut de dominance des oiseaux concernés et à un seuil particulier de densité de nicheurs dans le centre-ville associé, hypothèses toutefois difficiles à explorer. Pour les métropoles, que ce soit pour le secteur centre-ville ou hors-centre, il n'a pas été détecté de noyaux importants, les nids étant relativement peu nombreux et répartis sur quelques

portions bâties. Par ailleurs, la prospection par transects était une des parties les plus chronophages du protocole de collecte de données sur le terrain, en raison des multiples déplacements nécessaires. Ainsi, en cas de réitération de la mise en place du protocole de recensement dans le futur, ne pas considérer les métropoles ni le secteur hors-centre des villes lors des prospections pourrait permettre d'inclure des hameaux et villes supplémentaires pour un gain d'effort d'échantillonnage sur le territoire et donc de précision des estimations. De plus, pour une estimation de la taille de population reproductrice, la considération des secteurs qui ont été prospectés par transects nécessiterait la prise en compte de l'hétérogénéité du bâti au sein de ces secteurs et d'un nombre important de transects, impliquant des moyens beaucoup trop importants. Par ailleurs, comme mentionné précédemment, l'exclusion des métropoles et du secteur hors-centre des villes permettrait toutefois le suivi dans le temps de l'estimation de la grande majorité des effectifs nicheurs sur le territoire, particulièrement en raison de l'importance du centre-ville et des églises dans les villes pour la reproduction (Huteau & Gélinaud, 2013, Božič, 2016, Chambon & Dugravot, observations personnelles). Les limites spatiales fixes du centre-ville pour chaque ville rendent par ailleurs les estimations locales comparables dans le temps avec robustesse et facilité, contrairement aux limites fluctuantes du secteur hors-centre (expansion spatiale au cours des années).

Le processus d'extrapolation agrégé a été conçu et appliqué afin de répondre à une demande spécifique de la DREAL Bretagne, avec les moyens mis à disposition : estimer la taille de population reproductrice de Choucas des tours au niveau départemental en Bretagne. En dépit d'un résultat relativement cohérent avec les ressentis de terrain provenant de l'ensemble des acteurs liés à la problématique de l'espèce en Bretagne (similarité d'estimation toutefois surprenante pour l'Ille-et-Vilaine et le Morbihan), les estimations obtenues doivent être considérées comme peu précises. Plus spécifiquement, sur la base de l'ensemble des limites inhérentes à la méthode employée, il est à préciser que l'estimation départementale du nombre de couples reproducteurs ne peut et ne doit être jugée compatible avec un usage visant à définir des quotas de prélèvements pour la population concernée. Un tel usage nécessiterait de considérer plus exhaustivement l'ensemble des reproducteurs, des estimations plus précises (à obtenir avec des moyens de terrain plus conséquents et des données cartographiques actualisées, notamment), ainsi qu'une modélisation scénaristique de la dynamique de la population concernée (mobilisant des données et connaissances encore non-acquises). C'est uniquement sur la base de ce type de données, en association avec une estimation et caractérisation robuste des dégâts, et en l'absence démontrée de solutions alternatives efficaces, qu'il serait alors possible de déterminer un nombre d'individus pouvant être détruits en toute légalité, conformément au statut juridique de l'espèce au niveau national et européen (directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages).

Enfin, comme mentionné précédemment, les prospections ont mis en évidence une importance des cheminées pour la nidification de l'espèce, et une concentration des couples reproducteurs dans les centres-villes. Ainsi, la structure, disposition (densité), et l'évolution de l'utilisation des cheminées dans les centres-villes au cours du temps (abandon au profit d'autres moyens de chauffages tel que l'électrique, et normes plus strictes concernant l'utilisation des cheminées) ont conduit à une disponibilité en substrats de nidification favorables particulièrement importante et croissante. L'augmentation de la population bretonne de Choucas des tours, reportée depuis plusieurs décennies, pourrait alors être en grande partie liée à cet élément, en association avec une disponibilité favorable en ressources alimentaires (voir la suite du présent rapport).

3.2. Corrélats de la distribution des couples reproducteurs sur le territoire breton

3.2.1. Analyses inférentielles liées à la taille de colonie en centre-ville

L'influence de plusieurs catégories de variables (décrites en détails ci-dessous) sur l'occupation des sites prospectés (probabilité d'occupation et taille de colonie en cas d'occupation) a été explorée : (i) position géographique et potentiel d'accueil du site (localisation et superficie), puis (ii) occupation du sol (superficies catégorisées), (iii) patches paysagers (superficies catégorisées), et (iv) diversité paysagère (indice) dans l'environnement des sites.

Seules les villes ont été considérées ($n = 100$ sites) car trop peu de hameaux étaient occupés par l'espèce (18%). Plus spécifiquement, le secteur hors-centre a été exclu puisqu'aucune estimation robuste du nombre de couples au sein de ce secteur ne pouvait être obtenue, conformément aux éléments précédemment évoqués. De plus, puisque l'occupation du secteur église se distinguait de celle du secteur centre-ville par une quantité de couples estimée largement plus faible, avec un potentiel d'accueil particulièrement limité et dépendant du monument, seule l'occupation du centre-ville (église exclue donc) a été considérée (comme noyau dur de la colonie du site). En effet, l'occupation des églises est en grande partie directement liée à leur architecture et à la présence de dispositifs limitant l'accès aux substrats de nidification (engrillagement des orifices du clocher, par exemple). L'occupation des sites par les couples reproducteurs (70% des villes avec une moyenne \pm écart-type = 34.7 ± 29.5 couples en cas d'occupation) correspondait alors aux effectifs recensés et corrigés pour le secteur centre-ville. Hormis celles relatives à la position géographique et à la capacité d'accueil des sites, les différentes variables testées ont été calculées dans une aire tampon d'1 km de large autour de chaque ville considérée (**Figure 13**), correspondant globalement au rayon des déplacements journaliers et plus spécifiquement de recherche alimentaire typiques des Choucas des tours reproducteurs (déterminé sur la base de données de télémétrie : [Meyrier et al., 2017](#), et des données présentées dans le **Volet II**).

3.2.1.1. Position géographique et potentiel d'accueil

Ces dernières années, sur la base des déclarations de dégâts et des ressentis naturalistes locaux, une colonisation progressive du territoire et majoritairement d'ouest en est a été suspectée au sein de la région Bretagne. Ainsi, pour tester et tenir compte d'une telle variation spatiale dans la distribution des couples reproducteurs, en s'affranchissant des limites administratives départementales, la coordonnée de chaque ville (plus spécifiquement du centre-ville) prospectée sur l'axe des longitudes a été utilisée comme variable explicative. Comme indice de potentiel d'accueil pour la nidification, la superficie totale (en ha) du secteur centre-ville des villes a été calculée (en excluant l'aire du polygone relatif à la place de l'église, ainsi que les aires à exclure déjà mentionnées) et utilisée comme variable explicative. Une des couches cartographiques créées dans le cadre de l'étude, ainsi que le centroïde des sites ont été utilisés pour créer ces variables explicatives candidates (**Figure 13**) sous le logiciel QGIS.

3.2.1.2. Occupation du sol

Sur la base des déclarations de dégâts, et des pré-analyses effectuées dans le cadre des deux autres volets de la présente étude, il est assez clair que les Choucas des tours reproducteurs s'alimentent principalement en milieu agricole. Ainsi, puisque la nature des cultures influence les ressources

alimentaires à disposition en périphérie des villes, les superficies de différents types d'assolement (plus globalement d'occupation du sol) peuvent constituer un indice de qualité des sites de reproduction à disposition des individus. Cet indice de qualité peut alors conditionner la taille de colonie par l'influence de processus sous-jacents liés à la fidélité et à l'immigration (attractivité du site), et plus globalement être associé à un meilleur succès reproducteur local.

Plusieurs couches cartographiques (Régime Parcellaire Global agricole (RPG) de Bretagne 2020 pour les cultures, fournie par la DRAAF Bretagne, et « Zone de végétation » de la BDTPO version 3.0 ; à consulter pour plus de détails) ont permis de créer les catégories d'occupation du sol d'intérêt, jugées biologiquement pertinentes sur la base des connaissances de l'espèce, tout en limitant le nombre de variables à considérer pour les analyses : (i) cultures de maïs (RPG : MIS et MIE), (ii) cultures de blé et orge (RPG : ORP, BTH, ORH et BTP), (iii) prairies (temporaires et permanentes ; RPG : PRL, PPH, PTR et RGA), (iv) cultures de légumes (FVL, MPC, LEC, PPR, FEV, PCH, LDP, LDH, MPP), et (v) forêts et bois (BDTOPO : bois, forêt fermée de feuillus, forêt fermée mixte, et forêt ouverte). Il a été montré que les Choucas des tours en âge de se reproduire consomment du maïs, du blé et/ou de l'orge, et une diversité d'arthropodes (dont un taxon de bousiers typique des pâturages) de façon non-négligeable (voir le **Volet III**). Or, les prairies sont connues pour accueillir une diversité et abondance en invertébrés relativement élevées (Clere & Bretagnolle, 2001), ainsi que des animaux en pâture (favorisant la présence de bousiers voir de grains d'ensilage fragmentés), justifiant alors leur considération dans les analyses. Les légumes apparaissant également dans les déclarations de dégâts, cette catégorie a été par conséquent considérée. Enfin, les forêts et les bois ont été estimés comme étant des indices de qualité de l'environnement immédiat des villes en termes de potentiel de refuge en milieu fermé ou de reposoirs et dortoirs.

Plus globalement, la superficie totale (en ha) de chacune de ces catégories d'occupation du sol a été calculée sous QGIS et dans la zone tampon d'1 km de large autour de chaque ville afin de créer les variables explicatives candidates (**Figure 13**). De plus, puisque chez de nombreuses espèces, la sélection du site de reproduction une année donnée peut être en grande partie conditionnée par la qualité du site de reproduction l'année précédente (Clobert *et al.*, 2001), les données de la couche de RPG Bretagne 2020 ont été considérées comme pertinentes.

3.2.1.3. Patches paysagers

A une échelle restreinte, les paysages peuvent se structurer en patches paysagers. Ces patches peuvent être utilisés pour décrire finement l'environnement paysager (reflet visuel de composantes structurelles et morphologiques) autour des villes prospectées, et tester l'influence de caractéristiques paysagères, alors plus intégratrices et complémentaires à l'occupation du sol, sur la taille des colonies reproductrices associées.

Pour cela, une couche cartographique (raster pixélisé) déjà existante a été mobilisée, fournie par l'UMR CNRS 6590 ESO (Université de Rennes 2) et datant de 2013 (Le Dû-Blayo *et al.*, 2007). Cette couche répartie les patches paysagers bretons en plusieurs catégories tenant compte de caractéristiques paysagères urbaines, agricoles, végétales, littorales, ou encore topographiques. Parmi ces types de patches paysagers, seuls certains ont été retenus en raison de leur pertinence biologique, complémentaire aux analyses déjà effectuées, tout en limitant le nombre de variables explicatives à considérer pour les analyses : (A) bocage dense et prairies sur collines, (B) bocage à maille élargie, (C) paysages mixtes avec bosquets, (D) plateaux avec paysages ouverts et bocage

résiduel, (E) plateaux avec talus ou haies basses, (F) plaines avec bocage à ragosse déstructuré, et (G) friches et landes.

Plus spécifiquement, la superficie totale de chacun de ces patchs paysagers a été calculée (un pixel = 249 m x 249 m) sous le logiciel QGIS dans la zone tampon d'1 km de large autour de chaque ville afin de créer les variables explicatives candidates (**Figure 13**). Il est tout de même à noter que les paysages ont pu évoluer, d'une façon relativement modérée, depuis la création de la couche utilisée. Il n'était cependant pas envisageable de produire une telle base de données actualisée dans le cadre de la présente étude.

3.2.1.4. Diversité paysagère

Sur la base des patchs paysagers considérés dans la zone tampon d'1 km de large autour des villes, un indice couramment utilisé en analyses paysagères (indice de Shannon, ≥ 0 , [McGarigal & Marks, 1995](#)), visant à estimer le degré de diversité ou d'homogénéité paysagère de façon intégratrice, a été calculé sous QGIS. L'espèce étant globalement omnivore opportuniste (voir le **Volet III**), la considération de cet indice comme variable explicative candidate (**Figure 13**) a permis de tester l'influence de la diversité du paysage sur la taille des colonies, par une influence sous-jacente sur la qualité et l'attractivité des sites en termes de diversité en ressources alimentaires avoisinantes.

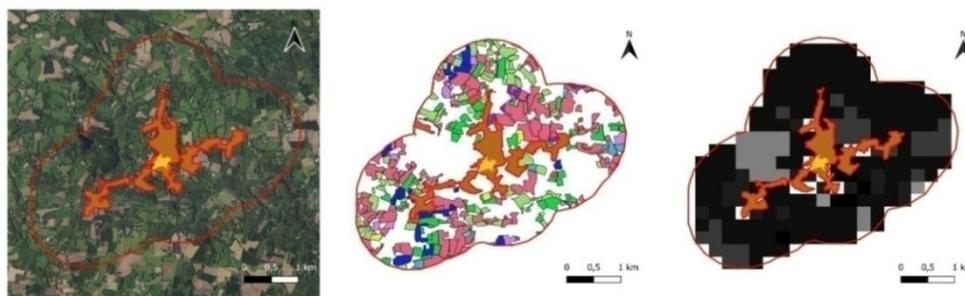


Figure 13. Ville typique dont le centre-ville est en jaune, le hors-centre en marron bordé de rouge, et dont les limites ont permis de calculer les superficies et la longitude du centroïde global, considérées dans les analyses. La limite de la zone tampon d'1 km de large autour de la ville est représentée par une ligne rouge. Sur l'image centrale et de droite, figurent respectivement les différents types d'occupation du sol (couche vecteur), et les types de patchs paysagers (couche raster pixelisée, avec un pixel = 249 m x 249 m) dont les superficies totales ont été considérées dans les analyses. La diversité paysagère considérée dans les analyses s'est basée sur ces patchs paysagers.

3.2.1.5. Modélisation

Le logiciel R version 4.0.2 a été utilisé pour mener les analyses statistiques. Globalement, deux analyses complémentaires (deux variables réponses considérées) en lien avec l'occupation des sites (centres-villes plus spécifiquement, pour rappel) ont été effectuées : la probabilité qu'un site soit occupé par au moins un couple reproducteur, puis la taille de la colonie estimée pour les sites occupés par au moins un couple reproducteur. Pour chacune de ces analyses, la même approche séquentielle par sélection de modèle a été utilisée (**Tableau 7**).

Le principe était de comparer dans un premier temps des modèles incluant au total toutes les combinaisons d'effets simples et additifs (aucune hypothèse pour des effets de type interaction),

ainsi qu'un modèle nul (modèle de référence sans effet), en considérant uniquement les variables liées à la position géographique et à la capacité d'accueil du centre des villes (première catégorie de variables). Dans un second temps, l'effet des superficies relatives aux types d'occupation du sol (seconde catégorie de variables) a été testé en comparant plusieurs modèles se basant sur celui retenu à l'étape précédente et incluant en plus soit aucun autre effet (nouveau modèle de référence), soit l'effet d'une de ces superficies. Aucun effet additif entre les différentes superficies agricoles n'a été testé pour des raisons de puissance statistique et puisque l'objectif était de déterminer le type d'occupation du sol le plus influent, en cas d'effet. Puis, de façon analogue, l'effet des variables en lien avec la catégorisation du paysage (troisième catégorie de variables) a été testé en comparant plusieurs modèles se basant sur celui retenu à l'étape précédente et incluant en plus soit aucun autre effet (nouveau modèle de référence), soit l'effet d'une des superficies de patches paysagers. Enfin, pour la quatrième étape, le modèle retenu à l'étape précédente (nouveau modèle de référence) a été comparé avec un modèle incluant en plus l'effet de l'indice de diversité paysagère (quatrième et dernière catégorie de variables). L'ensemble des variables testées (toutes quantitatives et non-colinéaires) ont été centrées et réduites pour les besoins de la modélisation. Cette approche séquentielle par étapes successives (**Tableau 7**) a permis de limiter le nombre de modèles à comparer, tout en palliant l'impossibilité de considérer un nombre important de combinaisons d'effets (manque de puissance statistique due à la taille de l'échantillon et à la distribution globale des données). Une description statistique de chacune des variables explicatives est fournie dans l'**Annexe 4**.

Des modèles linéaires généralisés ont été utilisés (GLMs ; probabilité d'occupation : famille de distribution d'erreur de type binomiale ; taille de colonie : famille de distribution d'erreur de type binomiale négative ; différentes fonctions lien ont été utilisées selon l'ajustement des modèles aux données ; **Tableau 7**). La sélection de modèles pour chaque analyse (variable réponse) et chaque étape sous-jacente s'est basée sur le critère d'AICc (Akaike Information Criteria, corrigé pour faibles effectifs, [Burnham & Anderson, 2002](#)). Suivant ce principe, le modèle avec le plus petit AICc a été retenu pour chaque étape. Cependant, un modèle était considéré comme plus compétitif qu'un autre lorsqu'au moins deux points d'AICc les séparaient ($\Delta AICc$). Si le critère du $\Delta AICc$ conduisait à une série de modèles à compétitivité égale (si plusieurs modèles possédaient un $\Delta AICc < 2$), les modèles contenant une variable additionnelle non-informative ont été exclus ([Arnold, 2010](#)), revenant à sélectionner le modèle le plus parcimonieux. Une variable était considérée comme non-informative si l'intervalle de confiance à 95% (IC95%) relatif à l'estimation de son paramètre incluait zéros, et si le gain en variance expliquée (calcul d'un pseudo- R^2 pour chaque modèle) était faible. Des résultats qualitativement similaires sont obtenus si la superficie relative (% de superficie dans la zone d'intérêt) des variables explicatives considérées, ou le nombre d'entités (nombre de parcelles pour les types de cultures), sont utilisées.

Concernant la probabilité d'occupation d'un centre-ville (secteurs hors-centre et église exclus), le processus de sélection de modèle (**Tableau 7**) a conduit à la mise en évidence de l'effet additif de la coordonnée en longitude de la ville et de la superficie totale (ha) en prairies dans la zone tampon définie autour de la ville (pseudo- $R^2 = 0.35$; **Figure 14**) : cette probabilité diminue avec la longitude de la ville et augmente avec la superficie totale en prairie aux alentours. Puis, pour le nombre de couples estimés dans le centre-ville d'une ville accueillant de la reproduction, le processus de sélection de modèle (**Tableau 7**) a mis en évidence l'effet simple de la superficie (ha) du centre-ville (pseudo- $R^2 = 0.29$; **Figure 15**) : cet effectif augmente avec la superficie du centre-ville.

Tableau 7. Résultat de la comparaison des modèles (GLMs) visant à expliquer la variation dans la probabilité d'occupation et la taille de colonie (en cas d'occupation) estimée au sein de chaque centre-ville prospecté (voir colonne Variable réponse), selon quatre étapes successives de modélisation (Etape). Toutes les variables sont des superficies (ha), sauf pour la coordonnée en longitude (Longitude) et l'indice de diversité paysagère (Indice de Shannon). Voir le texte pour plus de détails sur les différentes variables et le processus de modélisation. Pour chaque étape, le modèle retenu apparaît en gras. A noter que pour chaque étape, tout modèle présent sous le seuil $\Delta AICc < 2$ et présentant une variable supplémentaire par rapport au modèle retenu, menait à une estimation de paramètre (IC95%) incluant zéros pour cette variable supplémentaire.

Variable réponse	Etape	Fonction lien	Variable(s) explicative(s)	AICc	$\Delta AICc$	Pseudo-R ²
Probabilité d'occupation	1	cloglog	Centre + Longitude	104.89	0.00	0.28
		cloglog	Longitude	105.24	0.35	0.24
		logit	Centre	124.21	19.33	0.02
		logit	<i>modèle nul</i>	124.64	19.75	0.00
	2	probit	Longitude + Prairies	99.85	0.00	0.35
		cloglog	Longitude	105.24	5.39	0.24
		cloglog	Longitude + Blé/Orge	105.42	5.57	0.27
		cloglog	Longitude + Légumes	105.68	5.83	0.25
		cloglog	Longitude + Maïs	106.01	6.16	0.26
		cloglog	Longitude + Forêt/Bois	107.06	7.21	0.24
	3	probit	Longitude + Prairies	99.85	0.00	0.35
		cloglog	Longitude + Patch paysager F	100.65	0.80	0.36
		cloglog	Longitude + Patch paysager B	100.85	1.00	0.37
		cloglog	Longitude + Patch paysager E	101.02	1.17	0.35
		probit	Longitude + Patch paysager G	101.1	1.25	0.35
		probit	Longitude + Patch paysager C	101.81	1.96	0.35
		logit	Longitude + Patch paysager A	101.82	1.98	0.37
		logit	Longitude + Patch paysager D	102.34	2.49	0.36
	4	logit	Longitude + Prairies + Indice de Shannon	99.64	0.00	0.42
		probit	Longitude + Prairies	99.85	0.20	0.35
Taille de colonie	1	racinne carrée	Centre + Longitude	612.04	0.00	0.32
		racinne carrée	Centre	612.54	0.51	0.29
		log	<i>modèle nul</i>	634.2	22.17	0.00
		racinne carrée	Longitude	635.16	23.13	0.02
	2	racinne carrée	Centre	612.54	0.00	0.29
		racinne carrée	Centre + Prairies	613.39	0.85	0.30
		racinne carrée	Centre + Maïs	613.56	1.02	0.30
		racinne carrée	Centre + Légumes	614.37	1.86	0.29
		racinne carrée	Centre + Blé/Orge	614.46	1.92	0.29
		racinne carrée	Centre + Forêt/Bois	614.73	2.19	0.29
	3	racinne carrée	Centre + Patch paysager G	612.37	0.00	0.31
		racinne carrée	Centre	612.54	0.17	0.29
		racinne carrée	Centre + Patch paysager A	613.54	1.17	0.30
		racinne carrée	Centre + Patch paysager F	616.63	1.26	0.30
		racinne carrée	Centre + Patch paysager D	614.75	2.38	0.29
		racinne carrée	Centre + Patch paysager C	614.78	2.41	0.29
		racinne carrée	Centre + Patch paysager E	614.78	2.41	0.31
		racinne carrée	Centre + Patch paysager B	614.78	2.41	0.29
	4	racinne carrée	Centre	612.54	0.17	0.29
		racinne carrée	Centre + Indice de Shannon	614.79	2.25	0.29

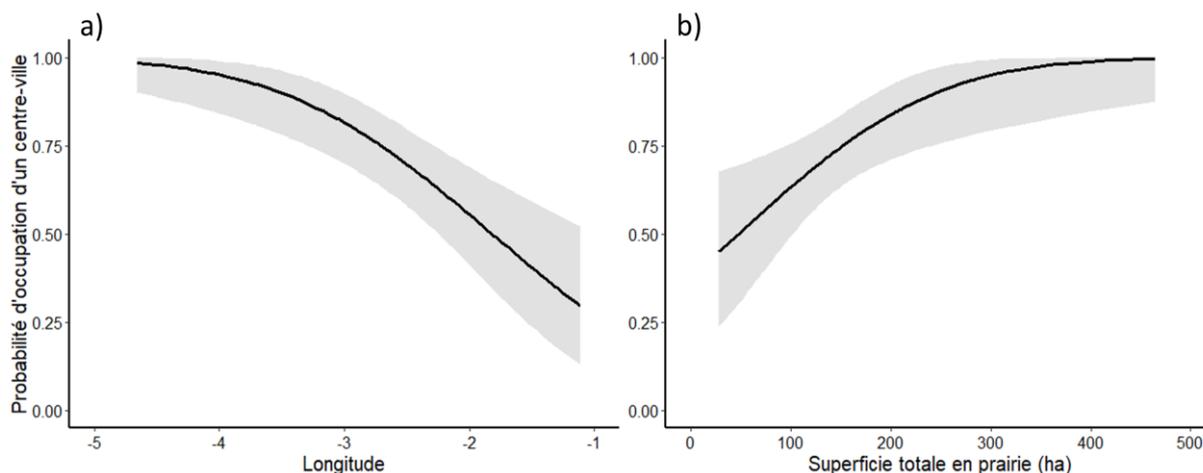


Figure 14. Estimation (moyenne avec IC95% – surface grisée) de la probabilité de présence d’au moins un couple reproducteur dans le centre-ville d’une ville, selon l’effet (additif) de a) la longitude de la ville, et b) de la superficie (ha) avoisinante en prairie, sur la base du modèle retenu.

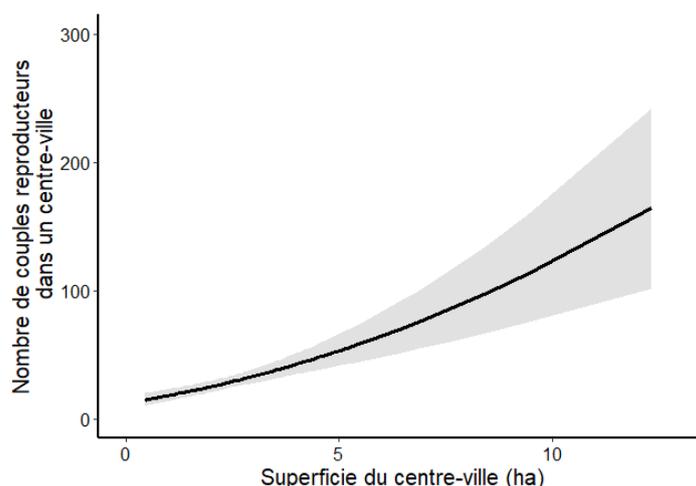


Figure 15. Estimation (moyenne avec IC95% – surface grisée) du nombre de couples reproducteurs estimés dans le centre-ville d’une ville (en cas d’occupation), selon l’effet simple de la superficie (ha) du centre-ville, sur la base du modèle retenu.

3.2.2. *Interprétations, limites et perspectives*

Concernant les modèles relatifs à la probabilité d’occupation du secteur centre-ville des villes, les données de prospections ont été jugées comme suffisamment robustes. En effet, même si un seul passage a été effectué par site, l’effectif moyen estimé localement et l’estimation de la probabilité de détection suggèrent qu’un centre-ville pour lequel aucun reproducteur n’a été détecté lors de la prospection est très probablement réellement non-occupé. Toutefois, puisque le secteur église a été écarté de ces analyses, il doit être rappelé que la probabilité d’occupation du centre-ville par l’espèce n’est pas équivalente à celle du site dans sa globalité.

L’effet de la longitude sur la probabilité d’occupation peut être lié à une expansion progressive d’ouest en est. Les données bibliographiques anciennes relatent que le département du

Finistère (situé à l'extrême ouest de la région d'étude considérée) fait office de bastion de l'espèce (Hesse & Le Borgne, 1838 dans Guermeur & Monnat, 1980). Ainsi au début du XIXe siècle, l'espèce était déjà considérée comme abondante dans ce département, mais peu répandue dans les autres départements bretons (Hesse & Le Borgne, 1838 dans Guermeur & Monnat, 1980). Les différentes enquêtes réalisées au XXe siècle ont permis de mettre en évidence une colonisation progressive des communes situées plus à l'est de la région (Lebeurier, 1955, dans Guermeur & Monnat, 1980, GOB, 2012). Cette expansion pourrait être le résultat de comportements de dispersion ayant permis à l'espèce d'accroître progressivement son aire de distribution en Bretagne. Les quelques données existantes concernant la dispersion chez le Choucas des tours (Röell, 1978, Domínguez, 1999) indiquent des taux et distances de dispersion postnatales relativement faibles, pouvant expliquer ce phénomène d'expansion progressive sur un pas de temps relativement important. Quant à la différence initiale d'abondance entre l'ouest et l'est de la région, aucune explication n'est donnée dans la littérature ancienne. Ainsi, même si la longitude n'était pas corrélée aux autres variables explicatives testées dans la présente étude, il est possible que certaines différences historiques concernant les pratiques agricoles (et donc les ressources alimentaires) aient été corrélées avec ce gradient de longitude par le passé. Associée à un succès reproducteur variable en lien avec les ressources alimentaires et à un comportement de dispersion globalement modéré, cette hypothèse pourrait expliquer l'effet longitude détecté aujourd'hui sur la probabilité d'occupation des centres-villes (noyaux durs des colonies). Ces questions mériteraient d'être explorées davantage à l'avenir afin de mieux comprendre le patron d'effet obtenu, ainsi que le résultat des extrapolations départementales. Une étude fine de l'évolution historique des pratiques agricole (assolements, itinéraires techniques, surfaces agricoles utiles – SAU – spécifiques, par exemples) sur l'ensemble du territoire breton serait notamment nécessaire (concernant le maïs grain et ensilage : voir Roullaud, 2021).

L'effet positif de la superficie en prairie dans le voisinage des villes sur la probabilité d'occupation des centres-villes par des couples reproducteurs est probablement lié aux besoins des individus en lien avec la reproduction (besoins en protéines et en calcium pour la ponte et l'élevage des jeunes, ressources particulièrement associées à la consommation d'arthropodes : Graveland & Gijzen, 1994). Le Choucas des tours, considéré comme le plus insectivore des Corvidés de la région paléarctique occidentale, nourrit ses oisillons quasiment exclusivement avec des arthropodes (Holyoak, 1968, Goodwin, 1976, Henderson & Hart, 1995, Soler, 2014). De plus, les prairies sont connues pour accueillir une diversité et abondance en invertébrés particulièrement importantes (Clere & Bretagnolle, 2001), notamment en comparaison avec les terres arables utilisées pour la culture maraichère ou encore de maïs, blé et orge. En complément, les analyses du **Volet II** et **Volet III** soutiennent respectivement l'importance des prairies dans la recherche alimentaire durant la période de reproduction, et l'importance des arthropodes (bousiers en particulier) dans l'alimentation de la population. Ainsi, la superficie globale en prairie disponible aux alentours des sites pourrait être un indice de qualité du site utilisé par les individus reproducteurs dans un contexte de sélection de site de reproduction.

L'effet de la superficie du centre-ville sur l'effectif estimé au sein de ce dernier peut être lié à une plus grande disponibilité en substrats de nidification favorables potentiels dans les centres-villes plus importants. Toutefois, les prospections de terrain suggèrent que de nombreux substrats de nidification typiques (cheminées, notamment), *a priori* favorables, étaient inoccupés dans l'ensemble des villes concernées. Cet élément pourrait suggérer que la capacité d'accueil des centres-villes ne

serait pas uniquement liée à la quantité de substrats favorables à la nidification, mais également à un effet densité-dépendant associé au fonctionnement de la colonie (limitation de la proximité entre les nids et organisation spatiale spécifique ; Henderson & Hart, 1993, Fulgione *et al.*, 2003, Verhulst & Salomons, 2004). Une analyse complémentaire (non-présentée) tend à montrer une légère diminution de la densité en couples reproducteurs (à l'ha) dans le centre-ville avec l'augmentation de la superficie de ce secteur. Ce résultat, ainsi que le comportement de défense du nid de l'espèce (Röell, 1978) et le fonctionnement hiérarchique par dominance des colonies de Choucas des tours (Röell, 1978), sont cohérents avec l'hypothèse précédemment évoquée.

Globalement, pour les deux analyses concernées, les effets retenus expliquent une partie modérée de la variation du jeu de données (environ 30% pour chaque variable réponse), appuyant la nécessité d'améliorer la compréhension de la distribution des couples au sein du territoire breton. L'acquisition de données permettant de décrire et comprendre les comportements individuels en lien avec la survie interannuelle, le succès reproducteur, et en particulier la sélection du site de reproduction (fidélité, dispersion et colonisation) pourrait permettre d'explorer certaines hypothèses avancées précédemment, et de définir d'autres pistes de recherche pertinentes dans ce cadre.

L'absence d'effet retenu concernant certaines autres variables pourrait être liée à une homogénéité actuelle trop importante sur l'ensemble du territoire breton, influencée par l'agriculture bretonne, et à la dimension généraliste de l'écologie du Choucas des tours (voir le **Volet III**). Cette hypothèse est appuyée par une exploration de la répartition des cultures (céréalières et prairies, en particulier ; non-présentée) en Bretagne. En particulier, considérant les déclarations de dégâts relatifs à la culture du maïs et l'importante contribution de ce dernier dans les régimes alimentaires de la population de Choucas des tours étudiée (voir le **Volet III**), un effet de la superficie avoisinante en culture de cette céréale sur l'occupation des sites par les reproducteurs était attendu. Or, l'omniprésence actuelle de la culture de maïs au niveau régional (environ 25% de la SAU dans chacun des 4 départements bretons en 2018 ; Roullaud, 2021) pourrait en partie expliquer cette absence d'effet. Par ailleurs, l'utilisation du maïs cultivé par les reproducteurs comme une ressource complémentaire non-indispensable et temporaire (disponibilité restreinte : début de reproduction lors du semis, et après l'émancipation des jeunes lors de la récolte) pour les besoins de leur reproduction (alimentation principale probablement basée sur les prairies ; voir le **Volet II** et **Volet III**) pourrait constituer une hypothèse d'explication additionnelle ou alternative à l'absence d'effet évoqué. De plus, les pâtures à vaches fournissent des grains de maïs partiellement éclatés en quantité *via* les bouses (en plus d'arthropodes ; Roullaud, 2021), renforçant l'importance des prairies mentionnée précédemment et pouvant également expliquer l'absence d'effet concernant la superficie en maïs cultivé au voisinage des sites considérés.

Enfin, il convient de noter que certaines variables paysagères (types de paysages et diversité) peuvent éventuellement être considérées comme obsolètes dans une certaine mesure, en raison d'une évolution temporelle depuis leur caractérisation. Toutefois, dans son ensemble, le paysage breton et son agriculture actuels pourraient constituer un élément clef du caractère favorable de la région à la présence et au développement du Choucas des tours (et autres espèces généralistes, potentiellement). Cette réflexion peut alors être notamment généralisée au Grand Ouest français, et appuyer la nécessité de considérer des mesures pérennes visant à limiter la disponibilité et l'accès aux ressources alimentaires et aux substrats de nidification.

4. Volet II – Utilisation de l'espace agricole

Ce volet d'étude réunissait initialement trois sous-études impliquant (i) l'initiation d'un programme de baguage visant à collecter des données participatives de type capture-marquage-recapture (CMR) afin d'obtenir des informations concernant le taux de mortalité ou le comportement de dispersion natale et reproductrice des individus à différentes échelles spatiales, (ii) un programme de suivi participatif de la reproduction au nid par caméras afin d'estimer le succès reproducteur moyen de la population selon un gradient de contextes environnementaux, et (iii) un programme de suivi télémétrique par le déploiement de traceurs GPS (outils télémétriques) sur des oiseaux, visant à décrire finement l'utilisation de l'espace agricole par les individus de la population étudiée, dans un contexte de recherche alimentaire. A ce jour, seule la troisième sous-étude (utilisation de l'espace agricole) est en mesure d'être présentée dans ce volet. Le programme participatif de CMR (pour informations pratiques et participation : www.choucas-bretagne.fr), toujours d'actualité, visait initialement à obtenir diverses informations sur les individus bagués à moyen et long termes, grâce à la mobilisation d'un réseau d'observateurs bénévoles. Pour l'instant, les données collectées sont jugées insuffisantes pour être traitées dans ce rapport. Le programme participatif de suivi de la reproduction au nid, particulièrement pertinent dans le cadre du suivi et de la prédiction de l'évolution démographique de la population bretonne de Choucas des tours, est actuellement en considération pour une mise en œuvre éventuelle au printemps 2022.

4.1. Capture, marquage et équipement de télémétrie

Au total, 269 Choucas des tours de tout âge ont été équipés de bagues pour le programme de CMR, dont certains équipés d'un traceur GPS pour le suivi télémétrique (détails ci-après). Ces oiseaux ont été capturés légalement par cages-pièges en 2020 et 2021, dans différentes communes appartenant à la communauté de communes de Quimperlé dans le Finistère sud (pour plus de détails, voir le **Tableau 8**), avec l'aide de piégeurs agréés et de la DDTM du Finistère. Les cages-pièges étaient déployées au sein ou à proximité directe de cultures dans le cadre des actions de prélèvement d'individus menées dans cette aire géographique. Les oiseaux ont été retenus pour l'étude de façon opportuniste dans ce contexte et selon certaines conditions (nombre suffisant d'individus piégés par cage-piège, bon état sanitaire et masse individuelle satisfaisante, notamment).

Pour chaque oiseau, la date et le lieu précis (avec coordonnées géographiques) de capture ont été spécifiés, la catégorie d'âge a été déterminée (Demongin, 2020), des mesures biométriques ont été réalisées (masse, longueur de l'aile et du tarse), et des prélèvements de plumes sus-caudales ont été effectués en vue d'un sexage moléculaire (réalisé au sein du campus de l'Université de Rennes 1). Il est à noter que le sexage en main lors de la capture n'était la plupart du temps pas possible. Typiquement, chaque individu a été équipé d'une bague métallique numérotée (référence unique à deux lettres et cinq chiffres) sur le tarse droit, fournie par le C.R.B.P.O. (**Figure 16**). De plus, une bague plastique bleue numérotée en blanc a été posée sur chacun des deux tarses pour permettre une identification à distance (numéro unique à trois chiffres et identique pour les deux bagues bleues ; **Figure 16**). Certains individus (**Tableau 8**) ont également été équipés d'un traceur GPS (modèle OrniTrack-9 en 2020 et OrniTrack-10 en 2021, de la marque Ornitela), en plus des bagues mentionnées précédemment. Succinctement, chaque traceur a été attaché à l'aide de deux

brins de ruban téflon faisant office de harnais en passant autour de l'insertion des ailes et se rejoignant au niveau du bréchet (système « wing-loop » ; **Figure 16**). Les individus les plus massifs disponibles pour chaque classe d'âge visée ont été équipés d'un traceur (jeunes, immatures, et adultes ; **Tableau 8**). Quelque soit le modèle de traceur GPS utilisé, la proportion de masse corporelle représentée par ce dernier était inférieure ou égale à 5%, avec une moyenne de 4.6% (écart-type : ± 0.3 ; $n = 63$). Seules des personnes habilitées et autorisées par le C.R.B.P.O. (programme personnel 1084) ont manipulé ces oiseaux, dans le respect des règles et recommandations imposées par cet organisme.



Figure 16. Photos d'un Choucas des tours adulte mâle (très probablement reproducteur ; sexage sur base moléculaire) et équipé en 2021 d'une bague métallique, de deux bagues plastiques bleues numérotées (une sur chaque tarse pour la redondance de ce moyen d'identification à distance) et d'un traceur GPS OrniTrack-10 fixé par un harnais en téflon selon la méthode « wing-loop ».

Tableau 8. Distribution des effectifs de Choucas des tours (aucun oiseau : « - ») capturés et équipés de bagues pour le programme participatif de CMR, et équipés d'un traceur GPS pour l'étude de l'utilisation de l'espace agricole, selon la date, la phase approximative du cycle annuel correspondante à titre indicatif (incubation, puis élevage, envol, et post-envol des jeunes), la commune, et la catégorie d'âge (1A : jeunes ; 2A : immatures ; +2A : adultes). Au total, 25 et 35 traceurs OrniTrack-9 et OrniTrack-10 ont été respectivement acquis, mais 3 OrniTrack-9 ont été fixés sur deux individus différents (en cas de mortalité ou de recapture trop fréquente en cage-piège du premier individu). Aucun oiseau capturé pour une classe d'âge donnée : « - ».

Session	Date	Phase	Commune	Effectif pour CMR				Effectif avec GPS			
				Total	+2A	2A	1A	Total	+2A	2A	1A
Session 1	18/05/2020	Incubation	Quimperlé	16	5	9	-	6	1	4	-
	18/05/2020	Incubation	Mellac	12	4	5	-	6	3	3	-
	19/05/2020	Incubation	Mellac	20	11	9	-	-	-	-	-
	19/05/2020	Incubation	Le Trevoux	16	10	4	-	6	4	2	-
	20/05/2020	Incubation	Riec-Sur-Bélon	13	4	7	2	-	-	-	-
Session 2	29/06/2020	Elevage / envol	Quimperlé	3	-	-	2	-	-	-	-
	29/06/2020	Elevage / envol	Rédéné	10	-	3	7	-	-	-	-
	29/06/2020	Elevage / envol	Riec-Sur-Bélon	25	5	2	18	7	3	4	-
	29/06/2020	Elevage / envol	Mellac	11	1	-	10	-	-	-	-
	30/06/2020	Elevage / envol	Mellac	10	-	-	10	3	-	-	3
	30/06/2020	Elevage / envol	Bannalec	9	-	3	5	-	-	-	-
	30/06/2020	Elevage / envol	Querrien	15	-	-	15	-	-	-	-
	01/07/2020	Elevage / envol	Moëlan-Sur-Mer	13	5	2	5	-	-	-	-
	01/07/2020	Elevage / envol	Clohars-Carnoët	9	-	-	9	-	-	-	-
Session 3	20/05/2021	Incubation	Quimperlé	10	4	6	-	6	3	3	-
	20/05/2021	Incubation	Riec-Sur-Bélon	13	12	1	-	13	12	1	-
	21/05/2021	Incubation	Moëlan-Sur-Mer	4	-	4	-	4	-	4	-
	21/05/2021	Incubation	Riec-Sur-Bélon	2	-	2	-	2	-	2	-
Session 4	07/07/2021	Post-envol	Scaër	24	-	-	24	5	-	-	5
	08/07/2021	Post-envol	Mellac	15	-	-	14	5	-	-	5
	08/07/2021	Post-envol	Riec-Sur-Bélon	19	-	-	19	-	-	-	-

4.2. Suivi télémétrique

4.2.1. Paramétrage des traceurs GPS et périodes d'acquisition

Les données GPS acquises au cours de l'année 2020 n'ont pas été exploitées dans le présent rapport, en raison de données insuffisantes et trop hétérogènes concernant leur mode d'acquisition (paramétrage des traceurs GPS et distribution temporelle des données). Ainsi, seules les données GPS collectées en 2021 ont été considérées.

Pour ces données, l'objectif était d'acquérir une localisation toutes les 5 minutes par traceur GPS durant la journée, sur la plus longue période possible, afin de pouvoir étudier finement les localisations et déplacements des individus tout au long du cycle annuel. Cette fréquence d'acquisition (une localisation toutes les 5 minutes) a été choisie comme un compromis entre finesse d'acquisition et économie d'énergie. Cependant, la capacité restreinte des batteries limitait l'utilisation d'un tel paramétrage sur le moyen et long terme, en dépit de la présence d'un panneau

solaires sur chaque traceur permettant la recharge des batteries (efficacité variable selon les conditions météorologiques et le couvert associé à la position des oiseaux). Ainsi, afin d'optimiser l'échantillonnage temporel, les traceurs ont été paramétrés et synchronisés pour acquérir une localisation toutes les 5 minutes en journée durant une séquence de 6 jours consécutifs (séquence d'acquisition), puis pour acquérir une localisation toutes les 6 heures en journée durant une séquence de 6 jours consécutifs également (séquence de recharge), avec alternance de ces deux types de séquences de paramétrage (**Tableau 9**). Seules les séquences d'acquisition ont alors été retenues pour les analyses. Elles ont été regroupées par deux, en 5 périodes (P1 à P5) permettant d'échantillonner la fin de la phase d'élevage des jeunes et la phase post-reproduction (de fin-mai à mi-septembre ; **Tableau 9**) avec des effectifs suffisamment importants. Les séquences d'acquisition suivantes, relatives à la phase hivernale et au prochain printemps, seront analysées ultérieurement si les données collectées sont jugées suffisantes. Aucune localisation n'a été prise durant la nuit, et la journée a été définie comme débutant 45 minutes après le lever du soleil et se terminant 45 minutes avant son coucher (heures déterminées sur le site internet suivant : www.sunrise-and-sunset.com).

Tableau 9. Patron temporel d'acquisition des localisations GPS, en séquences alternées de 6 jours consécutifs (Acquisition – lignes en gras : 1 localisation toutes les 5 minutes ; Recharge : 1 localisation toutes les 6 heures), avec les dates bornant chaque séquence, la phase approximative du cycle annuel correspondante à titre indicatif, et le regroupement en cinq périodes (P1 à P5) pour les analyses.

Période	Phase	Séquence	Date séquence (6 jours)
P1	Elevage des jeunes	Recharge	20-25 mai
	Elevage des jeunes	Acquisition	26-31 mai
	Elevage des jeunes	Recharge	01-06 juin
	Elevage des jeunes	Acquisition	07-12 juin
P2	Elevage des jeunes	Recharge	13-18 juin
	Elevage / envol des jeunes	Acquisition	19-24 juin
	Elevage / envol des jeunes	Recharge	25-30 juin
	Elevage / envol des jeunes	Acquisition	01-06 juillet
P3	Post-envol des jeunes	Recharge	07-12 juillet
	Post-envol des jeunes	Acquisition	13-18 juillet
	Post-envol des jeunes	Recharge	19-24 juillet
	Post-envol des jeunes	Acquisition	25-30 juillet
P4	Post-envol des jeunes	Recharge	31 juillet - 05 août
	Post-envol des jeunes	Acquisition	06-11 août
	Post-envol des jeunes	Recharge	12-17 août
	Post-envol des jeunes	Acquisition	18-23 août
P5	Post-envol des jeunes	Recharge	24-29 août
	Post-envol des jeunes	Acquisition	30 août - 04 septembre
	Post-envol des jeunes	Recharge	05-10 septembre
	Post-envol des jeunes	Acquisition	11-16 septembre

4.2.2. Segmentation comportementale de trajectoire

La fréquence d'acquisition des localisations (1 localisation toutes les 5 minutes) a permis d'utiliser une approche par modélisation afin de déterminer statistiquement le type de comportement associé

à chaque localisation, sur la base de la distribution de la vitesse de déplacement d'un oiseau entre localisations consécutives et de l'angle des trajectoires associées. Ces métriques du mouvement ont été calculées sous le logiciel R version 4.0.2 (package R « segclust2d », métriques : « smoothed speed » et « spatial angle » ; [Patin et al., 2020](#)). Cette segmentation de trajectoire en différents types de comportements était particulièrement intéressante dans le cadre de la présente étude, afin de distinguer les grands mouvements de vols et les mouvements plus stationnaires et typiques d'un comportement de recherche alimentaire.

Succinctement, deux modèles de segmentation (Hidden Markov Models - HMMs) ont été construits en utilisant le package R « momentuHMM ». Pour chaque modèle, le nombre d'états (nombre de types de comportements) à considérer a été défini, une distribution Gamma et von Mises a été utilisée respectivement pour la métrique de vitesse et d'angle, et plusieurs séries de valeurs initiales ont été testées. Un modèle à deux états (mouvements localisés et vols longs) et un modèle à trois états (mouvements stationnaires, mouvements localisés et vols longs) ont ainsi été comparés sur la base de leur valeur d'AIC (Akaike Information Criteria). Le modèle à trois états a alors été retenu comme le modèle le plus compétitif en raison de sa plus faible valeur d'AIC (différence d'AIC entre les deux modèles : $\Delta AIC = 33\,734.81$; approche par sélection de modèle : le modèle avec la plus petite valeur d'AIC étant typiquement considéré plus compétitif qu'un autre si la différence d'AIC avec ce dernier est supérieure à 2). La vérification des pseudo-résidus du modèle retenu a permis de le valider, et la distribution (résultante du modèle retenu) de chacune des deux métriques du mouvement considéré est fournie en **Annexe 5**. Pour chaque localisation, la probabilité d'attribution de chaque type de comportement a été calculée sur la base de ce modèle, et le comportement avec la probabilité la plus importante a été retenu. Afin d'effectuer le processus de modélisation, les données manquantes au sein de certaines journées (tentatives de localisation échouées) ont été au préalable remplacées par des prédictions (processus d'interpolation ; package R « momentuHMM »). Les journées possédant plus de 5% de localisations manquantes ont été supprimées des données analysées.

4.2.3. Attribution d'un type d'habitat à chaque localisation

Un type d'habitat a été associé à chaque localisation, l'objectif étant de pouvoir utiliser conjointement le type d'habitat et le type de comportement attribués à chaque localisation afin d'étudier divers patrons d'utilisation de l'habitat chez les oiseaux suivis par télémétrie. Pour cela, plusieurs couches cartographiques ont été utilisées pour obtenir une couverture continue et informative de la zone géographique dans laquelle les individus équipés d'un traceur GPS se sont déplacés (sud du Finistère et nord du Morbihan) au cours de la période d'étude (de fin-mai à mi-septembre, pour rappel).

La couche intitulée « Cartographie des grands types de végétation » des deux départements bretons concernés, produite par le Conservatoire Botanique National (CBN) de Brest (programme de cartographie régionale 2018-2020), a constitué la matrice cartographique de base puisqu'elle avait l'avantage d'être continue sur ce territoire. Puis, la couche intitulée « Registre parcellaire graphique (RPG) » de 2021 a été utilisée afin de déterminer la délimitation précise des parcelles agricoles et le type de culture associé sur l'étendue de ces deux départements. Quelques parcelles avec un type de culture particulier (certaines prairies, notamment), absentes de la couche RPG 2021 ont pu être identifiées, et renseignées grâce à leur présence dans la couche du CBN, ou ont été rajoutées

manuellement grâce à des informations fournies par la DDTM du Finistère (en lien avec des missions de photographies aériennes menées par l'Agence de Services et de Paiement dans le cadre du contrôle des déclarations de cultures). Le logiciel de cartographie QGIS (version 3.8.0), ainsi que le logiciel R (version 4.0.2., et package R « raster ») ont ainsi été utilisés pour attribuer un type d'habitat à chaque localisation. Il conviendra de se reporter aux descriptifs officiels de ces différentes couches, disponibles en ligne, pour obtenir plus d'informations concernant la construction de ces dernières et les types d'habitats initialement à disposition pour chacune d'entre elles.

4.2.4. *Patrons individuels de recherche alimentaire journalière en espace agricole*

La problématique principale de ce volet d'étude consistait en l'analyse de l'utilisation de l'espace agricole par les Choucas des tours dans un contexte de recherche alimentaire. Sur cette base, toute localisation associée à un mouvement (état) de type localisé ou stationnaire, et spatialement associée à l'espace agricole cultivé, a été considérée comme un comportement de recherche alimentaire. Pour cela, l'espace agricole cultivé a été défini comme excluant les types d'habitats relatifs au bâti (bâtiments et routes ; hameaux et villes), aux aires aquatiques (plan d'eau et cours d'eau), aux zones à végétation ligneuse dense (fourrés et forêts principalement), aux parcs et jardins, ainsi qu'aux haies et talus (arbres et arbustes buissonnants principalement) (voir les détails dans l'**Annexe 6**). Les haies et talus, dont la végétation peut servir de reposoir (voir de dortoir) au Choucas des tours dans certains cas, ont été exclus de l'espace agricole cultivé puisque l'objectif était ici de se focaliser sur l'ensemble des microhabitats agricoles typiquement favorables pour la recherche alimentaire de l'espèce. Par conséquent, les cultures céréalières et maraichères (plantes aromatiques incluses), ainsi que les surfaces enherbées (prairies principalement) et à végétation libre (jachères) ont été conservés pour définir l'espace agricole cultivé et ont été considérés comme des grandes catégories de cultures (**Annexe 7**), pour simplification. Ainsi, tout comportement de recherche alimentaire mentionné dans les analyses sera lié à cet espace agricole cultivé (sauf cas précisés).

Pour la plupart des résultats présentés ci-dessous, le niveau d'analyse de base était celui de l'activité de recherche alimentaire journalière individuelle. Ce niveau d'analyse permettait alors de caractériser cette activité journalière pour l'ensemble des individus, et l'évolution de celle-ci entre différentes phases du cycle annuel, tout en maximisant le nombre d'unités statistiques pour les analyses. Au préalable, les journées au cours desquelles les individus ont été de nouveau capturés en cages-pièges, avant d'être libérés par les piégeurs, ont été exclues, conduisant à 640 journées individualisées (combinaisons uniques date-individu) disponibles et relatives à 29 individus. La modélisation de segmentation comportementale de trajectoire et l'attribution des habitats aux localisations individuelles ont été effectuées sur ces journées. Puis, 32 (5%) de ces journées ont été écartées puisqu'elles ne présentaient aucun comportement de recherche alimentaire (adultes : 31 journées – 6, 1, 12, 6 et 6 respectivement de la période P1 à P5 et relatives à 8 individus ; immatures : 1 journée en P4 relative à un seul oiseau). Enfin, les individus présentant trop peu de journées exploitables ont été exclus du jeu de données analysés.

Ainsi, au total, 606 journées individualisées relatives à 27 individus ont été conservées pour les analyses présentées ci-dessous. Ces individus étaient tous mâles (résultat du sexage moléculaire). Parmi eux, 13 oiseaux étaient des adultes, 10 étaient immatures, et 4 étaient des jeunes. Excepté un individu immature, initialement capturé comme jeune en 2020, tous ces oiseaux ont été capturés en 2021. Ainsi, sur les cinq périodes considérées dans les analyses (P1 à P5), 22 ± 10 jours ont été

conservés en moyenne par individu, avec une localisation toutes les 5 minutes sur l'ensemble de la journée telle que définie précédemment. Il est à noter que le nombre de journées paramétrées avec cette fréquence d'acquisition, au sein d'une séquence d'acquisition de 6 jours consécutifs, était variable selon les individus et les périodes, en raison d'une variation du niveau de charge des batteries. La distribution de ces journées par période, et pour chaque individu et classe d'âge, est présentée dans l'**Annexe 8**. En moyenne, 155 ± 13 localisations par jour ont été acquises pour ces individus durant toute la période d'étude (fin-mai à mi-septembre), totalisant 93 984 localisations pour les analyses (dont 37 966 localisations en lien avec un comportement de recherche alimentaire tel que précédemment défini). Pour les adultes, l'exploration des données GPS au cours de la phase d'élevage des jeunes (période P1 principalement, et P2) suggère que ces individus sont très probablement nicheurs (activité particulièrement importante dans une seule ville avec une zone de présence centrale – lieu de nidification suspecté ; contrairement aux immatures). Ainsi, ils seront considérés comme adultes reproducteurs.

Parmi les analyses présentées ci-dessous, la plupart se base sur des modèles permettant de tester l'effet de la classe d'âge (jusqu'à 3 niveaux : adultes reproducteurs, immatures et jeunes) et de la période (jusqu'à 5 niveaux : P1 à P5) sur diverses variables réponses parmi un ensemble de descripteurs de l'activité de recherche alimentaire journalière individuelle. Une approche par test a été adoptée. Ainsi, pour une variable réponse donnée, le principe était de construire un modèle incluant l'effet de l'âge et de la période, ainsi que leur interaction. Toutefois, pour les jeunes, les données étaient disponibles uniquement à partir de la période P3. Alors, pour chaque variable réponse, deux modèles ont été construits : (i) le premier incluant uniquement les immatures et adultes reproducteurs, ainsi que toutes les périodes (P1 à P5), et (ii) le second incluant les trois classes d'âge (jeunes, immatures et adultes reproducteurs), mais uniquement les trois dernières périodes (P3 à P5). Pour déterminer ou comprendre les effectifs considérés dans les analyses (nombre de journées individualisées et d'individus différents), il conviendra de se reporter au texte et à l'**Annexe 8**. Des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMMs, à distribution d'erreur et fonction lien précisées ci-dessous ; packages R « lme4 » et « RVAideMemoire » ; conditions de validité vérifiées pour chaque modèle) ont été utilisés pour cela, en incluant l'identité de l'oiseau comme effet aléatoire (niveaux et répétitions : voir l'**Annexe 8**) afin de tenir compte d'un potentiel biais individuel dans l'estimation de l'effet des variables explicatives. Il est à préciser que pour une question de puissance statistique, il n'était pas possible d'inclure également la journée comme facteur à effet aléatoire. L'effet de chacune de ces variables explicatives, y compris leur interaction, ont été testés (tests de type II ; package R « car ») avec un seuil de significativité fixé à 5%. Pour chaque modèle, la variance expliquée a été calculée (pseudo- R^2 marginal : facteurs à effet fixe uniquement ; pseudo- R^2 conditionnel : facteurs à effet fixe et effet aléatoire ; package R « MuMin »).

Les graphiques représentant les effets significatifs mis en évidence ont été obtenus en utilisant les moyennes marginales estimées (EMMeans, moyennes et intervalle de confiance à 95% – IC95% ; packages R « emmeans » et « ggeffects »). Les tests post-hoc (comparaisons deux à deux de différents niveaux de facteurs) se sont basés sur ces moyennes et leurs résultats sont spécifiés sur ces graphiques. Pour deux facteurs dont l'effet était significatif, la méthode des EMMeans permettait de comparer les modalités d'un facteur donné en se basant sur des moyennes ajustées selon l'autre facteur. De plus, pour chaque combinaison de classe d'âge et période, une estimation (prédiction avec intervalle de confiance – IC95% ; package R « ggeffects ») de la valeur de la variable réponse basée sur les effets significatifs de chaque modèle est fournie en **Annexe 9**. Toutes ces analyses ont

été réalisées à l'aide du logiciel R (version 4.0.2). Enfin, chaque résultat a été décrit succinctement et de façon non-exhaustive au fil du texte (se reporter aux figures pour les détails, et à l'**Annexe 9** pour les prédictions). En complément de ces analyses, une description statistique succincte des principaux comportements journaliers hors espace agricole cultivé est présentée en **Annexe 10** et **Annexe 11**, sur la base des 606 journées individualisées relatives aux 27 individus étudiés.

4.2.4.1. Superficie de la zone d'activité de recherche alimentaire journalière

La zone d'activité journalière de recherche alimentaire de chaque individu a été délimitée et sa superficie calculée (en ha), en utilisant un estimateur géométrique classique des domaines vitaux : le polygone convexe minimum (MCP ; package R « adehabitatHR »). Un MCP (100%) a alors été créé pour chaque journée de chaque individu sur la base de l'ensemble des localisations journalières relatives à un comportement de recherche alimentaire (tel que défini précédemment). Chaque MCP correspondait ainsi au plus petit polygone incluant l'ensemble de ces localisations (tous les angles internes $\leq 180^\circ$; pour une illustration : **Annexe 12**). La superficie de la zone obtenue constituait un indice global de l'étalement spatial de l'activité de recherche alimentaire journalière individuelle. L'influence de la classe d'âge et de la période a alors été testée sur sa variation.

Considérant 23 oiseaux (immatures et adultes reproducteurs), ainsi que les 5 périodes étudiées (P1 à P5), l'effet additif de l'âge et de la période ressort significatif sur la variation de la superficie de la zone de recherche alimentaire journalière (GLMM, distribution d'erreur Gamma et fonction lien log ; effet âge : $\chi^2 = 4.83$, ddl = 1, p-value = 0.03 ; effet période : $\chi^2 = 45.14$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; effet interaction : $\chi^2 = 7.61$, ddl = 4, p-value = 0.11 ; pseudo- R^2 marginal = 0.09, pseudo- R^2 conditionnel = 0.43 ; **Figure 17a** et **b** ; **Annexe 9 - modèle 1**). Ainsi, les adultes reproducteurs ont globalement une superficie de zone de recherche alimentaire journalière plus faible que les immatures, au cours des 5 périodes (< 25 ha en moyenne sur ces périodes). La période P1 est celle pour laquelle la superficie de la zone de recherche alimentaire journalière est globalement la plus faible, avec une estimation intermédiaire pour la période P3, pour les deux catégories d'âge. Par ailleurs, considérant 26 oiseaux (jeunes, immatures, et adultes reproducteurs), ainsi que les 3 dernières périodes étudiées (P3 à P5), l'effet additif de l'âge et de la période ressort également significatif sur la variation de la superficie de la zone de recherche alimentaire journalière (GLMM, distribution d'erreur Gamma et fonction lien log ; effet âge : $\chi^2 = 13.54$, ddl = 2, p-value < 0.01 ; effet période : $\chi^2 = 15.49$, ddl = 2, p-value < 0.01 ; effet interaction : $\chi^2 = 6.58$, ddl = 4, p-value = 0.16 ; pseudo- R^2 marginal = 0.14, pseudo- R^2 conditionnel = 0.39 ; **Figure 18a** et **b** ; **Annexe 9 - modèle 2**). En effet, sur l'ensemble des périodes considérées, les adultes reproducteurs ont en moyenne la zone de recherche alimentaire journalière avec la superficie la plus restreinte, à l'inverse des jeunes (de l'ordre de 85 ha en moyenne sur les périodes P1 à P3). Pour les trois catégories d'âge, la superficie de la zone de recherche alimentaire journalière est plus faible en période P3 par rapport aux deux suivantes.

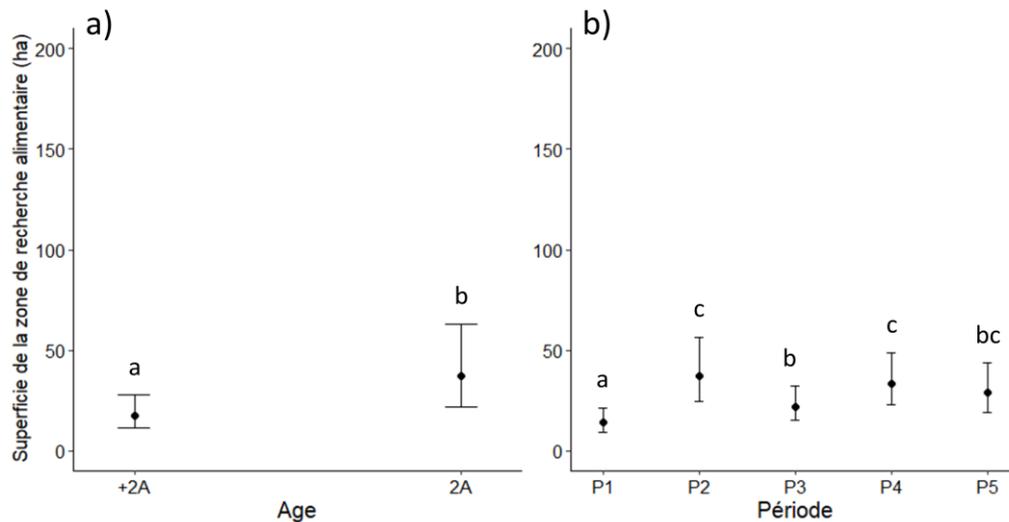


Figure 17. Estimation (moyenne avec IC95%) de la superficie de la zone d'activité (hectares) de recherche alimentaire journalière pour un individu, selon l'effet (additif) de a) la classe d'âge (+2A : adulte reproducteur ; 2A : immature) et b) de la période (P1, P2, P3, P4 et P5). Pour chaque graphique, différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes.

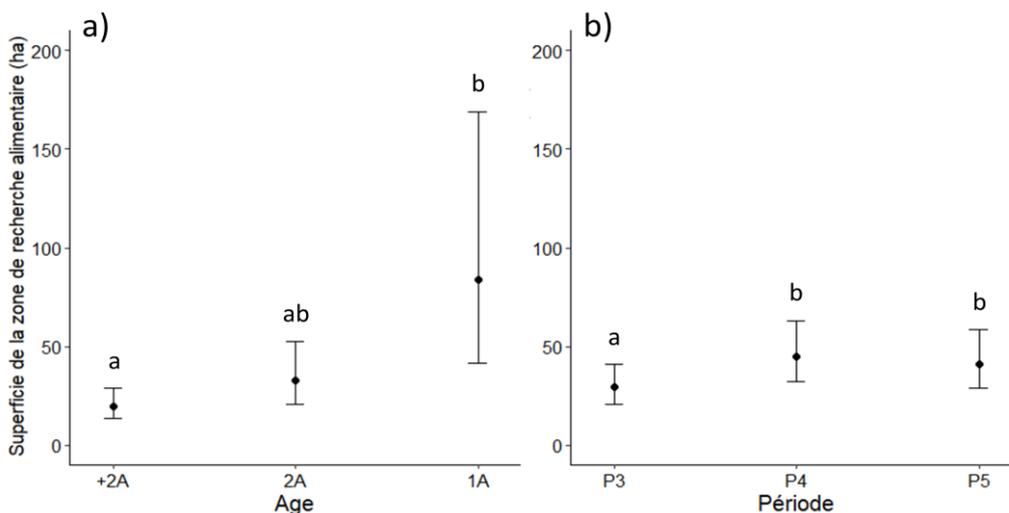


Figure 18. Estimation (moyenne avec IC95%) de la superficie de la zone d'activité (hectares) de recherche alimentaire journalière pour un individu, selon l'effet (additif) de a) la classe d'âge (+2A : adulte reproducteur ; 2A : immature ; 1A : jeune) et b) de la période (P3, P4 et P5). Pour chaque graphique, différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes.

4.2.4.2. Localisation des comportements de recherche alimentaire journaliers

Pour chaque journée de chaque individu, la moyenne de la distance séparant chaque localisation relative à un comportement de recherche alimentaire et le site de capture initiale a été calculée (en km ; package R « sp »). Le choix du site de capture a été choisi afin d'avoir un point de référence pour chaque individu, permettant de mettre en évidence une variation potentielle dans la localisation des comportements de recherche alimentaire pour chaque classe d'âge entre les périodes étudiées.

Considérant 23 oiseaux (immatures et adultes reproducteurs), ainsi que les 5 périodes étudiées (P1 à P5), l'effet interaction de l'âge et de la période ressort significatif sur la variation de cette distance moyenne journalière de recherche alimentaire au site de capture (GLMM, distribution d'erreur Gamma et fonction lien log ; effet âge : $\chi^2 = 6.15$, ddl = 1, p-value = 0.01 ; effet période : $\chi^2 = 178.58$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; effet interaction : $\chi^2 = 69.43$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; pseudo-R² marginal = 0.31, pseudo-R² conditionnel = 0.61 ; **Figure 19** ; **Annexe 9 - modèle 3**). Pour les adultes reproducteurs, les distances moyennes journalières les plus faibles sont estimées pour les périodes P1 et P2, avec une valeur intermédiaire pour la P5. Ces différences sont moins marquées pour les immatures. Pour les deux périodes P1 et P2, ainsi que pour la période P5, la distance est plus faible pour les adultes reproducteurs (de l'ordre de moins d'1 km) par rapport aux immatures. Puis, considérant 26 oiseaux (jeunes, immatures, et adultes reproducteurs), ainsi que les 3 dernières périodes étudiées (P3 à P5), l'effet interaction de l'âge et de la période ressort également significatif sur la variation de la distance moyenne journalière de recherche alimentaire au site de capture (GLMM, distribution d'erreur Gamma et fonction lien log ; effet âge : $\chi^2 = 2.22$, ddl = 2, p-value = 0.33 ; effet période : $\chi^2 = 38.40$, ddl = 2, p-value < 0.01 ; effet interaction : $\chi^2 = 45.16$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; pseudo-R² marginal = 0.21, pseudo-R² conditionnel = 0.52 ; **Figure 20** ; **Annexe 9 - modèle 4**). Brièvement, la période P3 est celle pour laquelle cette distance est la plus faible pour les jeunes, contrairement aux adultes reproducteurs, mais toutefois équivalente à celle estimée pour ces derniers et les immatures durant cette même période.

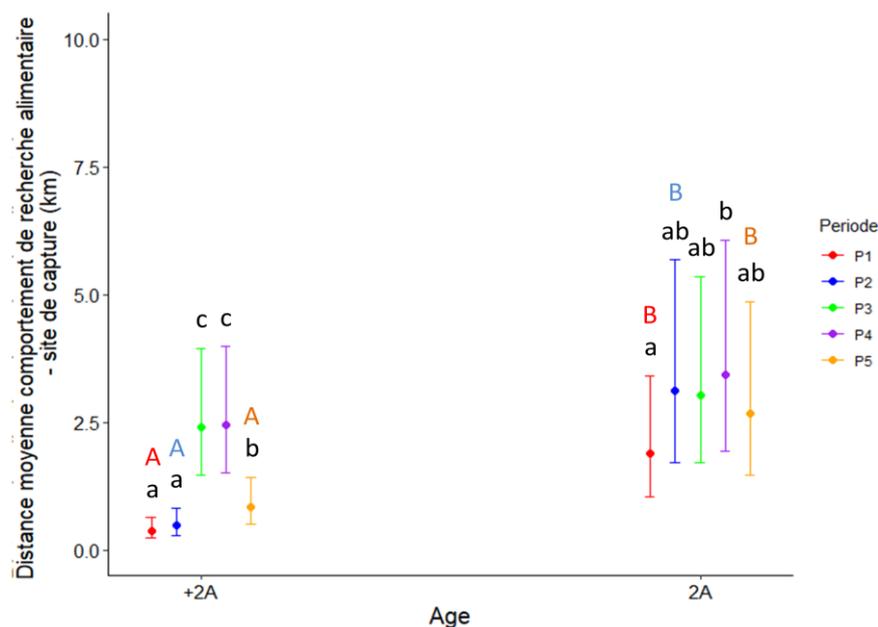


Figure 19. Estimation (moyenne avec IC95%) de la distance moyenne journalière (kilomètres) des comportements de recherche alimentaire au site de capture pour un individu, selon l'effet (interaction) de la classe d'âge (+2A : adulte reproducteur ; 2A : immature) et de la période (P1, P2, P3, P4 et P5). Pour une classe d'âge donnée, différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les périodes. Pour une période donnée, différentes lettres en majuscule et colorées correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les classes d'âge.

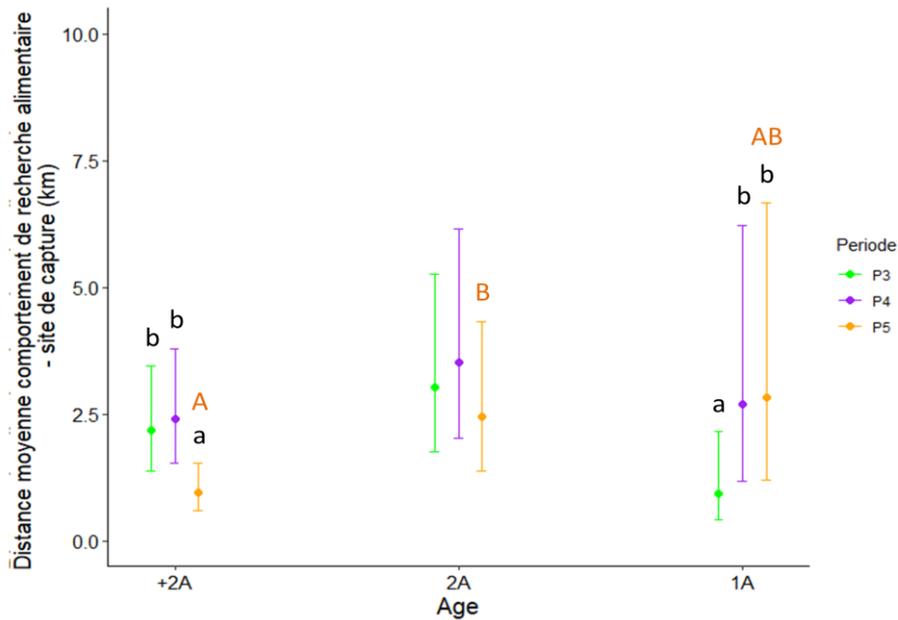


Figure 20. Estimation (moyenne avec IC95%) de la distance moyenne journalière (kilomètres) des comportements de recherche alimentaire au site de capture pour un individu, selon l'effet (interaction) de la classe d'âge (+2A : adulte reproducteur ; 2A : immature ; 1A : jeune) et de la période (P3, P4 et P5). Pour une classe d'âge donnée, différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les périodes. Pour une période donnée, différentes lettres en majuscule et colorées correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les classes d'âge.

Par ailleurs, pour les 13 adultes reproducteurs, le centroïde des localisations liées au lieu de nidification présumé a été déterminé à l'aide du logiciel QGIS, et considéré comme le site de nidification. La distance moyenne entre ce centroïde et les localisations associées à un comportement de recherche alimentaire a été calculée (en km ; package R « sp ») pour chaque journée de chaque individu. Ce référentiel complémentaire permettait d'estimer le rayon typique de recherche alimentaire des adultes reproducteurs, par rapport au site de nidification, et sa variation potentielle au cours des périodes étudiées. Considérant ces oiseaux, ainsi que les 5 périodes étudiées (P1 à P5), l'effet de la période ressort significatif sur la variation de la distance moyenne journalière de recherche alimentaire au site de nidification (GLMM, distribution d'erreur Gamma et fonction lien log ; effet période : $\chi^2 = 141.60$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; pseudo-R² marginal = 0.31, pseudo-R² conditionnel = 0.34 ; **Figure 21** ; **Annexe 9 - modèle 5**). Ainsi, la distance la plus faible est obtenue pour la période P1 (< 1 km), avec une distance intermédiaire pour la P2 et P5 (de l'ordre d'1 km). Le **Tableau 10** présente une description complémentaire de la distance considérée ici, et précise que la distance maximale d'une localisation relative à un comportement de recherche alimentaire journalière au site de nidification est particulièrement restreinte (de l'ordre de 2 km sur l'ensemble des périodes, en moyenne).

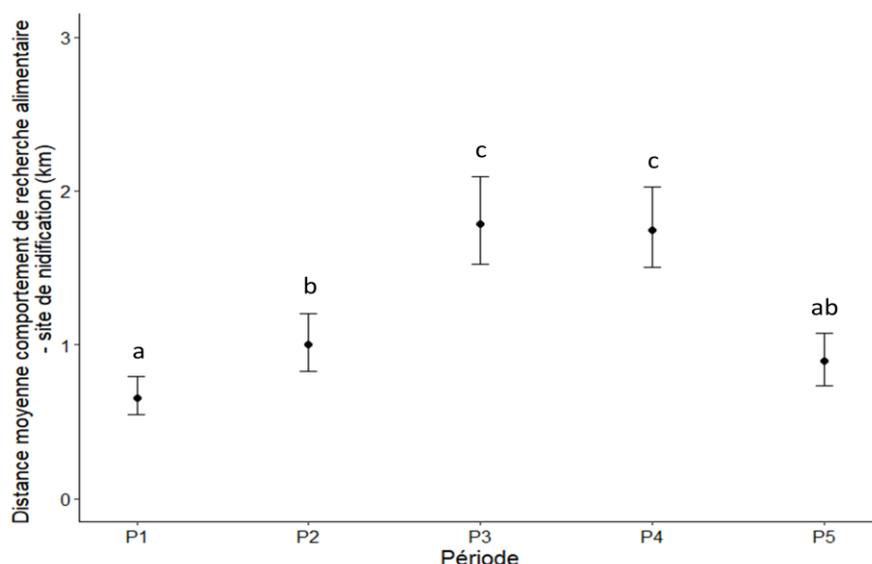


Figure 21. Estimation (moyenne avec IC95%) de la distance moyenne journalière (kilomètres) des comportements de recherche alimentaire au site de nidification pour un adulte reproducteur, selon l'effet (simple) de la période (P1, P2, P3, P4 et P5). Différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les périodes.

Tableau 10. Estimation moyenne (\pm écart-type) de la distance (kilomètres) entre le site de nidification et le comportement de recherche alimentaire le plus proche et le plus éloigné dans l'aire de recherche alimentaire journalière, selon la période (P1, P2, P3, P4 et P5), sur la base des 13 adultes reproducteurs.

Période	Distance (km) site de nidification - comportement de recherche alimentaire	
	le plus proche	le plus éloignée
P1	0.47 (0.29)	0.9 (0.52)
P2	0.49 (0.19)	1.51 (1.46)
P3	1.40 (1.00)	2.00 (0.98)
P4	1.11 (0.91)	2.19 (0.88)
P5	0.60 (0.50)	1.45 (0.73)

En complément, la localisation du centroïde de chaque MCP journalier créé a été déterminée afin d'explorer visuellement, à titre indicatif, le déplacement potentiel global de la zone de recherche alimentaire journalière au cours des périodes étudiées (P1 à P5). Les **Annexes 13, 14 et 15** présentent la localisation de ces centroïdes pour chacun des 27 oiseaux étudiés, et pour chaque période considérée (P1 à P5, selon la classe d'âge). Globalement, la variation de la position du centroïde est visuellement particulièrement limitée au cours de ces périodes pour les adultes reproducteurs, avec une position modérément plus éloignée de la ville où la nidification est présumée en périodes P3 et P4. Pour les immatures, une variation plus importante de la position de ce centroïde peut être observée au cours de ces périodes. Enfin, pour les jeunes, la position du centroïde de la zone d'activité journalière de recherche alimentaire était globalement relativement peu variable, excepté pour un individu entre la troisième et les deux dernières périodes.

4.2.4.3. Durée et heure des comportements de recherche alimentaire journalière

Pour chaque journée de chaque individu, la durée totale journalière passée en recherche alimentaire a été calculée en multipliant le nombre cumulé de localisations relatives à un comportement de recherche alimentaire par 5 minutes (durée entre localisations GPS consécutives, pour rappel). L'effet de la classe d'âge et de la période a été testé sur sa variation potentielle.

Considérant 23 oiseaux (immatures et adultes reproducteurs), ainsi que les 5 périodes étudiées (P1 à P5), l'effet interaction de l'âge et de la période ressort significatif sur la variation de cette durée journalière de recherche alimentaire (LMM ; effet âge : $\chi^2 = 4.58$, ddl = 1, p-value = 0.32 ; effet période : $\chi^2 = 38.32$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; effet interaction : $\chi^2 = 20.41$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; pseudo-R² marginal = 0.13, pseudo-R² conditionnel = 0.34 ; **Figure 22** ; **Annexe 9 - modèle 6**). Ainsi, pour les adultes reproducteurs, les périodes avec la plus faible durée de recherche alimentaire journalière sont les périodes P3 et P5, alors que celles avec la durée la plus importante sont les périodes P2 et P4. Chez les immatures, la période P2 est également celle avec la durée la plus importante, et celles avec la durée la plus faible durée sont les périodes P3 et P4. Cette durée est plus faible chez les adultes reproducteurs en comparaison avec les immatures, pour les périodes P1, P2, et P5. Considérant 26 oiseaux (jeunes, immatures, et adultes reproducteurs), ainsi que les 3 dernières périodes étudiées (P3 à P5), l'effet interaction de l'âge et de la période ressort significatif sur la variation de la durée journalière cumulée de recherche alimentaire (LMM ; effet âge : $\chi^2 = 2.50$, ddl = 2, p-value = 0.29 ; effet période : $\chi^2 = 9.98$, ddl = 2, p-value = 0.01 ; effet interaction : $\chi^2 = 20.81$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; pseudo-R² marginal = 0.08, pseudo-R² conditionnel = 0.37 ; **Figure 23** ; **Annexe 9 - modèle 7**). Succinctement, les jeunes ne présentent pour leur part aucune différence de durée entre les trois périodes P1 à P3.

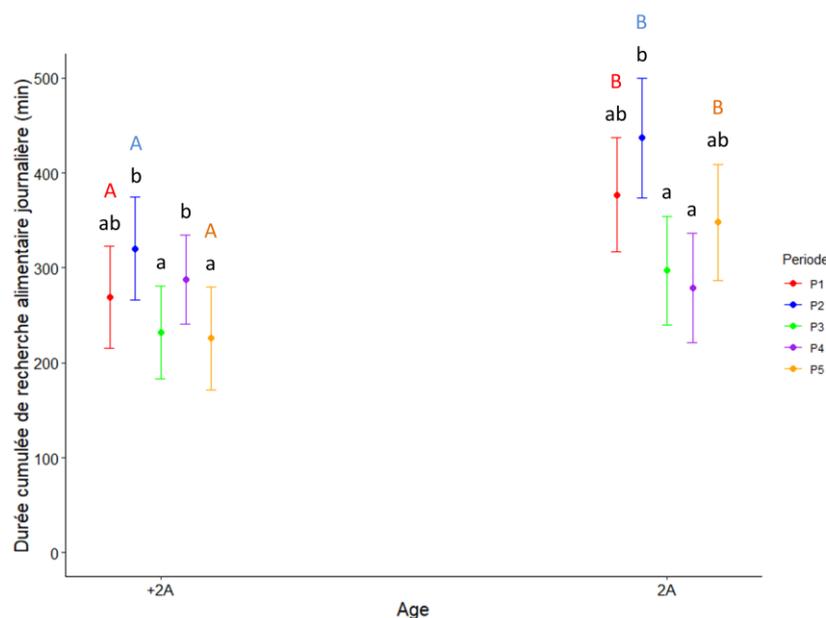


Figure 22. Estimation (moyenne avec IC95%) de la durée cumulée journalière (minutes) des comportements de recherche alimentaires pour un individu, selon l'effet (interaction) de la classe d'âge (+2A : adulte reproducteur ; 2A : immature) et de la période (P1, P2, P3, P4 et P5). Pour une classe d'âge donnée, différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les périodes. Pour une période donnée, différentes lettres en majuscule et colorées correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les classes d'âge.

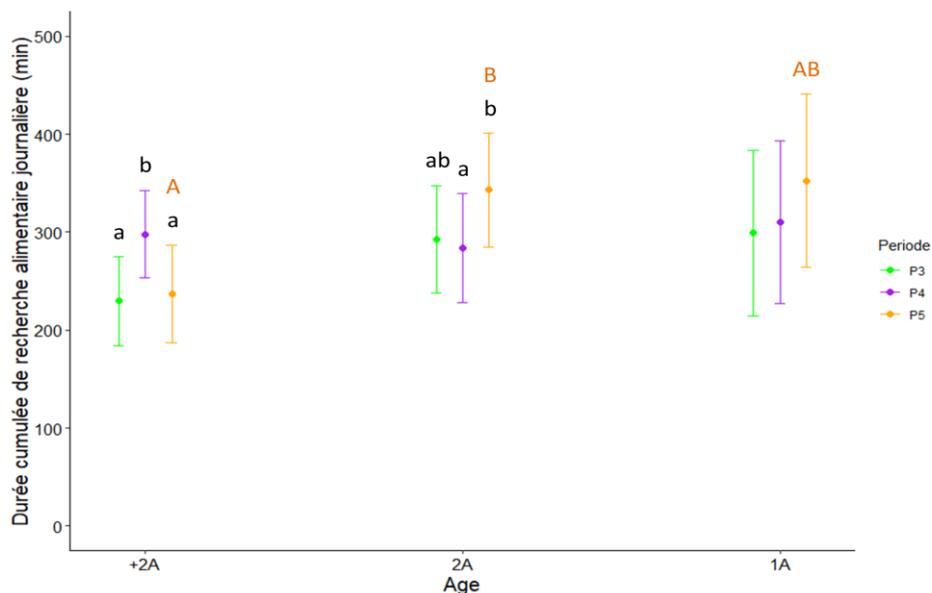


Figure 23. Estimation (moyenne avec IC95%) de la durée cumulée journalière (minutes) des comportements de recherche alimentaires pour un individu, selon l'effet (interaction) de la classe d'âge (+2A : adulte reproducteur ; 2A : immature ; 1A : jeune) et de la période (P3, P4 et P5). Pour une classe d'âge donnée, différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les périodes. Pour une période donnée, différentes lettres en majuscule et colorées correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les classes d'âge.

Enfin, l'heure associée à chaque comportement de recherche alimentaire de l'ensemble du jeu de données analysé a été catégorisée (15 catégories d'heure de « 5 » à « 19 » – de 5 h 00 à 19 h 59 au maximum) afin de repérer d'éventuels créneaux horaires préférentiellement utilisés pour la recherche alimentaire. Pour exemple, 5 h 45 a été rattaché à la catégorie « 5 ». La proportion du nombre cumulé de comportements de recherche alimentaire s'étant produits durant différentes catégories d'heures a été représentée (**Figure 24**) par combinaison de classe d'âge (jeunes, immatures, et adultes reproducteurs) et période (P1 à P5). Il ressort de cette description que la distribution des comportements de recherche alimentaire, selon l'heure de la journée, est relativement homogène pour les différentes classes d'âges au cours de l'ensemble de la période d'étude.

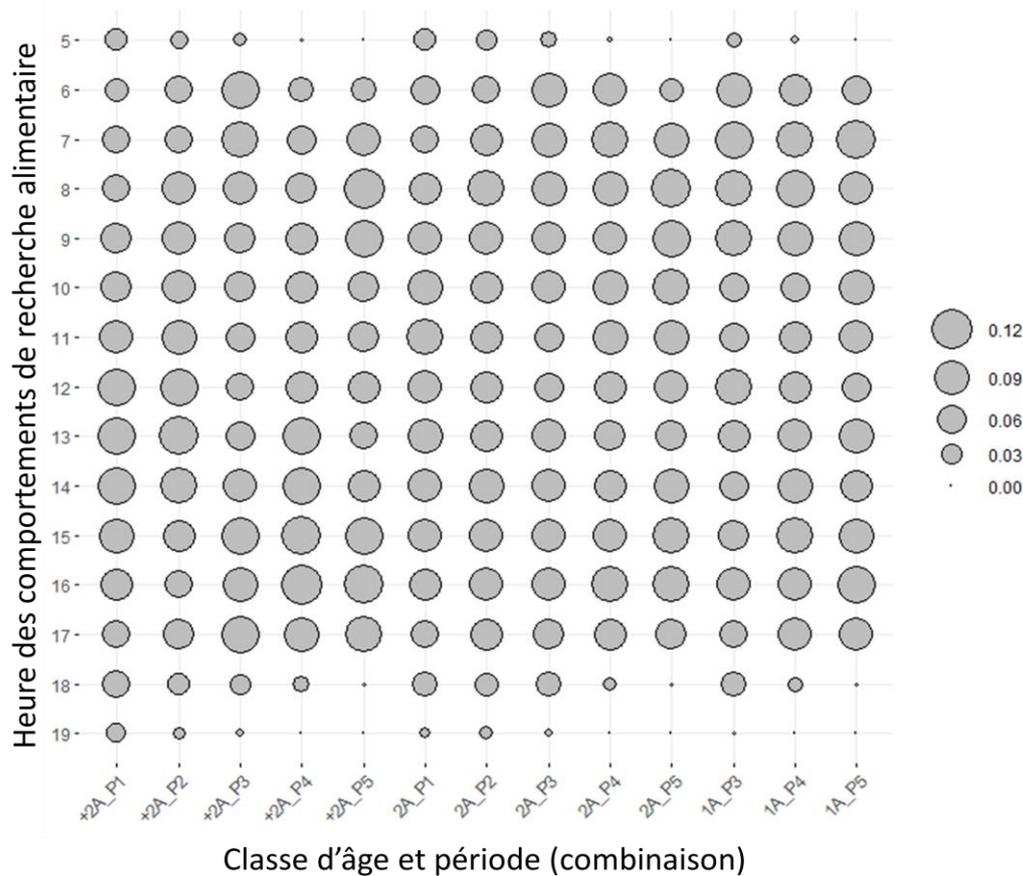


Figure 24. Distribution de la proportion (chaque disque représente un pourcentage) du nombre cumulé de localisations (comportements) de recherche alimentaire selon l'heure (catégories d'heure allant de 5 h 00 à 19 h 59), pour chaque combinaison de classe d'âge (+2A_ : adultes reproducteurs ; 2A_ : immatures ; 1A : jeunes) et période (P1 à P5), sur la base des 606 journées considérées dans les analyses et relatives à 27 individus au total. Pour chaque colonne (combinaison selon l'âge et la période), la somme est égale à 100%.

4.2.4.4. Types de cultures et recherche alimentaire journalière

La description de l'importance de différentes catégories de cultures (catégories détaillées dans l'Annexe 7) a été faite dans le cadre de l'exploitation de l'espace agricole cultivé (tel que précédemment défini) par l'espèce pour sa recherche alimentaire. L'ensemble du jeu de données analysé précédemment, relatif aux 27 individus équipés d'un traceur GPS, a été considéré. La proportion du nombre cumulé de localisations de recherche alimentaire liées à différentes grandes catégories de cultures a été représentée (Figure 25) par combinaison de classe d'âge (jeunes, immatures, et adultes reproducteurs) et période (P1 à P5). Il ressort de cette figure que les immatures et adultes reproducteurs visitent majoritairement les surfaces enherbées lors des deux premières périodes. Puis, la part d'utilisation des cultures de céréales semble augmenter pour ces classes d'âge lors des trois périodes suivantes. Les jeunes utilisent principalement les surfaces enherbées lors de la période P3, et augmentent leur part de visite des cultures de céréales par la suite. Globalement, les surfaces liées à la culture maraîchère (et de plantes aromatiques), ainsi que les surfaces végétalisées laissées libres, semblent très peu visitées. Par ailleurs, au niveau de l'ensemble du jeu de données relatif aux comportements de recherche alimentaire, les surfaces enherbées, cultures céréalières, surfaces végétalisées libres, et cultures maraîchères représentent respectivement 63%, 35%, 1%, et 1% de toutes les localisations.

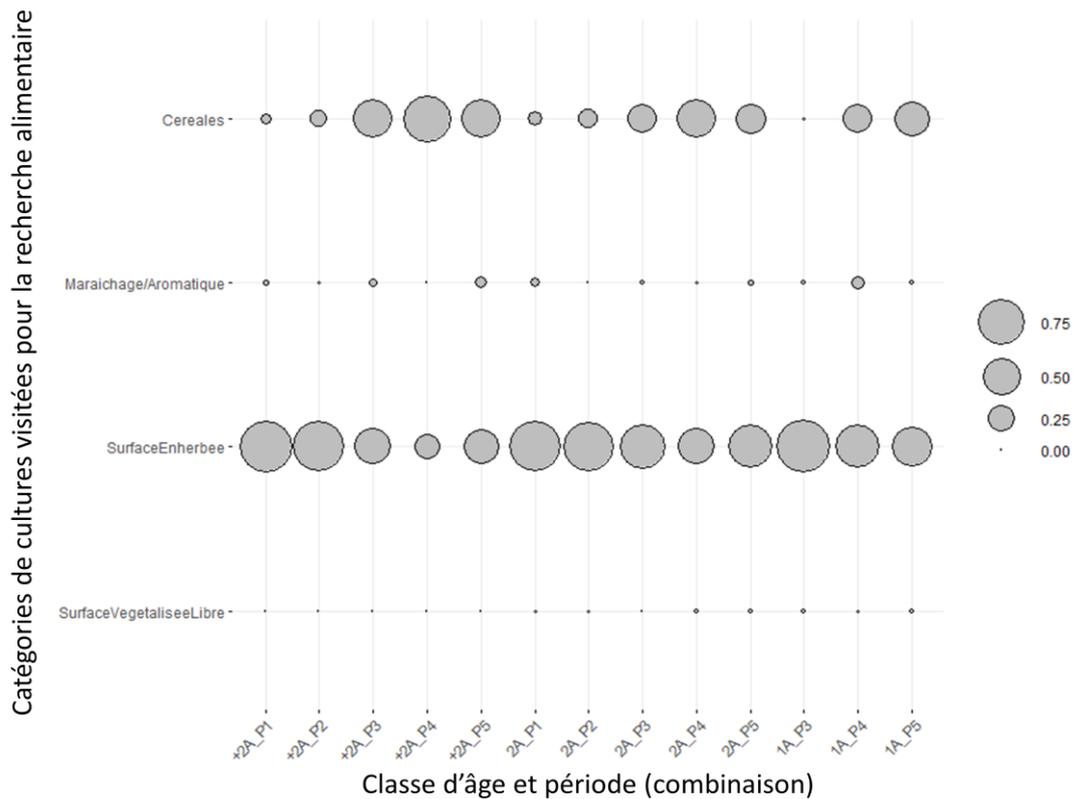


Figure 25. Distribution de la proportion (chaque disque représente un pourcentage) du nombre cumulé de localisations de recherche alimentaire liées à quatre grandes catégories de cultures (céréale, maraichage/aromatique, surface enherbée et surface végétalisée libre), pour chaque combinaison de classe d'âge (+2A_ : adultes reproducteurs ; 2A_ : immatures ; 1A : jeunes) et période (P1 à P5), sur la base des 606 journées considérées dans les analyses et relatives à 27 individus au total. Pour chaque colonne (combinaison selon l'âge et la période), la somme est égale à 100%.

Comme second niveau de description, la proportion du nombre cumulé de localisations de recherche alimentaire liées à différentes cultures (détaillées par grandes catégories) a été représentée (**Figure 26**) par combinaison de classe d'âge (jeunes, immatures, et adultes reproducteurs) et période (P1 à P5). Il ressort de cette figure que les surfaces enherbées visitées par les individus sont principalement des prairies en rotations longues et des prairies/pelouses sèches pour les immatures et pour les adultes reproducteurs, et des parcelles de ray-grass pour les jeunes. Concernant les céréales, ce sont principalement les cultures de blé tendre d'hiver et d'orge d'hiver qui sont visitées par les individus (toutefois, très peu d'orge d'hiver pour les jeunes).

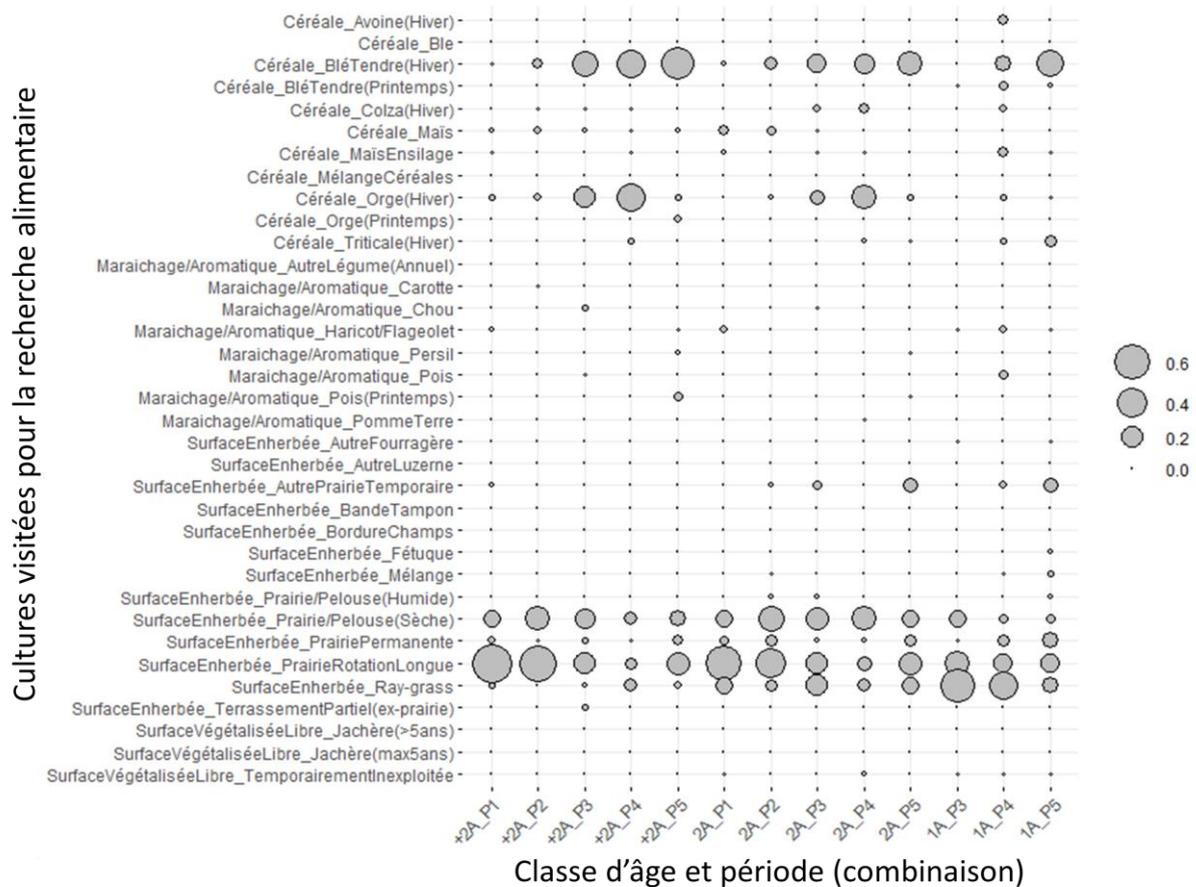


Figure 26. Distribution de la proportion (chaque disque représente un pourcentage) du nombre cumulé de localisations de recherche alimentaire liées à différentes cultures (rattachés à quatre grandes catégories : céréale, maraichage/aromatique, surface enherbée et surface végétalisée libre), pour chaque combinaison de classe d'âge (+2A_ : adultes reproducteurs ; 2A_ : immatures ; 1A : jeunes) et période (P1 à P5), sur la base des 606 journées considérées dans les analyses et relatives à 27 individus au total. Approche détaillée de la **Figure 25**. Pour chaque colonne (combinaison selon l'âge et la période), la somme est égale à 100%.

4.2.4.5. Recherche alimentaire journalière en surfaces enherbées (prairies)

Les localisations reportées au niveau des surfaces enherbées ont été considérées plus en détails puisque cette catégorie de cultures était particulièrement représentée au niveau de l'ensemble du jeu de données relatif aux comportements de recherche alimentaire, comme évoqué précédemment. Plus spécifiquement, pour chaque journée de chaque individu, la durée totale journalière passée en recherche alimentaire dans cette catégorie de cultures a été calculée en multipliant par 5 minutes le nombre cumulé de localisations (comportements) de recherche alimentaire reporté dans cette catégorie. L'effet potentiel de la classe d'âge et de la période a alors été testé sur cette durée totale journalière.

Considérant 23 oiseaux (immatures et adultes reproducteurs), ainsi que les 5 périodes étudiées (P1 à P5), l'effet interaction de l'âge et de la période ressort significatif sur la variation de la durée journalière totale passée en recherche alimentaire dans les surfaces enherbées (GLMM, distribution d'erreur négative binomiale et fonction lien log ; effet âge : $\chi^2 = 10.96$, ddl = 1, p-value < 0.01 ; effet période : $\chi^2 = 261.77$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; effet interaction : $\chi^2 = 19.66$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; pseudo- R^2 marginal = 0.39, pseudo- R^2 conditionnel = 0.50 ; **Figure 27 ; Annexe 9 - modèle 8**).

Cette durée est la plus importante pour les deux classes d'âge, et équivalente entre ces deux classes, durant les périodes P1 et P2. La période P4 est celle pour laquelle cette durée est la plus faible pour chacune des deux classes d'âge. Toutefois, durant la période P4, cette durée est plus élevée chez les immatures. Puis, considérant 26 oiseaux (jeunes, immatures, et adultes reproducteurs), ainsi que les 3 dernières périodes étudiées (P3 à P5), l'effet additif de l'âge et de la période ressort significatif sur la variation de la durée journalière totale passée en recherche alimentaire dans les surfaces enherbées (GLMM, distribution d'erreur négative binomiale et fonction lien log ; effet âge : $\chi^2 = 29.08$, ddl = 2, p-value < 0001 ; effet période : $\chi^2 = 53.30$, ddl = 2, p-value < 0.01 ; effet interaction : $\chi^2 = 7.06$, ddl = 4, p-value = 0.13 ; pseudo-R² marginal = 0.31, pseudo-R² conditionnel = 0.46 ; **Figure 28** ; **Annexe 9 - modèle 9**). Globalement, cette durée est la plus faible pour les adultes reproducteurs sur l'ensemble des 3 périodes, et est la plus faible pour la période P4 pour l'ensemble des classes d'âge considéré.

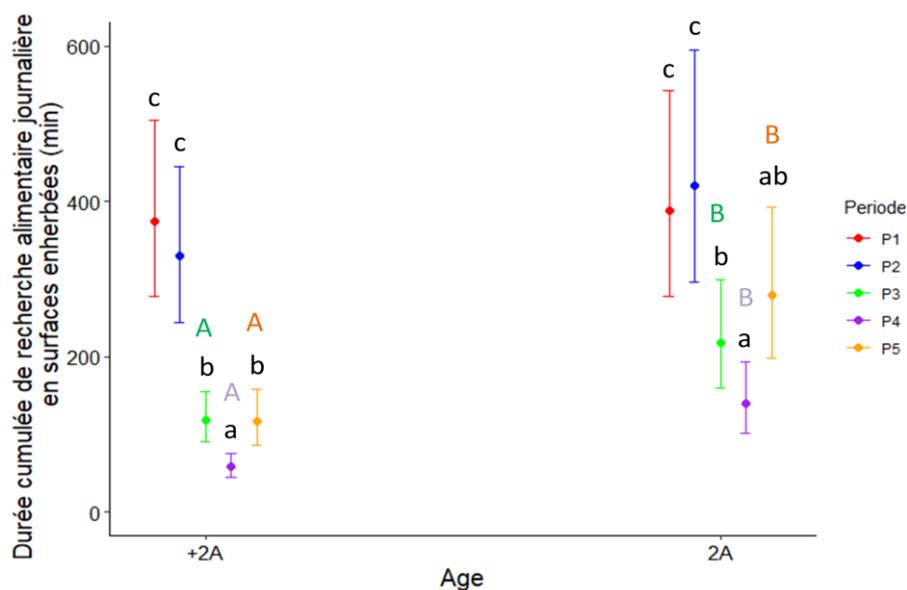


Figure 27. Estimation (moyenne avec IC95%) de la durée cumulée journalière (minutes) des comportements de recherche alimentaires en surfaces enherbées pour un individu, selon l'effet (interaction) de la classe d'âge (+2A : adulte reproducteur ; 2A : immature) et de la période (P1, P2, P3, P4 et P5). Pour une classe d'âge donnée, différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les périodes. Pour une période donnée, différentes lettres en majuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les classes d'âge.

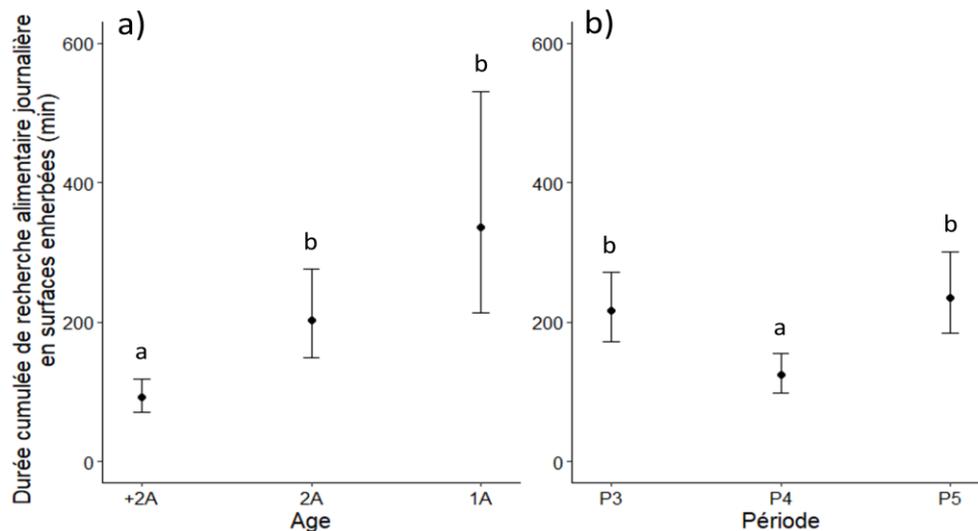


Figure 28. Estimation (moyenne avec IC95%) de la durée cumulée journalière (minutes) des comportements de recherche alimentaires en surfaces enherbées pour un individu, selon l'effet (additif) de a) la classe d'âge (+2A : adulte reproducteur ; 2A : immature) et de b) la période (P1, P2, P3, P4 et P5). Pour une classe d'âge donnée, différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les périodes. Pour une période donnée, différentes lettres en majuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les classes d'âge.

4.2.4.6. Recherche alimentaire journalière en cultures céréalières

A l'instar des surfaces enherbées, les localisations reportées au niveau des cultures céréalières ont été considérées plus en détails puisque cette catégorie de cultures était particulièrement représentée au niveau de l'ensemble du jeu de données relatif aux comportements de recherche alimentaire, comme évoqué précédemment. Plus spécifiquement, pour chaque journée de chaque individu, la durée totale journalière passée en recherche alimentaire dans cette catégorie de cultures a été calculée en multipliant par 5 minutes le nombre cumulé de localisations (comportements) de recherche alimentaire reporté dans cette catégorie. L'effet potentiel de la classe d'âge et de la période a alors été testé sur cette durée totale journalière.

Considérant 23 oiseaux (immatures et adultes reproducteurs), ainsi que les 5 périodes étudiées (P1 à P5), l'effet simple de la période ressort significatif sur la variation de la durée journalière totale passée en recherche alimentaire dans les cultures céréalières (GLMM, distribution d'erreur négative binomiales et fonction lien log ; effet âge : $\chi^2 = 0.11$, ddl = 1, p-value = 0.74 ; effet période : $\chi^2 = 165.23$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; effet interaction : $\chi^2 = 8.41$, ddl = 4, p-value = 0.08 ; pseudo- R^2 marginal = 0.28, pseudo- R^2 conditionnel = 0.32 ; **Figure 29 ; Annexe 9 - modèle 10**). Ainsi, quelque soit la classe d'âge, cette durée est la plus faible lors de la période P1, puis augmente progressivement durant chaque période successive jusqu'à une estimation maximale pour la période P4, avec une durée plus faible pour la période P5. Puis, considérant 26 oiseaux (jeunes, immatures, et adultes reproducteurs), ainsi que les 3 dernières périodes étudiées (P3 à P5), l'effet interaction de l'âge et de la période ressort significatif sur la variation de la durée journalière totale passée en recherche alimentaire dans les cultures céréalières (GLMM, distribution d'erreur négative binomiale et fonction lien log ; effet âge : $\chi^2 = 38.82$, ddl = 2, p-value < 0.01 ; effet période : $\chi^2 = 54.80$, ddl = 2, p-value < 0.01 ; effet interaction : $\chi^2 = 82.89$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; pseudo- R^2 marginal = 0.34,

pseudo-R² conditionnel = 0.37 ; **Figure 30** ; **Annexe 9 - modèle 11**). Ainsi, cette durée est la plus faible en période P3 pour chacune des trois classes d'âge, avec une estimation plus faible pour les jeunes. Pour les jeunes, cette durée est la plus importante pour les périodes P4 et P5, alors que pour les deux autres classes d'âge, la durée la plus importante est durant la période P4. L'estimation obtenue pour les jeunes est plus faible que pour ces derniers concernant cette période P4, alors qu'elle est équivalente à celle obtenue pour les deux autres classes d'âge pour la période P5.

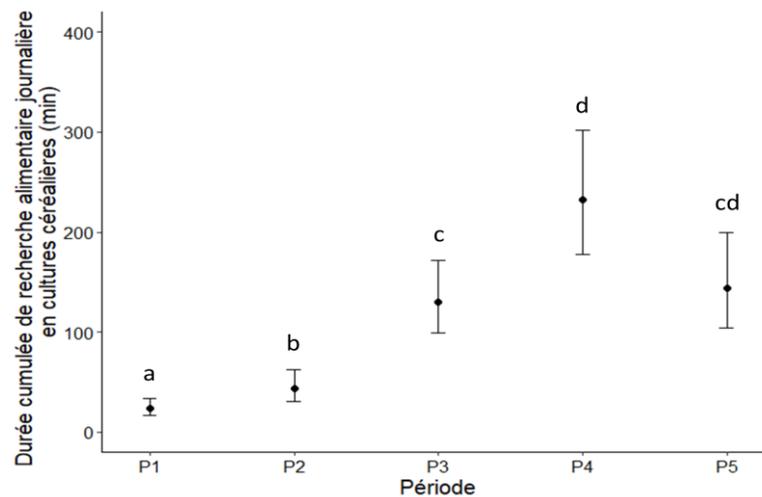


Figure 29. Estimation (moyenne avec IC95%) de la durée cumulée journalière (minutes) des comportements de recherche alimentaires en cultures céréalières pour un individu immature ou adulte reproducteur, selon l'effet (simple) de la période (P1, P2, P3, P4 et P5). Différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les périodes.

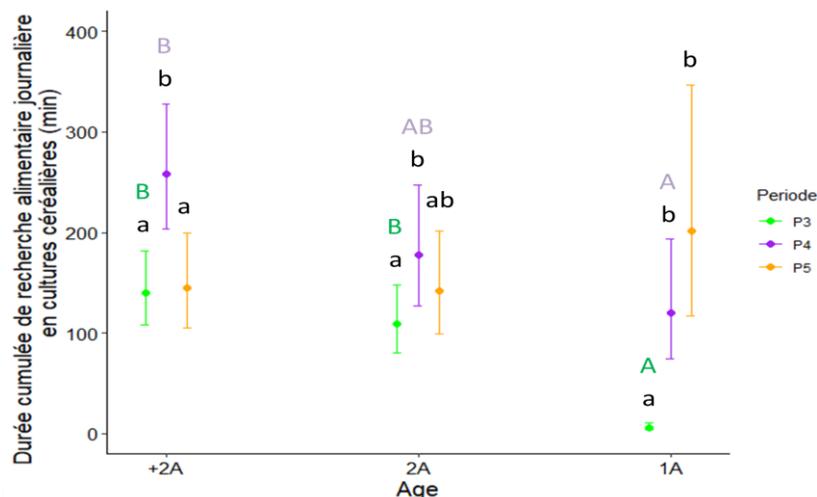


Figure 30. Estimation (moyenne avec IC95%) de la durée cumulée journalière (minutes) des comportements de recherche alimentaires en cultures céréalières pour un individu, selon l'effet (interaction) de la classe d'âge (+2A : adulte reproducteur ; 2A : immature ; 1A : jeune) et de la période (P3, P4 et P5). Pour une classe d'âge donnée, différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les périodes. Pour une période donnée, différentes lettres en majuscule et colorées correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les classes d'âge.

4.2.4.7. Nombre de cultures différentes visitées par jour

Le nombre de cultures différentes (en termes de types détaillés de cultures, et non de parcelles) visitées pour la recherche alimentaire, par jour pour chaque individu, a été calculé. L'effet potentiel de la classe d'âge et de la période a alors été testé sur ce nombre.

Considérant 23 oiseaux (immatures et adultes reproducteurs), ainsi que les 5 périodes étudiées (P1 à P5), l'effet simple de la période ressort significatif sur la variation du nombre de cultures différentes visitées au cours d'une journée en contexte de recherche alimentaire (GLMM, distribution d'erreur poisson et fonction lien log ; effet âge : $\chi^2 = 1.80$, ddl = 1, p-value = 0.18 ; effet période : $\chi^2 = 36.81$, ddl = 4, p-value < 0.01 ; effet interaction : $\chi^2 = 2.48$, ddl = 4, p-value = 0.65 ; pseudo-R² marginal = 0.08, pseudo-R² conditionnel = 0.19 ; **Figure 31** ; **Annexe 9 - modèle 12**). Ainsi, le nombre le plus faible (de l'ordre de 2 à 3 cultures différentes) a été obtenu lors de la période P1, avec le nombre le plus élevé pour la période P4 (de l'ordre de 3 à 4 cultures différentes), avec un nombre intermédiaire pour chacune des périodes P2, P3 et P5. Considérant 26 oiseaux (jeunes, immatures et reproducteurs), ainsi que les 3 dernières périodes étudiées (P1 à P3), l'effet interaction de l'âge et de la période ressort significatif sur la variation du nombre de cultures différentes visitées au cours d'une journée en contexte de recherche alimentaire (GLMM, distribution d'erreur poisson et fonction lien log ; effet âge : $\chi^2 = 9.77$, ddl = 2, p-value = 0.01 ; effet période : $\chi^2 = 8.01$, ddl = 2, p-value = 0.02 ; effet interaction : $\chi^2 = 12.91$, ddl = 4, p-value = 0.01 ; pseudo-R² marginal = 0.08, pseudo-R² conditionnel = 0.20 ; **Figure 32** ; **Annexe 9 - modèle 13**). Une influence marquée de la période n'est alors à reporter que pour les jeunes, avec la valeur la plus faible pour la période P3. Pour une période donnée, aucune différence n'est reportée concernant ce nombre entre les immatures et les adultes reproducteurs. Toutefois, les jeunes présentent un nombre de cultures différentes visitées plus important, par rapport à ces deux autres classes d'âge, pour les deux périodes P4 et P5.

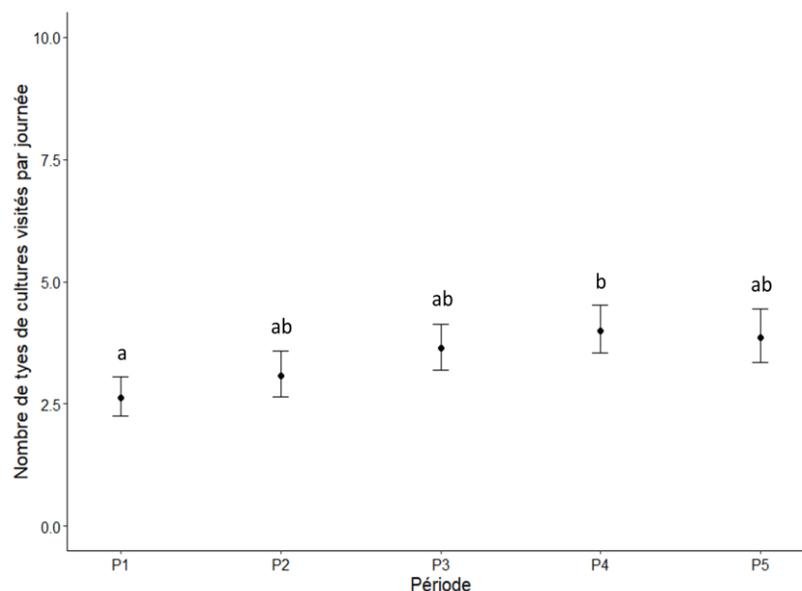


Figure 31. Estimation (moyenne avec IC95%) du nombre total de cultures différentes visitées au cours d'une journée pour un immature ou adulte reproducteur, selon l'effet (simple) de la période (P1, P2, P3, P4 et P5). Différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les périodes.

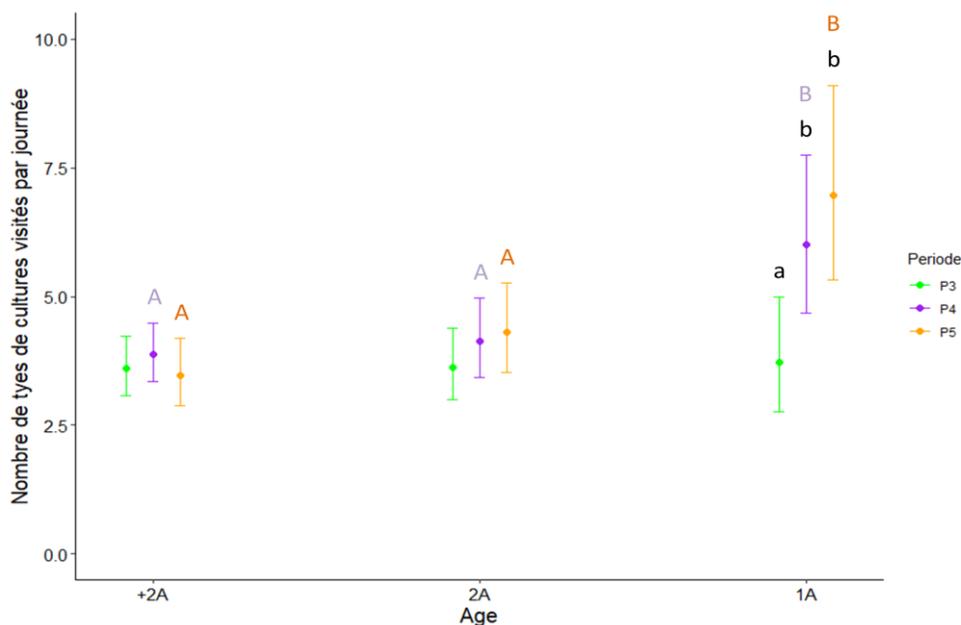


Figure 32. Estimation (moyenne avec IC95%) du nombre total de cultures différentes visitées au cours d'une journée pour un individu, selon l'effet (interaction) de la classe d'âge (+2A : adulte reproducteur ; 2A : immature ; 1A : jeune) et de la période (P3, P4 et P5). Pour une classe d'âge donnée, différentes lettres en minuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les périodes. Pour une période donnée, différentes lettres en majuscule correspondent à des estimations significativement différentes en comparant les classes d'âge.

4.2.4.8. Exploitation de zones bâties agricoles et autres zones bâties spécifiques

Parmi les 93 984 localisations relatives aux 606 journées individualisées et les 27 oiseaux considérés dans les analyses précédentes, 8 711 étaient associées à un mouvement de type localisé ou stationnaire et liées à une présence sur (ou à très forte proximité de) bâtiments agricoles, totalisant une durée cumulée d'environ 726 heures (à raison de 5 minutes par localisation). Globalement, 39%, 27% et 34% de ces localisations étaient respectivement liées à des adultes reproducteurs, à des immatures, et à des jeunes. De plus, la distribution de ces localisations entre les périodes étudiées était la suivante : 27%, 27%, 22%, 15% et 9%, respectivement de la première à la dernière période (P1 à P5). Un seul oiseau (immature), parmi les 27 individus étudiés, n'a pas été localisé dans ce type d'aire.

Par ailleurs, 2 611 localisations associées à un mouvement de type localisé ou stationnaire étaient quant à elles liées à une présence au niveau du complexe industriel du Groupe Bigard SA à Quimperlé. Exprimées en durées, ces localisations représentaient un cumul d'environ 218 heures. Plus spécifiquement, 5% et 95% de ces localisations étaient respectivement liées à des oiseaux adultes reproducteurs et à des immatures. Enfin, la distribution de ces localisations entre les périodes étudiées était la suivante : 17%, 1%, 33%, 47% et 2%, respectivement de la première à la dernière période (P1 à P5). Au total, un adulte reproducteur, et cinq immatures ont été localisés dans ce type d'aire.

4.3. Interprétations, limites et perspectives

Les adultes reproducteurs ont une zone de recherche alimentaire journalière particulièrement restreinte (< 10 ha en moyenne) durant la fin de la phase d'élevage des jeunes au nid (période P1 principalement). De plus, durant cette phase, la distance moyenne des comportements de recherche alimentaire au site de nidification présumé est particulièrement limitée (< 1 km en moyenne). En moyenne, la localisation la plus éloignée de ce site, et liée à un comportement de recherche alimentaire, est inférieure à 1 km durant cette phase. Ces résultats sont cohérents avec ceux d'une étude suisse ayant également équipé des Choucas des tours avec des traceurs GPS (Meyrier *et al.*, 2017). Ils soulignent la nécessité pour les adultes reproducteurs mâles de limiter la distance dédiée à la recherche alimentaire (dans un environnement de qualité), afin d'optimiser le nourrissage des jeunes et des femelles dont ils ont la charge (Cramp & Perrins, 1994, Kubitzka *et al.*, 2014). Ainsi, cela pourrait suggérer que la disponibilité en ressources alimentaires de qualité au voisinage direct des villes, dans la zone d'étude, est importante. Au total, la durée de recherche alimentaire journalière est relativement élevée (environ un tiers de la journée) durant cette phase de la reproduction, en lien avec les besoins énergétiques des reproducteurs, pour le maintien de leur condition physique, pour le nourrissage de leur partenaire et pour l'élevage des jeunes. Un individu mâle reproducteur peut en effet perdre jusqu'à 10% de son poids entre le début et la fin de la phase d'élevage des jeunes (Henderson & Hart, 1995). L'absence de patron marqué concernant la distribution des comportements de recherche alimentaire selon l'heure de la journée est également cohérente avec la nécessité pour les reproducteurs de se nourrir eux-mêmes et de nourrir régulièrement leur partenaire et leurs jeunes tout au long de la journée. Toutefois, cette absence de patron semble relativement généralisée pour l'ensemble des combinaisons de classes d'âge et périodes étudiées. Durant cette fin de phase d'élevage des jeunes au nid (et jusqu'en période P2 comprise), une importance très prononcée (largement majoritaire) des surfaces enherbées, et en particulier des prairies (prairies à rotation longue et prairies/pelouses sèches plus précisément), a été mise en évidence pour la recherche alimentaire des adultes reproducteurs. Ce résultat confirme l'importance des arthropodes mentionnée dans la littérature pour l'élevage des jeunes (Holyoak, 1968, Goodwin 1976, Henderson & Hart, 1995, Soler 2014), particulièrement abondants dans ces milieux (Clere & Bretagnolle, 2001), et avec les résultats obtenus concernant l'importance des arthropodes (bousiers, notamment) dans le régime alimentaire des adultes (voir le **Volet III**). De plus, ces résultats vont dans le sens de l'effet positif de la surface totale en prairie dans le voisinage proche des villes sur la probabilité d'occupation des centres-villes par des couples reproducteurs (voir le **Volet I**).

Toujours concernant les adultes reproducteurs, une variation de la superficie de l'aire de recherche alimentaire journalière a été mise en évidence au cours des 5 périodes considérées (P1 à P5), mais en moyenne, cette superficie demeure inférieure pour cette classe d'âge par rapport aux autres. Elle est toutefois plus importante en période P2 par rapport à la période P1. Cette différence pourrait être liée au fait que pour au moins certains reproducteurs, les jeunes seraient sortis du nid en période P2. Pour les adultes reproducteurs, la distance moyenne des comportements de recherche alimentaire journaliers au site de nidification présumé est la plus importante pour les périodes P3 et P4 (moyenne du comportement de recherche alimentaire journalier le plus lointain < 3 km), avant d'atteindre en période P5 une valeur proche de celles obtenues pour les périodes P1 et P2 (la distance en P1 étant la plus faible). Cet effet pourrait être lié à un comportement de prise en charge (nourrissage) des jeunes par les parents durant quelques jours à semaines après l'envol ; jeunes qui s'installeraient à ce moment dans des arbres (« crèches ») au voisinage des sites de

reproduction (Soler, 1984, Dominguez, 1999). Cela pourrait expliquer également l'importance marquée des prairies pour la recherche alimentaire (recherche d'arthropodes, notamment) en période P2 pour le nourrissage des jeunes en crèche. Globalement, ces informations sont cohérentes avec les courts déplacements et l'attachement reportés au site de nidification une grande partie de l'année, chez les adultes reproducteurs (Roëll, 1978, Meyrier *et al.*, 2017). En lien avec une émancipation progressive des jeunes après l'envol, mais toutefois avec un besoin pour les parents mâles de regagner la masse perdue durant l'élevage des jeunes, la durée journalière totale passée en recherche alimentaire par ces oiseaux tend à être seulement légèrement plus faible après la phase d'élevage (dans une mesure limitée : exception pour la période P4). Après la dernière partie de la phase d'élevage (pour les périodes > P1), une importance plus marquée des cultures céréalières (orge et blé tendre d'hiver spécifiquement ; pic en période P4) a été mise en évidence pour la recherche alimentaire des adultes reproducteurs, aux dépens des surfaces enherbées. Pour l'orge et le blé tendre d'hiver, les trois dernières périodes de l'étude (P3 à P5) correspondent à une disponibilité en ressources favorables puisque les épis présentent une forte biomasse à ce moment (période de récolte). Il a été en effet rapporté à plusieurs reprises par des agriculteurs que les oiseaux étaient capables de coucher le blé pour accéder aux grains produits, et de rechercher des grains restés sur champs juste après la récolte.

Concernant les immatures, la superficie de la zone de recherche alimentaire journalière, la distance des comportements de recherche alimentaires journaliers au site de capture initiale, et la durée de recherche alimentaire journalière totale sont globalement plus importantes que pour les adultes reproducteurs, en particulier durant la fin de la phase d'élevage des jeunes (période P1 principalement), et lors de la dernière période étudiée (période P5). Ces résultats sont très probablement liés au non-attachement fort des immatures à un site particulier (par comparaison au site de nidification pour les adultes reproducteurs : Roëll, 1978, Meyrier *et al.*, 2017). Toutefois, bien que significatives pour la plupart, ces différences d'estimations moyennes obtenues entre les immatures et les adultes reproducteurs sont relativement modérées. Un patron d'importance des surfaces enherbées pour la recherche alimentaire, similaire à celui trouvé pour les adultes reproducteurs, a été mis en évidence pour les immatures, avec toutefois une importance plus marquée des surfaces enherbées pour ces oiseaux comparativement aux adultes reproducteurs pour les trois dernières périodes étudiées (P3 à P5). Ce résultat pourrait suggérer que l'ensemble des immatures et adultes reproducteurs adapte leur recherche alimentaire selon la disponibilité en ressources alimentaires, notamment concernant la composante végétale cultivée (Soler, 2014).

Pour les jeunes en phase post-envol (périodes P3 à P5), leur zone de recherche alimentaire journalière est en moyenne plus vaste par rapport aux deux autres classes d'âge. Ce résultat pourrait être dû à une plus grande exploration de l'environnement agricole afin de collecter des informations sur la distribution des ressources alimentaires. La distance moyenne des comportements de recherche alimentaires journaliers au site de capture est la plus faible pour la période P3 chez cette classe d'âge. Si ces individus ont éclos à proximité du site de capture, ce résultat pourrait être lié aux crèches installées à proximité des sites d'éclosion (Soler, 1984, Dominguez, 1999), mentionnées précédemment. Puis, après émancipation et départ des crèches, l'aire de recherche alimentaire serait plus à même d'être déplacée. De plus, le nombre de types de cultures visités en moyenne par jour est plus important pour les jeunes au cours des deux dernières périodes (P4 et P5), ce qui pourrait alors supporter l'hypothèse d'une exploration de l'environnement agricole après émancipation totale. Une exploration (non-présentée) du nombre moyen de parcelles différentes

visitées par les individus, par jour et au total sur l'ensemble de chacune des périodes, soutient également cette hypothèse (surtout concernant les surfaces enherbées). Par ailleurs, la durée totale passée en recherche alimentaire par les jeunes en phase post-envol est quant à elle globalement similaire aux deux autres classes d'âge, alors que les jeunes à l'envol seraient nourris par les parents durant quelques jours à plusieurs semaines (Soler, 1984, Dominguez, 1999). Ce résultat pourrait traduire des besoins énergétiques particulièrement importants à ce moment pour ces oiseaux, ou encore une recherche de nourriture moins efficace et ainsi plus de temps passé dans les habitats cultureux, en complément des événements de nourrissage par les parents. A l'inverse des deux autres classes d'âge, l'importance des cultures céréalières est moindre en périodes P3 et P4, au profit des surfaces enherbées. Cette différence pourrait s'expliquer par une moins bonne familiarité des jeunes avec cette ressource et son acquisition.

Plus globalement, les analyses ont mis en évidence une certaine hétérogénéité entre individus (valeur du pseudo- R^2 conditionnel) pour chaque classe d'âge, selon la variable réponse considérée. Cette variation, pourrait être liée à différents facteurs tels que la date d'envol des jeunes pour certains adultes reproducteurs, l'expérience des individus, ou encore leur personnalité. Par ailleurs, il a été montré que l'importance des cultures céréalières pour la recherche alimentaire était variable selon la période étudiée, et que l'importance des cultures de maïs était infime durant la période d'étude (fin-mai à mi-septembre, pour rappel). Comme déjà mentionné précédemment, ce résultat est très probablement lié au stade de développement des cultures, et ainsi, à la disponibilité en ressources favorables. Concernant le maïs, les données GPS collectées étaient ultérieures à la période des dégâts (semis), expliquant ce résultat. Toutefois, il est à noter que l'importance associée aux catégories ou types d'habitats cultureux ne doit pas être considérée comme une préférence d'un point de vue biologique. Une telle interprétation nécessiterait l'utilisation de modèles statistiques (approche par fonction de sélection de ressource) tenant compte de la quantité de chaque type de ressource disponible et accessible pour chaque individu, et constitue une perspective d'analyse complémentaire. Les résultats laissent cependant suggérer que les surfaces enherbées, ou plus simplement les prairies, pourraient constituer la base de la recherche alimentaire, dont l'importance serait modulée de façon opportuniste selon la disponibilité en ressources complémentaires (maïs et blé, au semis et/ou après récolte ; voir également le **Volet III**). De plus, les analyses ont permis de mettre en évidence une importance non négligeable de zones d'alimentation complémentaires aux parcelles cultivées, telles que les bâtiments agricoles (prise alimentaire potentielle au niveau des silos, de la zone de transport, des tables d'alimentation, de l'aire de couchage, et des bottes d'enrubannage stockées à proximité des bâtiments) et un site industriel (prise alimentaire potentielle à caractériser). Dans l'ensemble, les déplacements des individus au cours des périodes étudiées sont relativement restreints pour l'ensemble des classes d'âge et posent la question des taux et distances de dispersion, ainsi que de la philopatrie reproductrice et natale (fidélité au site de reproduction pour les reproducteurs expérimentés, et fidélité au site d'éclosion pour les reproducteurs inexpérimentés, respectivement). Ces estimations mériteraient d'être étudiées plus spécifiquement afin de mieux comprendre le fonctionnement spatial de la population au cours du cycle annuel. Il n'est pas à exclure qu'une absence de compétition pour les ressources alimentaires puisse être à l'origine du patron d'utilisation de l'espace mis en évidence par les analyses effectuées. Enfin, les oiseaux semblent avoir été initialement capturés en cage-piège dans leur aire globale de recherche alimentaire. Il est toutefois à noter qu'un adulte, *a priori* reproducteur à Moëlan-Sur-Mer, a été initialement capturé à 6 km en direction de Quimperlé.

Plusieurs limites et perspectives (non-exhaustives), en plus de celles précédemment évoquées, sont à considérer. La fréquence d'acquisition des localisations GPS était d'une localisation toutes les 5 minutes. Ce compromis, déjà explicité, induit un biais dans la discrimination des comportements liés aux mouvements, et ainsi dans la précision des comportements étudiés. Sur la base de cette fréquence d'acquisition et des distances relativement courtes parcourues par les individus suivis, il est probable que les comportements de vols longs incluent également une certaine portion de comportements de recherche alimentaire brefs et probablement exploratoires. A titre complémentaire, il pourrait être intéressant d'augmenter cette fréquence d'acquisition (sur quelques journées distribuées au cours du cycle annuel), et/ou d'utiliser des données d'accéléromètre pour affiner la distinction des différents types de comportements visés. La taille d'échantillon, pour chaque classe d'âge, constitue une limite importante, notamment au regard d'une influence potentielle du sexe. Les résultats obtenus pour les jeunes ($n = 4$) doivent donc être considérés avec prudence, et ce faible effectif contribue à expliquer la taille importante des IC95% calculées. Il est également à rappeler que la superficie de la zone de recherche alimentaire journalière a été utilisée comme un proxy de l'étalement spatial des comportements de recherche alimentaire, à considérer en association avec les distances moyennes de ces comportements à certains référentiels (notamment le lieu de nidification pour les adultes reproducteurs), et que cette zone peut inclure des aires n'appartenant pas à l'espace agricole cultivé et ainsi non-utilisées pour la recherche alimentaire. Par ailleurs, le sexe des individus étudiés (tous mâles) constitue également une limite à l'étude. Le mode de capture de l'ensemble des oiseaux étudiés peut également être associé à d'éventuels biais comportementaux si toutefois les individus capturés sont initialement des oiseaux subordonnés et/ou avec une utilisation de l'habitat spécifique (attirés par la nourriture présente dans les cages à la place des autres ressources) par exemples. De plus, il est à rappeler que seuls les individus les plus massifs ont été équipés d'un traceur GPS. Cette sélection a probablement influencé le sexe des oiseaux étudiés pour chaque classe d'âge. Cependant, il serait intéressant d'explorer la possibilité d'un biais de capture envers un sexe particulier, par un prélèvement systématique de plumes (pour sexage moléculaire) et une estimation de la classe d'âge des oiseaux capturés par cages-pièges et détruits (informations nécessaires pour caractériser la pression exercée sur la population par ce mode de prélèvement d'individus). Concernant les périodes étudiées (P1 à P5), elles ont été définies afin de sonder la période du cycle annuel étudiée. Leur délimitation doit être considérée comme peu précise (date d'envol des jeunes potentiellement variable entre couples, par exemples) et il conviendra à terme de considérer davantage de périodes successives afin d'étudier au maximum les comportements d'intérêt au cours du cycle annuel (données actuellement en cours d'acquisition pour la majorité des individus considérés dans les analyses présentées). Pour finir, il serait pertinent de réaliser des focales comportementales, en contexte de recherche alimentaire, d'un nombre conséquent d'individus sur une durée standardisée et au sein de différents types d'habitats culturels, comme observations fines des comportements de recherche alimentaire sur site (estimation de la pression exercée par un individu, distinction entre arrachage de plantules pour l'accès au grain de semis ou aux proies animales présentes en dessous, notamment).

5. Volet III – Régimes alimentaires

5.1. Echantillonnage : individus prélevés, dissections et prélèvements biologiques

Au total, 246 et 39 cadavres de Choucas des tours sauvages ont été récupérés respectivement entre les mois d'avril à juillet et au cours du mois de décembre 2020, dans le département du Finistère, avec l'aide de piégeurs, de louvetiers, de l'OFB, et de la DDTM du Finistère. Parmi ces individus, 242 (85%) ont été prélevés par tirs lors de battues. Les 43 autres individus (15% restant) ont été prélevés au moyen de cages-pièges durant la fin de la période de reproduction, et ne concernent que des jeunes. Il est à noter que l'ensemble des prélèvements d'individus a été effectué légalement dans le cadre des dérogations liées aux actions de destruction menées dans le Finistère, et que les cadavres ont été récupérés pour les besoins de l'étude de façon opportuniste. Suite à son prélèvement, chaque oiseau a été placé et maintenu en congélation afin d'assurer la qualité de sa conservation (à noter qu'une digestion post-mortem particulièrement limitée a été mise en évidence chez l'espèce : [Soler & Alcalá 1988](#)). Le **Tableau 11** décrit succinctement la provenance des groupes d'individus mentionnés.

Tableau 11. Description de la provenance des individus considérés dans la présente étude. La commune, date, phase approximative du cycle annuel correspondante à titre indicatif, et méthode de prélèvement sont présentées pour chaque effectif collecté. Dans ce volet, la période de reproduction couvrira la construction du nid, l'incubation, l'élevage des jeunes, et également les quelques semaines suivant l'envol des jeunes ; et sera distinguée de la période hivernale.

Commune	Date	Phase	Méthode	Effectif
Plouguin	25/04/2020	Construction du nid / Incubation	Tir	15
Lannilis / Landeda	21/05/2020	Incubation / Elevage des jeunes	Tir	48
Kernouës	25/05/2020	Elevage des jeunes	Tir	49
Morlaix	30/05/2020	Elevage des jeunes	Tir	27
Saint-Yvi	10/06/2020	Elevage des jeunes	Tir	14
Plonéour-Lanvern	12/06/2020	Elevage des jeunes	Tir	50
Bannalec	13/07/2020	Post-envol des jeunes	Cage-piège	8
Mellac	13/07/2020	Post-envol des jeunes	Cage-piège	15
Riec-sur-Bélon	13/07/2020	Post-envol des jeunes	Cage-piège	20
Lesneven	29/12/2020	Période hivernale	Tir	39

Dans le cadre de la dissection de ces oiseaux, au laboratoire de l'Université de Rennes 1, un protocole a été mis en place afin de collecter les informations destinées à décrire le régime alimentaire de la population selon les différentes catégories de classes d'âge (jeunes, immatures, et adultes) et de sexe (mâle ou femelle) qui la composent. Ce protocole a été déployé au cours des mois de juillet 2020 et mars 2021, par plusieurs personnes (étudiants en stage et Rémi Chambon). Afin d'assurer une homogénéité dans la collecte des données, l'ensemble des manipulations a été supervisé par Rémi Chambon (présent pour chacune d'entre elles et procédant à des vérifications systématiques).

Le gésier, organe de la digestion mécanique des aliments, a été prélevé pour chaque individu dans son intégralité après ouverture du thorax, retrait des adhérences, et section en partie haute du proventricule (lieu de digestion enzymatique, partie élargie du tube digestif en amont du gésier) et en partie basse du gésier (environ 1 cm après le gésier). Chaque gésier a été identifié et placé individuellement au congélateur pour l'analyse ultérieure du contenu. De plus, à l'aide d'un scalpel, un prélèvement fin de muscle pectoral de chaque oiseau a été collecté (L = 10 mm, l = 5 mm et H = 2 mm environ) et stocké individuellement au congélateur, avec identification, pour analyse isotopique future. La présence de gonades mâles ou femelles a permis d'attribuer un sexe à chaque oiseau lors des dissections (volume des gonades plus restreint pour les immatures). De plus, les estimations d'âge ont toutes été réalisées par Rémi Chambon puisqu'elles nécessitaient une certaine expérience (compétences acquises par Rémi Chambon et Sébastien Dugravot dans le cadre d'une formation bagueur spécialiste de l'espèce, encadrée par le C.R.B.P.O.). A noter que selon l'état de l'oiseau, certaines estimations et certains prélèvements n'ont pas pu être effectués, ou doivent être considérés comme non-exploitable. Ces données ont alors été écartées des analyses. Les effectifs liés aux descriptions des données et résultats présentés seront donc fluctuants et systématiquement spécifiés.

5.2. Contenu qualitatif des gésiers

5.2.1. Tri du contenu en taxons alimentaires

Les éléments présents dans les gésiers présentaient un état de dégradation variable, lié aux types de proies ingérées et à la durée écoulée entre la prise alimentaire et le prélèvement des oiseaux. Ces éléments ont été triés pour chaque gésier (**Figure 33**), et regroupés dans des catégories taxonomiques relativement larges (taxons alimentaires) pour permettre la comparaison du contenu entre gésiers, lorsque leur état le permettait. Concernant les proies animales, le niveau taxonomique le plus bas utilisé était celui de l'ordre (uniquement pour les insectes). Enfin, pour chaque gésier, les proies de bonne qualité (entières et non-digérées) ont été prélevées comme échantillons, et stockées au congélateur, pour les analyses isotopiques.

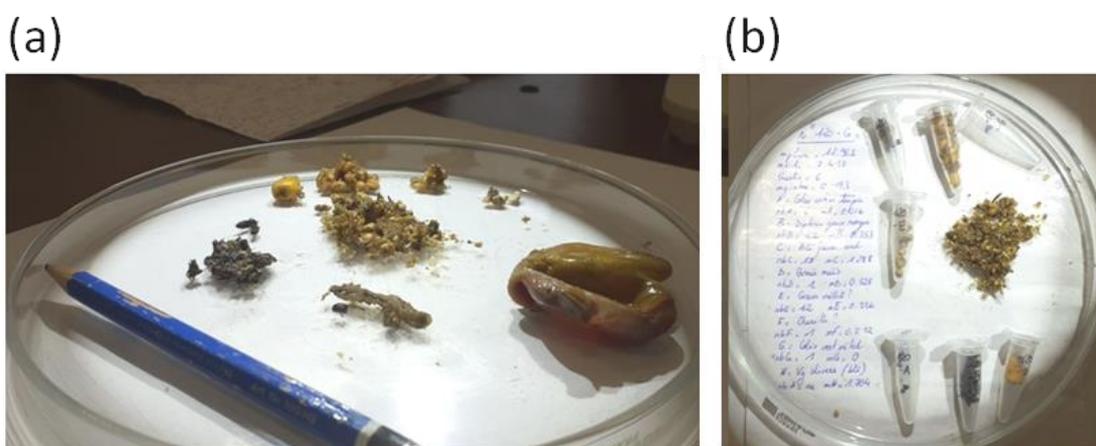


Figure 33. Photographie (a) d'un gésier vidé, avec tri de différents types de contenu, et (b) dont certains types de contenus ont été échantillonnés pour les analyses isotopiques ultérieures.

5.2.2. Analyse du contenu

L'occurrence dans les gésiers des principaux taxons alimentaires considérés a été analysée. Cette information de présence a été jugée comme étant la plus pertinente dans le cadre d'une approche analytique qualitative des régimes alimentaires, et dans un contexte pour lequel la numération au sein de chaque taxon alimentaire était particulièrement difficile et hétérogène dans sa réalisation. A noter que le contenu d'un gésier demeure une image ponctuelle résultante d'un ou plusieurs évènement(s) de recherche alimentaire. Le **Tableau 12** présente la synthèse descriptive de cette occurrence (en pourcentages de gésiers) pour les jeunes, les immatures, et les adultes, prélevés pendant la période de reproduction 2020 (incluant la phase post-envol pour les jeunes) et durant l'hiver 2020/2021. La distinction de ces trois catégories d'âge a permis d'explorer l'image moyenne du contenu du gésier pour l'ensemble des classes d'âge de la population (jeunes, immatures, et adultes), à différents moments du cycle annuel. De plus, la distinction des jeunes était nécessaire puisque leur méthode de prélèvement (piégeage) limitait la qualité de la comparaison du contenu de gésier avec les autres individus (nourriture d'appât ingérée en cage et niveau de digestion plus avancé dû au temps écoulé entre la mise à mort des individus et la dernière prise alimentaire). Toutefois, même si les données obtenues pour les jeunes individus doivent être considérées comme potentiellement biaisées et ainsi moins représentatives (particulièrement concernant l'absence de certains taxons alimentaires en raison d'une plausible dégradation plus avancée), elles demeurent informatives dans le cadre de l'étude. Sur la base du **Tableau 12**, quelle que soit leur catégorie d'âge, les individus semblent globalement consommer les mêmes taxons alimentaires pendant la période de reproduction, avec un patron d'occurrence toutefois différent selon le taxon pour les jeunes individus. En hiver, l'occurrence de grains de maïs est particulièrement importante chez les jeunes et les adultes. Une occurrence non-négligeable de graines de sarrasin est également décrite pour ces classes d'âge durant cette période.

En complément, une détermination plus poussée de certaines proies a permis de préciser certains taxons alimentaires (toutes classes d'âge confondues) :

- Vertébrés : poils et rares petits fragments d'os (dont potentiellement un fragment de bec),
- Arachnides : araignées, principalement de la famille des Lycosidae,
- Coléoptères : principalement du genre *Aphodius* (Coléoptères Scarabéidés coprophages exploitant les bouses de vaches – bousiers), puis taupins, et staphylins moins fréquemment pour les adultes; et principalement tipules, puis taupins, et syrphes moins fréquemment pour les larves,
- Hémiptères : uniquement des punaises,
- Diptères : principalement des mouches,
- Hyménoptères : principalement des fourmis (souvent très nombreuses ; de la sous-famille des Myrmicinae).

Tableau 12. Description de l'occurrence des principaux taxons alimentaires considérés dans les gésiers analysés, en distinguant les jeunes (1A), les immatures (2A), et les adultes (+2A). Le pourcentage de gésiers non-vides, contenant des gastrolithes (petites pierres généralement < 3 mm ici, favorisant le broyage des aliments), et comprenant au moins un individu d'un taxon alimentaire particulier est donné pour chaque période de prélèvement et pour chaque catégorie d'âge (exemple de lecture : 45% des gésiers d'adultes et prélevés en période de reproduction contenait au moins un grain de maïs). Les effectifs considérés par période et catégorie d'âge sont donnés. En hiver (décembre), les individus ayant l'aspect d'immatures ont été considérés comme des jeunes (1A) puisqu'ils étaient encore dans leur première année civile, et les oiseaux à l'aspect adulte (+2A) pouvaient être des immatures en fin de leur deuxième année civile (mue effectuée).

Taxon alimentaire	Occurrence (% de gésiers)				
	Reproduction			Hivernage	
	1A (n = 45)	2A (n = 66)	+2A (n = 124)	1A (n = 12)	+2A (n = 27)
(Non-vides)	87	94	94	100	100
(Gastrolithes)	64	82	87	100	100
Végétaux	71	89	86	100	100
Maïs (grain)	7	39	45	92	96
Blé/Orge (grain)	20	24	31	8	0
Sarrasin (graine)	0	2	1	58	33
Animaux	49	85	77	42	78
Vertébrés	0	8	6	0	0
Gastéropodes	2	9	8	0	0
Arthropodes	49	83	74	42	78
Malacostracés	0	2	0	0	0
Arachnides	0	5	0	0	11
Myriapodes	0	0	1	0	0
Insectes	49	83	74	42	74
Larves	4	32	21	0	7
Adultes	49	83	74	42	74
Coléoptères	33	70	57	17	48
Hémiptères	0	2	2	0	0
Diptères	11	5	6	8	0
Hyménoptères	7	6	7	8	15

Par ailleurs, la structuration des données d'occurrence par deux facteurs candidats (âge et sexe) a été testée par modélisation afin de mettre en évidence une potentielle influence de ces facteurs sur le régime alimentaire des individus. En raison des limites associées au prélèvement des jeunes individus, mentionnées précédemment, et en raison du relatif faible effectif d'individus prélevés en hiver, ces analyses ont été réalisées en considérant uniquement les individus immatures et adultes, prélevés durant la période de reproduction. Plus spécifiquement, l'âge et le sexe sont des caractéristiques intrinsèques connues pour influencer le comportement (au sens large) des individus dans une population donnée, notamment chez les oiseaux. En effet, les besoins, l'expérience et l'efficacité des individus en termes de recherche alimentaire peuvent varier selon les catégories d'individus considérées, en particulier durant la période de reproduction. Ainsi, l'effet de ces deux facteurs (âge et sexe) a été testé sur la probabilité de présence dans un gésier d'au moins un item de type (i) végétal, (ii) animal, (iii) végétal et animal (co-occurrence), (iv) grain de maïs, (v) grain de blé/orge, (vi) arthropode, et (vii) insecte.

Pour cela, les données relatives à 177 gésiers ont été mobilisées. La répartition des individus dans les catégories d'âge et de sexe a été considérée comme raisonnable pour effectuer les analyses (immatures : 30 mâles et 32 femelles ; adultes : 68 mâles et 47 femelles). Concernant le choix des occurrences étudiées, seuls les taxons alimentaires trouvés dans un nombre jugé suffisamment important de gésiers et présentant une distribution acceptable entre les différentes catégories d'âge et de sexe ont été considérés. Pour réaliser ces analyses, plusieurs modèles ont été construits, à raison d'un modèle par type d'occurrence considéré (variable réponse ; exemple : un modèle concernant l'occurrence d'au moins un arthropode). Chaque modèle incluait l'effet de la classe d'âge et du sexe (variables explicatives), ainsi que leur interaction. Des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM, distribution d'erreur binomiale et fonction lien logit ; conditions de validités vérifiées pour chaque modèle) ont été utilisés. L'identité du site de prélèvement a été incluse comme variable à effet aléatoire (6 niveaux, entre 10 et 47 répétitions par niveau) afin de tenir compte du potentiel biais lié au prélèvement (comme synthèse d'un contexte spatio-temporel global) dans l'estimation de l'effet des variables explicatives. Une approche par test d'effet a été adoptée. L'effet de chacune de ces variables explicatives, y compris leur interaction, sur les probabilités d'occurrence explorées ont été testés (tests de type II ; package R « car »), avec un seuil de significativité fixé à 5%. Enfin, pour chaque modèle, la variance expliquée a été calculée (pseudo-R² marginal : facteurs à effet fixe uniquement ; pseudo-R² conditionnel : facteurs à effet fixe et aléatoire ; package R « MuMin »). Ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R version 4.0.2, et les résultats sont présentés dans le **Tableau 13**.

Aucun effet significatif de l'âge ou du sexe n'a été mis en évidence sur l'occurrence des différents taxons alimentaires considérés, dans les gésiers de Choucas des tours, pour l'échantillon d'oiseaux étudié (**Tableau 13**). Bien que non-nulle, la variance expliquée par le facteur aléatoire (effet site) était particulièrement limitée (**Tableau 13**).

Tableau 13. Résultat des tests d'effets appliqués sur les modèles (GLMMs) visant à estimer la probabilité d'occurrence (ou de co-occurrence dans un cas) de certains taxons alimentaires en fonction de l'âge (deux classes d'âge : immatures et adultes) et du sexe (mâle et femelle). Pour chaque modèle, 177 gésiers étaient considérés au total. Pour chaque taxon alimentaire (variable réponse), un modèle unique et complet incluant l'effet de chacune des deux variables explicatives (Age, Sexe), et leur interaction (Age:Sexe), a été construit. Pour chaque modèle, les valeurs globales de pseudo-R² marginal et conditionnel sont fournies.

Variable réponse	Effet	χ^2	ddl	p-valeur	Pseudo-R ² marginal	Pseudo-R ² conditionnel
Végétaux	Age	0.31	1	0.58	0.01	0.07
	Sexe	0.52	1	0.47		
	Age:Sexe	1.26	1	0.26		
Animaux	Age	1.13	1	0.29	0.01	0.03
	Sexe	0.57	1	0.45		
	Age:Sexe	0.37	1	0.54		
Végétaux et Animaux	Age	0.41	1	0.52	0.01	0.05
	Sexe	0.64	1	0.43		
	Age:Sexe	0.08	1	0.77		
Maïs	Age	0.45	1	0.50	0.01	0.09
	Sexe	0.12	1	0.72		
	Age:Sexe	0.12	1	0.73		
Blé/Orge	Age	0.85	1	0.36	0.01	0.05
	Sexe	0.62	1	0.43		
	Age:Sexe	0.17	1	0.68		
Arthropodes	Age	1.16	1	0.28	0.02	0.04
	Sexe	0.74	1	0.39		
	Age:Sexe	1.16	1	0.28		
Insectes	Age	1.10	1	0.29	0.01	0.01
	Sexe	0.03	1	0.86		
	Age:Sexe	0.14	1	0.71		

5.3. Analyses isotopiques sur tissu musculaire

L'isotopie stable du C (carbone) et N (azote) du muscle des individus est une technique d'analyse indirecte permettant d'intégrer environ un mois à un mois et demi de régime alimentaire et notamment de discriminer la signature de différentes catégories de proies. Cette approche permet donc de connaître la contribution relative (sous forme de proportion) de ces catégories de proies au régime alimentaire des individus étudiés (Inger & Bearhop, 2008).

5.3.1. Echantillons et préparation

Parmi les échantillons de muscle prélevés, 219 ont été sélectionnés pour les analyses isotopiques (jeunes : 43 individus de sexe indéterminé ; immatures : 28 mâles et 33 femelles ; adultes : 68 mâles et 47 femelles). Ce choix s'est basé sur la disponibilité en informations concernant l'âge et le sexe pour les individus pour lesquels un prélèvement musculaire a pu être réalisé. Ces échantillons ont été lyophilisés et broyés (réduction en une poudre homogène). Pour chacun d'entre eux, une masse

précise (0.233 à 1.356 mg, moyenne \pm écart-type = 0.559 ± 0.227 mg) a ensuite été encapsulée dans une capsule en étain.

Concernant les proies, des échantillons relatifs à onze catégories de proies ont été sélectionnés dans un premier temps (par catégorie : 2 à 5 échantillons, moyenne \pm écart-type = 4.3 ± 1.1 échantillons) : maïs, millets, lentilles, blés/orges, sarrasins, petits pois, fourmis (de la sous-famille des Myrmicinae, Hyménoptères Formicidés), bousiers (insectes coprophages du genre *Aphodius*, Coléoptères Scarabéidés), carabes prédateurs (du genre *Bembidion*, Coléoptères Carabidés), araignées (de la famille des Lycosidae, Aranéides), et mouches (sous-ordre des Brachycères). Un échantillon végétal correspondait alors à un grain entier, et un échantillon animal correspondait à un individu entier. Pour les animaux, tous arthropodes, les échantillons concernaient le stade adulte uniquement, en raison notamment de la dégradation trop avancée des larves. Le choix des catégories de proies visait à couvrir un panel diversifié de proies potentielles, et a été défini sur la base de l'occurrence des taxons alimentaires dans les gésiers, précédemment décrite, et de la disponibilité des échantillons. La majorité des échantillons pour chaque catégorie provenait directement des gésiers (seules les proies entières et non-digérées étaient concernées), le reste ayant été collecté dans la partie sud du Finistère durant la période de reproduction de 2020 par la pose de plusieurs pièges Barber en prairie et en culture de maïs. Les échantillons ont été lavés, et de façon analogue aux muscles, ils ont été lyophilisés, broyés et encapsulés (0.147 à 1.451 mg, moyenne \pm écart-type = 0.757 ± 0.323 mg).

La préparation des échantillons (lyophilisation, broyage et encapsulation) a été réalisée par Rémi Chambon à la station marine de Dinard (CRESCO – MNHN). Les capsules ont ensuite été envoyées au laboratoire LIENSs de La Rochelle où elles ont été analysées au spectromètre de masse (EA-IRMS ; Isoprime, Micromass, UK), pour obtenir leur signature isotopique. Plus spécifiquement, le ratio des isotopes stables de l'azote ^{14}N et ^{15}N (noté $\delta^{15}\text{N}$), et du carbone ^{12}C et ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) ont été analysés, avec la formule $\delta X = (R \text{ échantillon} / R \text{ référence}) - 1) \times 1000$, dans laquelle δX représente soit $\delta^{15}\text{N}$ soit $\delta^{13}\text{C}$ (en ‰), et R représente le ratio $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ ou $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ de l'échantillon et du matériau de référence (azote atmosphérique pour le N, et Pee Dee Belemnite – VDPB – pour le C).

5.3.2. Analyse de la contribution relative des catégories de proies

Des modèles de mélange Bayésiens ont été utilisés afin d'estimer (avec intervalle de confiance à 95%) la contribution moyenne de chaque catégorie de proie considérée à la composition du muscle de Choucas des tours. Pour cela, un modèle a été construit par catégorie d'individus selon leur classe d'âge et leur sexe (pas de distinction selon le sexe pour les jeunes). Au total, 5 catégories d'oiseaux ont été considérées (adultes femelles : n = 47 ; adultes mâles : n = 68 ; immatures femelles : n = 33 ; immatures mâles : n = 28 ; jeunes : n = 43). Certaines catégories de proies ont été regroupées sur la base de leur signature isotopique chevauchante et de leur écologie pour les animaux (plantes en C4 : maïs, millets et lentilles ; araignées et carabes prédateurs : Lycosidae, *Bembidion spp.*). Ainsi, 4 catégories végétales et 4 catégories animales ont été considérées dans les modèles de mélange, qui nécessitent un nombre relativement limité de catégories de proies (plantes en C4 : n = 9 ; blés/orges : n = 5 ; sarrasins : n = 4 ; petits pois : n = 5 ; fourmis : n = 5 ; bousiers : n = 5 ; araignées et carabes prédateurs : n = 9 ; mouches : n = 8). La description des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ pour les catégories d'oiseaux et de proies sont présentées en **Annexe 16** et **Annexe 17**, respectivement. Par ailleurs, le **Tableau 14** fournit une description de la date de prélèvement pour les individus concernés

par cette analyse afin de pouvoir considérer un éventuel effet temporel dans l'interprétation des spectres de contributions relatives obtenus par les modèles de mélange.

Plus spécifiquement, le package R « siar » a été utilisé sous le logiciel R version 4.0.2 pour cette analyse des isotopes stables. La valeur de facteur d'enrichissement trophique (TEF, ‰) moyenne \pm écart-type qui a été utilisée pour chaque niveau trophique était de $2.4 \pm 0.1\text{‰}$ pour les végétaux et de $3.4 \pm 0.1\text{‰}$ pour les animaux concernant le $\delta^{15}\text{N}$, et de $1 \pm 0.1\text{‰}$ pour les végétaux et animaux concernant le $\delta^{13}\text{C}$ (Inger & Bearhop 2008).

La **Figure 34** illustre le résultat de l'estimation de la contribution relative obtenue pour chaque catégorie d'oiseaux (combinaison de classe d'âge et de sexe). Il en ressort que les plantes en C4 ont une contribution marquée chez toutes les catégories d'individus (contribution moyenne d'environ 30%). De plus, le spectre des contributions est particulièrement homogène entre les deux sexes d'une même classe d'âge. Les spectres sont relativement comparables entre immatures et adultes, si ce n'est une contribution relative moyenne plus importante de la catégorie *Aphodius spp.* pour les premiers. Enfin, les jeunes se distinguent en moyenne, notamment par une plus forte contribution des catégories blé/orge et sarrasin, au détriment des arthropodes.

Tableau 14. Description des effectifs prélevés en fonction de la date (exprimée en périodes consécutives de 5 jours) et de la phase approximative correspondante au sein de la période de reproduction à titre indicatif, pour chaque combinaison de classe d'âge (+2A_ : adultes ; 2A_ : immatures ; 1A : jeunes) et de sexe (Fem : de sexe femelle ; Mal : de sexe mâle). Aucun individu pour une combinaison donnée : « - ».

Date	Phase	+2A_Fem	+2A_Mal	2A_Fem	2A_Mal	1A
25/04/2020	Construction du nid / incubation	1	6	4	1	-
30/04/2020	Incubation	-	-	-	-	-
05/05/2020	Incubation	-	-	-	-	-
10/05/2020	Incubation	-	-	-	-	-
15/05/2020	Incubation	-	-	-	-	-
20/05/2020	Incubation / élevage des jeunes	11	20	8	7	-
25/05/2020	Elevage des jeunes	15	10	11	10	-
30/05/2020	Elevage des jeunes	4	8	4	4	-
04/06/2020	Elevage des jeunes	-	-	-	-	-
09/06/2020	Elevage des jeunes	16	24	6	6	-
14/06/2020	Elevage des jeunes	-	-	-	-	-
19/06/2020	Elevage / envol des jeunes	-	-	-	-	-
24/06/2020	Elevage / envol des jeunes	-	-	-	-	-
29/06/2020	Elevage / envol des jeunes	-	-	-	-	-
04/07/2020	Post-envol des jeunes	-	-	-	-	-
09/07/2020	Post-envol des jeunes	-	-	-	-	43

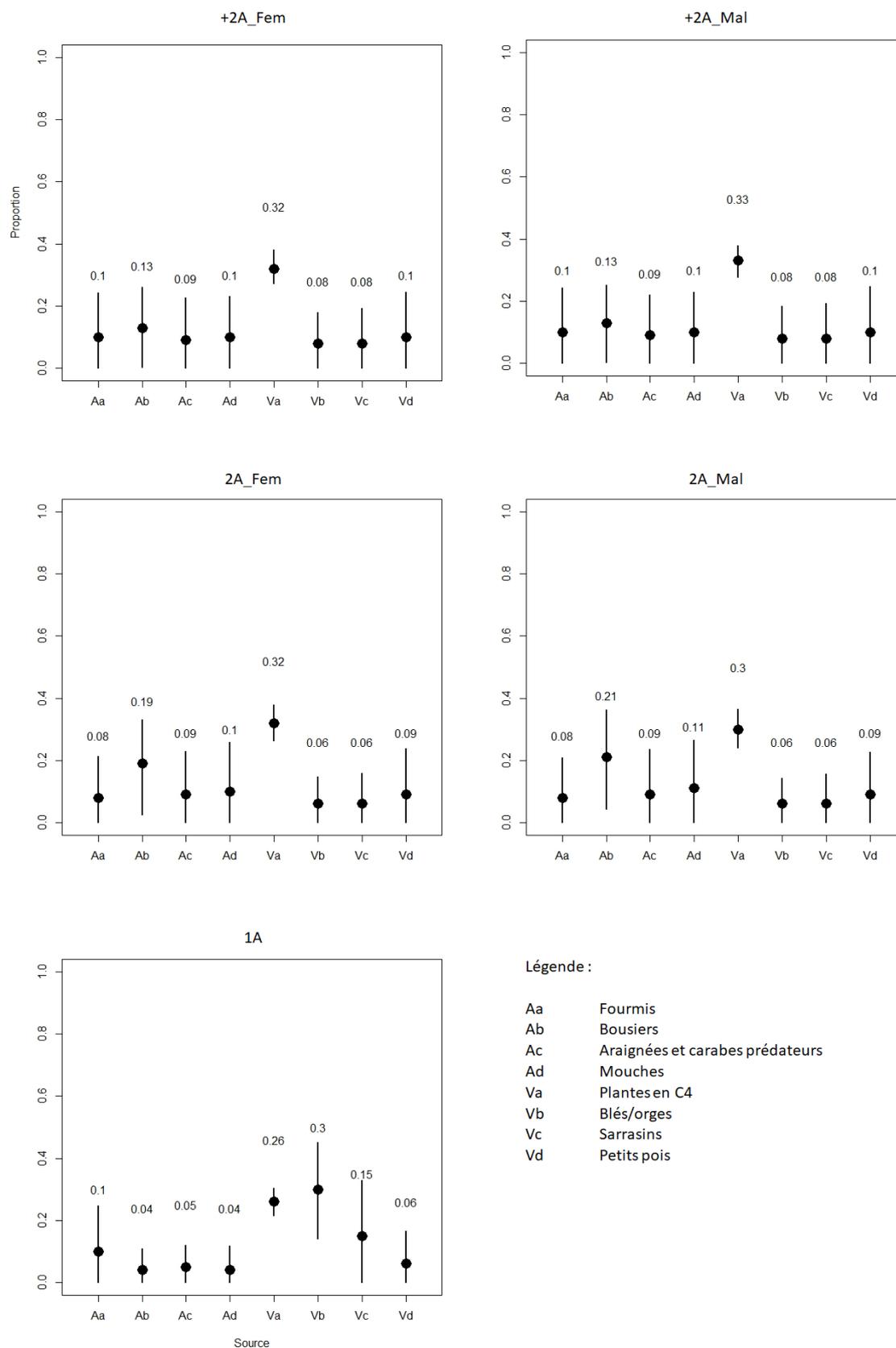


Figure 34. Estimation (moyenne avec intervalle de confiance à 95%) de la contribution relative des différentes sources (catégories de proies) considérées (voir légende) pour chaque combinaison de classe (+2A_ : adultes ; 2A_ : immatures ; 1A : jeunes) et de sexe (Fem : de sexe femelle ; Mal : de sexe mâle), à partir des 5 modèles de mélanges construits.

5.3.3. Description de la niche isotopique par catégorie d'oiseau

Un graphique représentant le cœur de la niche isotopique (proxy du cœur de la niche trophique) associée à chaque catégorie d'oiseaux (combinaison de classe d'âge et de sexe) considérée a été construit en utilisant la surface de l'ellipse standard qui contient 40% des données par catégorie (SEA ; Jackson *et al.*, 2011). De plus, un estimateur de largeur de niche isotopique a été calculé pour chacune de ces catégories, en utilisant une version corrigée de la SEA, adaptée aux tailles d'échantillon restreintes et variables (SEAc ; Jackson *et al.*, 2011). Ces éléments descriptifs permettent ainsi d'évaluer la position des niches isotopiques relatives aux catégories d'oiseaux étudiées, ainsi que leur taille, et leur niveau de recouvrement. Cette approche est alors complémentaire aux analyses précédentes, portant sur l'estimation de la contribution relative des catégories de proies à la composition du muscle de Choucas des tours. Pour cela, le package R « SIBER » a été utilisé sous le logiciel R version 4.0.

La **Figure 35** suggère une homogénéité particulièrement forte de la position et taille de niche isotopique pour les immatures et les adultes, avec un important recouvrement de niche, et relativement peu d'individus présentant un caractère de spécialisation marqué. Quant aux jeunes, ils tendent à avoir une position de niche isotopique légèrement décalée, avec une surface plus restreinte. La mesure corrigée des surfaces de niches (SEAc) confirme ces observations graphiques (adultes femelles : 5.98 ; adultes mâles : 6.29 ; immatures femelles : 4.62 ; immatures mâles : 5.57 ; jeunes : 2.92).

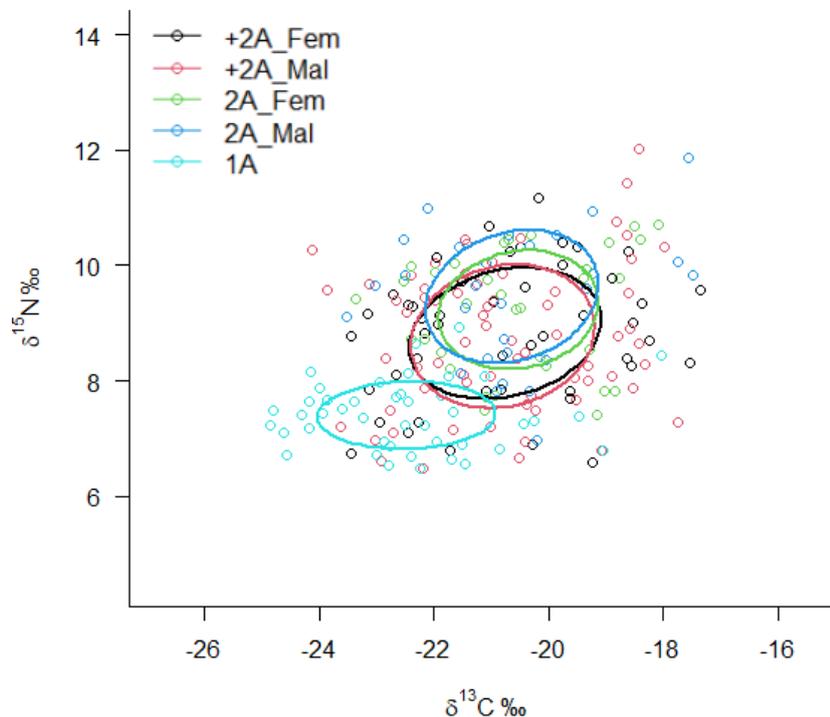


Figure 35. Position isotopique (coordonnées sur axes $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des individus pris en compte pour les analyses isotopiques, et représentation graphique de la niche isotopique (surface de l'ellipse standard - SEA) pour chaque combinaison de classe d'âge (1A : jeunes ; 2A_ : immatures ; +2A_ : adultes) et de sexe (Fem : de sexe femelle ; Mal : de sexe mâle) considérée. Voir la légende sur la figure pour la correspondance des couleurs utilisées.

5.4. Interprétations, limites et perspectives

L'analyse de l'occurrence des catégories de proies dans les gésiers des Choucas des tours étudiés suggère globalement un régime alimentaire omnivore et opportuniste durant la période de reproduction (phase post-envol de quelques semaines incluse) pour l'ensemble de la population, quelque soit la classe d'âge ou de sexe. Un tel régime alimentaire est alors cohérent avec les études menées sur d'autres populations de Choucas des tours (pour exemple : [Cramp & Perrins, 1994](#)). Par ailleurs, ces données suggèrent également une importance marquée du maïs, blé/orge, et des bousiers (inféodés aux pâtures – genre *Aphodius*). De plus, les valeurs de pseudo-R² obtenus pour les modèles d'occurrence ne mettent pas en évidence de variation marquée due au contexte spatio-temporel de prélèvement des individus, appuyant la généralisation des interprétations (au moins à la population finistérienne). Puis, par l'estimation de la contribution relative de différentes catégories de proies, et la représentation des niches, les analyses isotopiques confirment ce patron. Il est à noter que l'importance (environ 30% de contribution au régime alimentaire) des plantes en C4 est très probablement majoritairement représentée par le maïs (notamment sur la base des contenus de gésiers). Les résultats des analyses des données GPS du **Volet II** sont cohérents avec cette tendance opportuniste, puisqu'ils suggèrent notamment l'importance des prairies pour la recherche alimentaire de base, jusqu'à ce que des ressources cultivées complémentaires soient favorables (degré de maturation des grains particulier) et disponibles (semis de maïs, ou grains de blé et d'orge aux alentours de la période de récolte, par exemples).

Pour les immatures, une tendance à une consommation légèrement plus importante de bousiers par rapport aux adultes pourrait être suggérée par les analyses isotopiques (intervalles de confiance toutefois chevauchantes), peut-être en lien avec une recherche alimentaire plus distante des zones urbaines (contrainte de proximité au site de reproduction pour les nicheurs, appuyée par les données GPS du **Volet II**). Pour les jeunes, le spectre de contribution relative se démarque notamment concernant la consommation de blés/orges et de bousiers, estimant la part de végétaux plus importante par rapport aux autres classes d'âges (77% contre une moyenne de 55% pour les immatures et adultes confondus). La tendance de cette catégorie d'oiseaux à se distinguer dans une certaine mesure du reste de la population est également appuyée par la description des niches isotopiques. Toutefois, l'influence potentielle de la période de prélèvement de ces jeunes individus, qui est plus tardive que pour les autres oiseaux et qui se situe aux alentours de la période de récolte du blé et de l'orge, doit être considérée. Les données GPS du **Volet II** ont en effet mis en évidence l'importance des cultures de blé et d'orge pour la recherche alimentaire de mi-juillet à mi-septembre pour l'ensemble des classes d'âge. Par ailleurs, il serait alors intéressant d'analyser la contribution relative des différentes catégories de proies pour ces jeunes oiseaux, sur la base des plumes collectées sur leur cadavre. Cette information complémentaire permettrait de déterminer les proies avec lesquelles les oisillons sont élevés au nid par les adultes, tout en comparant ce spectre de contribution relative avec celui obtenu pour les adultes reproducteurs à la même période.

Ainsi, les données décrites et résultats obtenus par différentes approches pourraient suggérer que la population contribuerait dans son ensemble (sans distinction de catégorie d'âge ou de sexe) aux dégâts sur cultures associés à l'espèce dans la région étudiée, au cours de la saison de reproduction. Cependant, les analyses effectuées ne permettent pas de déterminer la provenance ni le contexte précis de la prise alimentaire concernant les végétaux concernés, et donc d'estimer le niveau de contribution direct des différentes catégories d'oiseaux concernant les dégâts soulevés par

la profession agricole. A titre d'exemple, le maïs réellement ingéré peut être notamment lié à des grains de semis (plausible sur la base des dates de prélèvement des oiseaux immatures et adultes), à des stocks d'ensilage, ou encore à des grains de fourrage fragmentés dans les bouses de vaches en prairies (à noter que l'état de fragmentation d'un grain retrouvé dans un gésier de Choucas des tours peut être lié au processus de digestion).

Ce régime à large spectre semble également maintenu durant la période hivernale. Cependant, l'occurrence de grains de maïs et de graines de sarrasin dans les gésiers est particulièrement élevée. Une étude récente a mis en évidence une disponibilité élevée en grains de maïs après récolte dans les champs, maintenue durant l'hiver, dans la région étudiée (Roullaud, 2021). Cet élément suggère que la culture de maïs, omniprésente en Bretagne, fournit des ressources utiles pour l'ensemble de la population tout au long du cycle annuel, même durant la période hivernale qui est typiquement critique pour les oiseaux en termes de ressources alimentaires disponibles et de survie. Concernant le sarrasin, il serait intéressant d'explorer davantage où les individus se procurent ces graines durant l'hiver. L'analyse isotopique des muscles des individus prélevés en hiver est actuellement en cours, et permettra prochainement de préciser la contribution relative des différentes catégories de proies considérées.

Globalement, plusieurs limites en lien avec les approches mobilisées sont à considérer. Notamment, la digestion variable des aliments selon leur nature n'a pas permis d'obtenir une analyse exhaustive des contenus de gésiers, et par conséquent de prendre en compte des potentielles catégories de proies importantes pour l'analyse des contributions relatives. Toutefois, bien que non-exhaustif, un nombre important de types d'aliments a pu être identifié au cours de la présente étude. Concernant le maïs, certains grains présentaient partiellement un enrobage artificiel. Ce dernier semble toutefois disparaître assez rapidement au cours de la digestion, ne permettant alors globalement pas de déterminer avec certitude la provenance des grains ingérés (semis ou produit, pratique conventionnelle ou biologique). Enfin, concernant les analyses isotopiques, il est à noter que les contributions relatives estimées sont dépendantes du panel de types de sources alimentaires proposées (contrainte d'obtention d'une somme égale à 100% de contribution), et qu'elles pourraient alors varier selon celui-ci.

6. Synthèse conclusive de l'étude

Cette dernière partie de l'étude présente de façon très succincte, et non-exhaustive, les principaux résultats obtenus pour chacun des volets constitutifs de l'étude (**Volet I à III**). Pour plus d'informations concernant les objectifs, méthodes employées, résultats, interprétations, limites, et perspectives, il conviendra de se reporter aux détails présentés au fil du présent rapport. Enfin, une conclusion générale brève sera présentée, en lien avec les apports de l'ensemble de l'étude au regard de la problématique qui l'a initiée.

6.1. Principaux résultats du Volet I

En moyenne (voir dans le texte les limites associées), 23 645, 44 849, 8 346, et 9 007 couples reproducteurs ont été estimés dans les départements des Côtes d'Armor, du Finistère, d'Ille-et-Vilaine, et du Morbihan, sur la base de hameaux et de villes (centres-villes historiques et églises) sélectionnés et prospectés selon une méthode standardisée. Par ailleurs, ces prospections ont pu mettre en évidence une influence de la localisation des villes prospectées et de leur environnement agricole immédiat sur leur patron d'occupation par les couples reproducteurs. Ainsi, la probabilité qu'un centre-ville soit occupé par au moins un couple reproducteur décroît avec la longitude (gradient d'ouest en est), et augmente avec la superficie totale en prairie au voisinage de la ville. La taille de colonie en centre-ville, en cas d'occupation, est quant à elle positivement corrélée à la superficie de ce secteur bâti.

6.2. Principaux résultats du Volet II

Globalement, l'analyse des comportements journaliers de recherche alimentaire d'individus mâles (jeunes, immatures, et adultes reproducteurs) équipés d'un traceur GPS suggère une zone de recherche alimentaire et des déplacements particulièrement restreints (notamment pour les adultes reproducteurs) entre fin-mai et mi-septembre. Sur cette période, les adultes reproducteurs se déplacent à moins de 3 km de leur lieu de nidification présumée pour la recherche alimentaire. L'ensemble des classes d'âge utiliserait les prairies comme base de la recherche alimentaire, dont l'importance serait modulée de façon opportuniste selon la disponibilité en ressources cultivées complémentaires, en cohérence avec l'influence des prairies mentionnées précédemment sur l'occupation des sites de reproduction potentiels.

6.3. Principaux résultats du Volet III

L'ensemble des catégories d'individus, ayant pu être distinguées sur la base de la classe d'âge et du sexe, présente un régime alimentaire de type omnivore opportuniste, avec un spectre de composition particulièrement similaire, et un attrait marqué pour les invertébrés (dont un groupe en particulier, inféodé aux pâtures) et les plantes en C4 (maïs principalement, *a priori*). Ces résultats se basent sur l'analyse du contenu des gésiers et sur la signature isotopique de muscles pectoraux provenant de cadavres d'oiseaux ayant été prélevés (de façon opportuniste) dans le cadre des actions de destruction menées dans le département du Finistère. Ils confirment l'importance des prairies/pâtures dans la recherche alimentaire des individus de la population étudiée, avec l'exploitation temporaire de cultures selon la maturité et l'accessibilité des grains. Il a en particulier

été montré que le maïs était consommé en période hivernale par la majorité des oiseaux étudiés, suggérant une disponibilité anormale (sur champs après récolte, en ensilage, etc.) de cette ressource durant la période critique que représente l'hiver pour la plupart des espèces aviaires, notamment concernant l'acquisition de ressources alimentaires.

6.4. Conclusion générale

Les deux paramètres principaux à la base de la dynamique démographique de la population de Choucas des tours sont d'une part la disponibilité en substrats de nidification et d'autre part la disponibilité en ressources trophiques de qualité. Ces deux facteurs agissent directement sur le nombre d'individus ayant accès à la reproduction, sur la survie des individus, et sur le nombre de jeunes produits par chaque couple. L'ensemble des résultats de l'étude fournissent plus de précision sur ces facteurs. Ils tendent par exemple à souligner l'importance du bâti (notamment du centre-ville des villes) pour la nidification de la population étudiée. De plus, ils mettent en évidence l'importance de l'espace agricole pour sa recherche alimentaire tout au long du cycle annuel, en particulier avec les prairies et certaines cultures (notamment de maïs et blé/orge) au moment du semis, ou avant/pendant/après la récolte (disponibilité *a priori* importante de grains de maïs dans les champs en période hivernale, notamment). Ces résultats sont cohérents avec les dégâts et nuisances reportés en Bretagne, en lien avec la recherche alimentaire et la nidification de l'espèce. Ils soulignent également l'importance actuelle et future possible de la problématique générale, à la base de la présente étude, de part le potentiel important de substrats de nidification encore disponibles et la quantité de nourriture accessible tout au long du cycle annuel, se traduisant par une capacité d'accueil du milieu très probablement non-atteinte au niveau régional et départemental.

Ces éléments confirment la nécessité de trouver des solutions efficaces et pérennes dans le cadre de cette problématique, et alternatives à la destruction d'individus dont la pertinence doit être remise en cause (voir références dans la synthèse bibliographique du présent rapport). De telles solutions doivent alors allier dimensions sociales, économiques, écologiques et éthiques, d'autant plus au regard du statut de protection de l'espèce. Ainsi la mise en place de méthodes de gestion visant à limiter l'expansion de l'espèce en Bretagne impliquera nécessairement et conjointement la limitation de l'accès aux substrats de nidification (obstruction des cheminées à envisager) et aux ressources agricoles autant que possible (limitation des grains de maïs disponibles en hiver dans les champs, limitation de l'accès au tas d'ensilage sur exploitations, assolement selon la distance aux villes, ajustement des méthodes de semis, ou encore diversion par agrainage ciblé durant les périodes de dégâts sur semis relativement courtes, par exemples). Il conviendra également de concentrer les efforts sur des déclarations de dégâts précises et exhaustives afin de permettre de caractériser les dégâts concernés (réellement imputables à l'espèce), et d'explorer rigoureusement des méthodes de gestion pertinentes, alternatives aux destructions d'individus. Des recherches complémentaires devront alors être réalisées dans le futur, sur l'écologie de l'espèce au sens large (la présente étude fournissant un premier socle de connaissances), sur les techniques agricoles visant à limiter l'accès aux ressources alimentaire, et sur la limitation de l'accès aux substrats de nidification potentiels. Un travail concerté de l'ensemble des acteurs concernés sera ainsi indispensable.

La problématique générale abordée est alors un exemple de la façon dont certaines espèces animales sauvages peuvent bénéficier des ressources liées aux activités humaines, et de la nécessité de trouver des leviers d'action agissant à la base des interactions conflictuelles qui en résultent.

7. Annexes des différents volets de l'étude

Annexe 1. Aires à exclure aux tâches bâties utilisées dans l'étude, sur la base de deux couches cartographiques issues de la BDTOPO (version 3.0), dans le cadre de la catégorisation des aires bâties à considérer pour les prospections et pour l'extrapolation agrégée résultant sur l'estimation de la taille de population reproductrice départementale. Voir le texte pour plus de détails.

Couche cartographique	Catégorie à exclure
Zone d'activité ou d'intérêt	Zones industrielles
	Usine de production d'eau potable
	Usine
	Divers industriel
	Station de pompage
	Station d'épuration
	Stades
	Parcs de loisirs
	Hippodrome
	Golf
	Parcs
	Divers commercial
	Déchetterie
	Centrale électrique
	Camping
	Autre équipement sportif
	Aire de détente
	Aire d'accueil des gens du voyage
	Aquaculture
	Parc des expositions
	Parc zoologique
	Champ de tir
	Square
Zone de végétation	<i>Intégralité du contenu de la couche</i>

Annexe 2. Nombre total de hameaux et de villes (Entités) composant chaque département, et superficie départementale cumulée (ha ; Superficie départementale) de ces hameaux et des villes. Pour les villes, la superficie cumulée de chaque ville complète (toutes les tâches bâties complètes de type ville ; Complète) composant chaque département est donnée. Sur la base de cette superficie cumulée, et de la portion que représentent les centres-villes prospectés par rapport à la superficie de la tâche bâtie complète de la ville, la superficie cumulée des centres-villes de l'ensemble des villes composant chaque département est fournie. La superficie départementale cumulée des hameaux et des centres-villes, ainsi que le nombre de villes (à raison d'une église par ville), ont permis de réaliser les extrapolations départementales du nombre de couples reproducteurs, sur la base des prospections effectuées.

Département	Zone	Secteur	Entités	Superficie départementale
Côtes d'Armor	Hameau	-	14 189	38 050.25
	Ville	Complete	378	22 685.20
		Centre-ville	-	1 322.55
Finistère	Hameau	-	13 473	38 727.00
	Ville	Complete	287	28 602.59
		Centre-ville	-	975.35
Ille-et-Vilaine	Hameau	-	14 372	32 814.30
	Ville	Complete	347	20 855.30
		Centre-ville	-	1 253.40
Morbihan	Hameau	-	12 285	36 425.76
	Ville	Complete	257	20 908.01
		Centre-ville	-	825.87

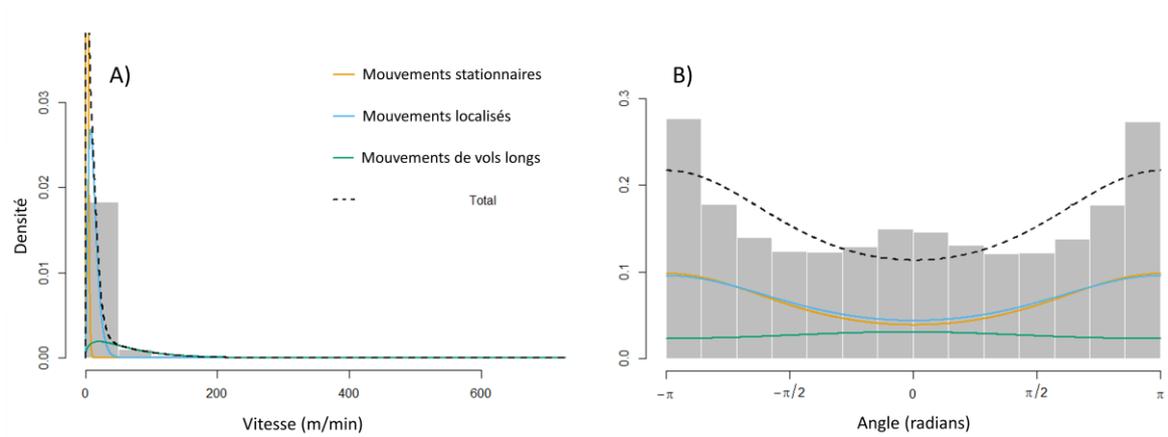
Annexe 3. Estimation du nombre de couples reproducteurs (moyenne, et bornes inférieures et supérieures de l'intervalle de confiance à 95% associé) exprimée en densité à l'hectare (exception pour les églises : effectif par ville pour ce secteur), par zone et secteur bâtis (métropoles et secteur hors-centre des villes exclus) pour chaque département, relatives aux prospections de terrain.

Département	Zone	Secteur	Estimation		
			Inférieure	Moyenne	Supérieure
Côtes d'Armor	Hameau	-	0.06	0.24	0.57
	Ville	Eglise	1.64	3.65	8.23
		Centre-ville	5.15	9.93	17.57
Finistère	Hameau	-	0.40	0.78	1.36
	Ville	Eglise	1.75	3.10	4.61
		Centre-ville	11.22	14.10	16.86
Ille-et-Vilaine	Hameau	-	0.00	0.04	0.12
	Ville	Eglise	1.55	3.11	5.81
		Centre-ville	2.85	4.75	6.87
Morbihan	Hameau	-	0.00	0.06	0.19
	Ville	Eglise	1.05	2.57	7.13
		Centre-ville	4.67	7.46	11.04

Annexe 4. Description (minimum, moyenne \pm écart-type, et maximum) des variables explicatives candidates brutes dont l'effet a été testé sur la variation dans la probabilité de nidification (au moins un couple) et dans la taille de colonie estimée (en cas de nidification) au sein du centre-ville de chaque ville prospectée. Toutes les variables sont des superficies (ha), excepté la coordonnée en longitude (Longitude) et l'indice de diversité paysagère (Indice de Shannon). Toutes ces variables ont été calculées dans une zone tampon d'1 km de large autour de chaque ville. Voir le texte pour plus de détails sur les différentes variables et le processus de modélisation.

Catégorie de variable explicative	Variable explicative	Descripteur		
		Minimum	Moyenne	Maximum
Position géographique et potentiel d'accueil	Longitude	-4.66	-2.85 \pm 0.94	-1.12
	Centre	0.44	2.97 \pm 2.13	12.30
Occupation du sol	Maïs	14.15	144.43 \pm 67.50	338.14
	Blé/Orge	6.48	103.99 \pm 56.75	261.46
	Prairies	28.65	168.32 \pm 88.14	464.89
	Légumes	0.00	2.66 \pm 6.03	43.59
	Forêt/Bois	5.93	108.25 \pm 91.12	508.72
Patches paysagers	Patch paysager A	0.00	110.80 \pm 145.67	725.40
	Patch paysager B	0.00	93.06 \pm 134.63	917.61
	Patch paysager C	0.00	105.40 \pm 113.72	452.60
	Patch paysager D	0.00	134.70 \pm 185.22	756.40
	Patch paysager E	0.00	74.46 \pm 108.13	638.61
	Patch paysager F	0.00	197.96 \pm 212.26	911.41
	Patch paysager G	0.00	12.46 \pm 28.12	179.80
Diversité paysagère	Indice de Shannon	0.22	1.29 \pm 0.14	2.15

Annexe 5. Distribution de A) la vitesse (m/min ; « smoothed speed »), et B) de l'angle (radian ; « spatial angle »), entre localisations consécutives, selon trois états (trois types de comportements : mouvements stationnaires, mouvements localisés, et mouvements de vols longs), résultant du modèle (HMM) retenu pour la segmentation comportementale de trajectoire. La moyenne estimée (\pm écart-type) est la suivante pour la vitesse, respectivement pour ces trois types de comportements : 2.82 (\pm 1.56), 12.44 (\pm 7.55), et 63.98 (\pm 53.23) m/min. La moyenne estimée (avec valeur de concentration) est la suivante pour l'angle, respectivement pour ces trois types de comportements : -3.13 (0.46), -3.13 (0.39), et -0.07 (0.14) radians. Le processus de modélisation s'est basé sur l'ensemble des journées des 29 oiseaux initialement considérés dans l'étude (640 journées individualisées, avant l'étape de sélection relative à l'occurrence d'un comportement de recherche alimentaire au cours de la journée).



Annexe 6. Catégories d'habitats définissant une zone située en dehors de l'espace agricole cultivé tel que défini dans le texte principal du présent rapport. Les libellés initiaux ont permis de construire ces catégories et sont ceux fournis dans la couche cartographique source qui leur est associée. Les libellés initiaux présentés sont uniquement ceux sur lesquels des localisations ont été reportées sur la base de l'ensemble des journées des 29 oiseaux initialement considérés dans l'étude (640 journées individualisées, avant l'étape de sélection relative à l'occurrence d'un comportement de recherche alimentaire au cours de la journée).

Catégorie d'habitat	Libellé initial	Source
Bati	Bâti	CBN
	Autres milieux non-végétalisés	CBN
	Routes	CBN
HabitatAquatique	Plans d'eau, cours d'eau et végétations associées	CBN
VegetationLigneuseDense	Forêts humides	CBN
	Forêts sèches et mésophiles	CBN
	Fourrés humides	CBN
	Fourrés secs et mésophiles	CBN
	Plantations d'arbres à feuilles caduques	CBN
	Plantations d'arbres à feuilles persistantes	CBN
ParcJardin	Parcs et jardins	CBN
HaieTalus	Végétations des haies et talus	CBN

Annexe 7. Catégories de cultures définissant une zone située dans l'espace agricole cultivé tel que défini dans le texte principal du présent rapport. Les libellés initiaux ont permis de construire ces catégories et sont ceux fournis dans la couche cartographique source qui leur est associée. Les libellés initiaux présentés sont uniquement ceux sur lesquels des localisations ont été reportées sur la base de l'ensemble des journées des 29 oiseaux initialement considérés dans l'étude (640 journées individualisées, avant l'étape de sélection relative à l'occurrence d'un comportement de recherche alimentaire au cours de la journée). Ces libellés ont été traités comme différentes cultures (différents types de cultures).

Catégorie de cultures	Culture (type)	Libellé initial	Source
SurfaceEnherbée	BordureChamps	BOR	RPG
	BandeTampon	BTA	RPG
	Fétuque	FET	RPG
	AutreFourragère	FSG	RPG
	AutreLuzerne	LUZ	RPG
	Mélange	MLG	RPG
	PrairiePermanente	PPH	RPG
	PrairiePermanente	Prairie permanente	ASP
	Prairie/Pelouse(Humide)	Prairies et pelouses humides (hors marais salés)	CBN
	Prairie/Pelouse(sèche)	Prairies et pelouses sèches et mésophiles (hors dunes)	CBN
	PrairieRotationLongue	PRL	RPG
	AutrePrairieTemporaire	PTR	RPG
	Ray-grass	RGA	RPG
	TerrassementPartiel(ex-prairie)	Terrassement lotissement (ex-prairie)	RPG
SurfaceVégétaliséeLibre	Jachère(max5ans)	J5M	RPG
	Jachère(>5ans)	J6P	RPG
	Jachère(>5ans)	J6S	RPG
	TemporairementInexploitée	SNE	RPG
Céréale	Avoine(Hiver)	AVH	RPG
	BléTendre(Hiver)	BTH	RPG
	BléTendre(Printemps)	BTP	RPG
	Colza(Hiver)	CZH	RPG
	MélangeCéréales	MCR	RPG
	MaïsEnsilage	MIE	RPG
	Maïs	MS	RPG
	Orge(Hiver)	ORH	RPG
	Orge(Printemps)	ORP	RPG
	Triticale(Hiver)	TTH	RPG
Maraichage/Aromatique	Carotte	CAR	RPG
	Chou	CHU	RPG
	AutreLégume	FLA	RPG
	Haricot/Flageolet	HAR	RPG
	Pois	PPO	RPG
	Pois(Printemps)	PSR	RPG
	Persil	PSL	RPG
	PommeTerre	PTC	RPG

Annexe 8. Distribution du nombre de journées conservées (fréquence d'acquisition GPS : 1 localisation toutes les 5 minutes) pour les analyses liées à l'utilisation de l'espace agricole, durant les 5 périodes étudiées (aucune journée pour une période donnée : « - »), pour chaque oiseau, avec précision de la classe d'âge en 2021, et de l'année de capture initiale. Au total, 93 984 localisations, 606 journées individualisées, et 27 oiseaux dont 13 adultes *a priori* mâles et reproducteurs (+2A), 10 immatures (2A), et 4 jeunes (1A). Pour chaque période, deux séquences d'acquisition successives ont été regroupées. La variation du nombre de journées conservées par individu et période dépendait du niveau de charge des batteries (séquences d'acquisition fréquemment < 6 jours consécutifs) et du comportement des oiseaux (retour en cages-pièges, et mortalité potentielle : individu 14 par exemple). Pour les adultes reproducteurs, la ville au sein de laquelle la nidification présumée a été estimée est spécifiée. L'individu 14 n'a pas été inclus dans les modèles considérant les 3 classes d'âge et uniquement les 3 dernières périodes (P3 à P5).

Age	ID	Capture	P1	P2	P3	P4	P5	Total	Ville de nidification
+2A	1	2021	6	5	9	11	6	37	Riec-Sur-Bélon
	2	2021	5	5	6	8	6	30	Riec-Sur-Bélon
	3	2021	3	1	6	8	3	21	Quimperlé
	4	2021	5	3	10	11	6	35	Riec-Sur-Bélon
	5	2021	5	3	6	8	4	26	Riec-Sur-Bélon
	6	2021	2	-	1	7	-	10	Riec-Sur-Bélon
	7	2021	1	7	6	-	-	14	Riec-Sur-Bélon
	8	2021	2	4	9	8	3	26	Riec-Sur-Bélon
	9	2021	8	7	6	7	3	31	Riec-Sur-Bélon
	10	2021	1	4	3	5	2	15	Moëlan-Sur-Mer
	11	2021	3	2	2	6	2	15	Riec-Sur-Bélon
	12	2021	4	1	8	9	7	29	Riec-Sur-Bélon
	13	2021	3	6	5	11	6	31	Riec-Sur-Bélon
2A	14	2020	15	5	-	-	-	20	-
	15	2021	8	5	9	4	6	32	-
	16	2021	3	4	5	-	-	12	-
	17	2021	-	-	2	3	1	6	-
	18	2021	3	1	2	4	6	16	-
	19	2021	-	7	8	11	5	31	-
	20	2021	3	1	5	7	3	19	-
	21	2021	2	1	8	3	5	19	-
	22	2021	6	3	7	11	6	33	-
	23	2021	7	8	8	11	7	41	-
1A	24	2021	-	-	5	7	5	17	-
	25	2021	-	-	3	3	5	11	-
	26	2021	-	-	5	4	-	9	-
	27	2021	-	-	6	8	6	20	-

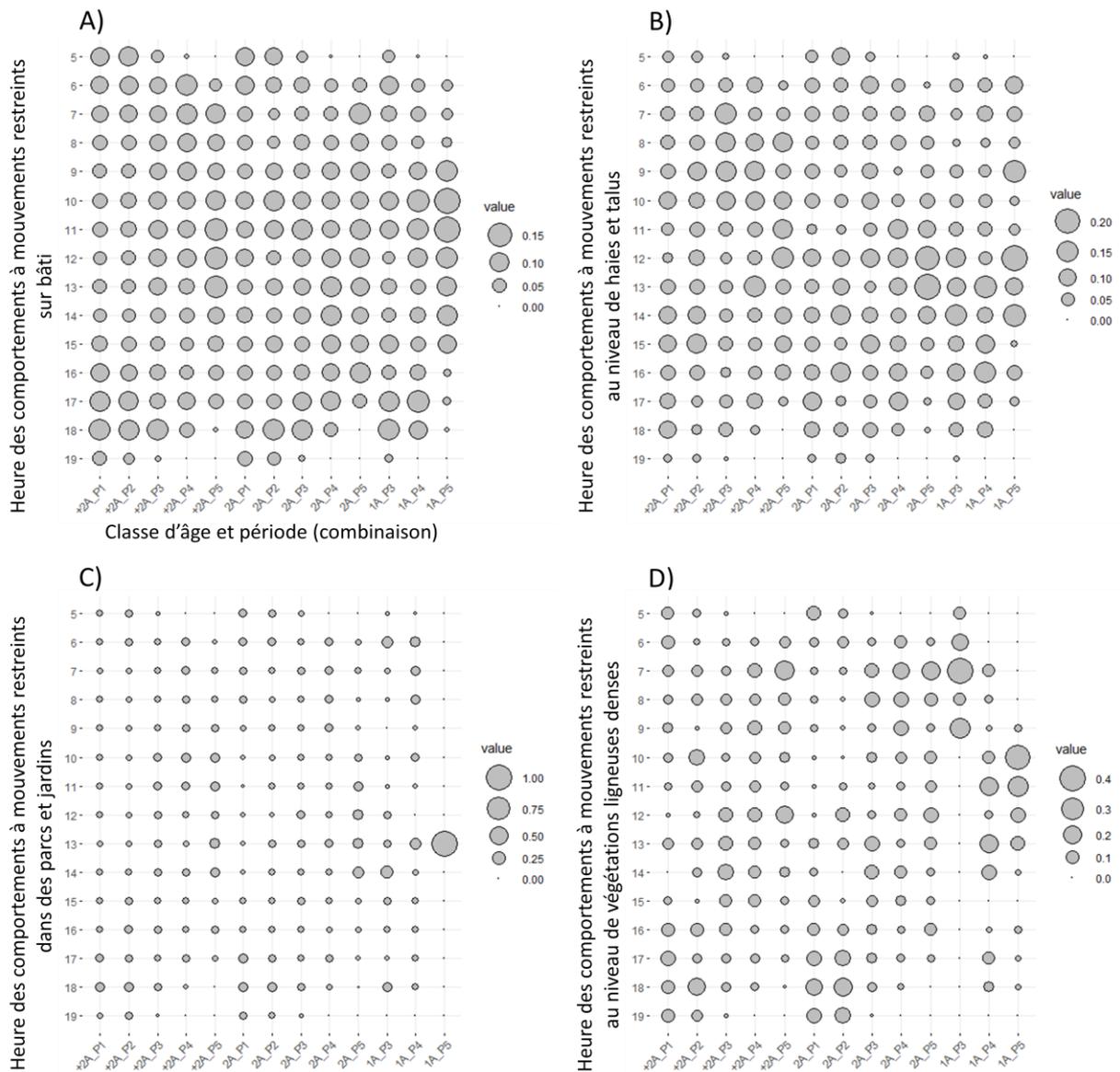
Annexe 9. Estimation (prédiction) moyenne (en gras) avec IC95% (en-dessous) pour chaque catégorie d'oiseau (combinaison liée à la classe d'âge et à la période), tenant compte de l'ensemble des effets significatifs associés à chaque modèle considéré dans les analyses relatives à l'utilisation de l'habitat. Voir le texte pour plus de détails.

Catégorie d'oiseau	Modèle												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
+2A_P1	9.59	-	0.38	-	0.66	269.15	-	374.87	-	23.87	-	2.62	-
	5.72-16.06	-	0.23-0.64	-	0.54-0.79	215.30-323.01	-	278.19-505.14	-	16.74-34.01	-	2.24-3.05	-
+2A_P2	25.43	-	0.48	-	1.00	320.28	-	329.48	-	43.94	-	3.08	-
	15.26-42.38	-	0.29-0.82	-	0.83-1.20	266.15-374.40	-	244.17-444.59	-	30.81-62.65	-	2.64-3.58	-
+2A_P3	15.13	15.17	2.40	2.19	1.79	232.07	229.60	119.15	107.83	130.13	139.83	3.62	3.59
	9.29-24.66	10.06-22.86	1.46-3.93	1.38-3.46	1.52-2.09	183.12-281.03	183.84-257.33	91.24-155.60	82.14-141.56	98.66-171.65	107.86-181.27	3.19-4.11	3.07-4.20
+2A_P4	22.87	23.37	2.45	2.41	1.75	287.99	297.52	58.79	61.90	232.00	258.37	3.99	3.86
	14.20-36.84	15.68-34.84	1.50-3.99	1.53-3.79	1.51-2.02	241.07-334.91	253.14-341.90	45.58-75.83	47.39-80.85	177.99-302.39	203.85-327.46	3.54-4.49	3.35-4.46
+2A_P5	19.91	21.39	0.84	0.94	0.89	225.64	237.16	117.51	117.25	143.99	144.86	3.82	3.44
	11.98-33.08	13.95-32.80	0.50-1.41	0.58-1.53	0.74-1.08	171.49-279.79	187.49-286.83	86.98-158.76	87.78-156.62	104.00-199.37	105.13-199.60	3.32-4.39	2.86-4.14
2A_P1	20.37	-	1.88	-	-	376.84	-	388.64	-	23.87	-	2.62	-
	11.55-35.92	-	1.04-3.40	-	-	316.51-437.16	-	278.54-542.26	-	16.74-34.01	-	2.24-3.05	-
2A_P2	54.04	-	3.12	-	-	436.83	-	419.74	-	43.94	-	3.08	-
	30.34-96.26	-	1.72-5.67	-	-	373.85-499.81	-	296.08-595.05	-	30.81-62.65	-	2.64-3.58	-
2A_P3	32.16	25.44	3.03	3.03	-	297.32	292.75	217.99	237.33	130.13	108.73	3.62	3.63
	48.57-55.69	15.71-41.21	1.71-5.35	1.74-5.26	-	240.26-354.38	237.88-347.63	159.13-298.61	171.42-328.57	98.66-171.65	79.83-148.08	3.19-4.11	3.01-4.38
2A_P4	48.59	39.2	3.42	3.52	-	278.51	283.37	140.25	136.24	232	177.26	3.99	4.12
	27.97-84.40	24.05-63.90	1.93-6.06	2.02-6.15	-	220.88-336.15	227.67-339.07	101.99-192.86	98.45-188.54	177.99-302.39	127.11-247.20	3.54-4.49	3.43-4.96
2A_P5	42.30	35.89	2.67	2.44	-	347.96	343.04	279.17	258.06	143.99	141.8	3.82	4.27
	23.96-74.66	21.75-59.22	1.47-4.85	1.38-4.33	-	286.66-409.26	284.84-401.23	198.51-392.62	184.81-360.34	104.00-199.37	99.62-201.84	3.32-4.39	3.50-5.21
1A_P3	-	64.8	-	0.94	-	-	298.92	-	394.02	-	6.09	-	3.73
	-	31.82-131.96	-	0.41-2.16	-	-	214.49-383.36	-	246.98-628.62	-	3.59-10.35	-	2.78-5.00
1A_P4	-	99.85	-	2.69	-	-	310.53	-	226.19	-	120.17	-	5.95
	-	49.06-203.22	-	1.16-6.22	-	-	227.54-393.52	-	142.38-359.34	-	74.53-193.76	-	54.63-7.65
1A_P5	-	91.41	-	2.82	-	-	352.48	-	428.45	-	201.62	-	6.81
	-	44.67-187.06	-	1.20-6.67	-	-	264.10-440.87	-	265.57-691.22	-	117.17-346.94	-	5.22-8.89

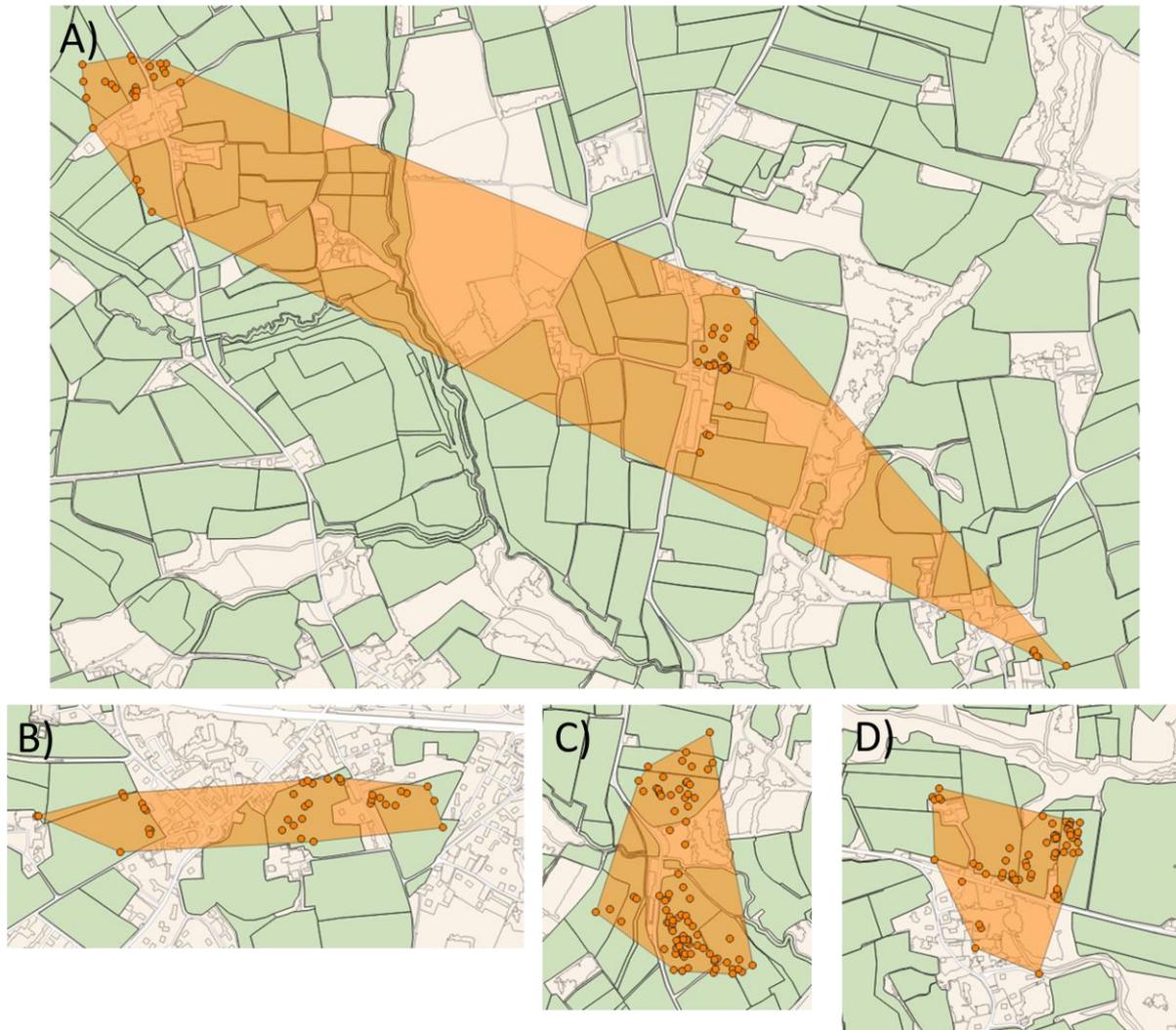
Annexe 10. Estimation moyenne (en gras) avec erreur standard (en-dessous) de la durée totale journalière (minutes) passée par un individu au sein de différentes catégories d'habitat hors espace agricole cultivé, pour différentes catégories d'oiseaux (combinaisons liées à la classe d'âge et la période étudiée). Pour chaque journée de chaque individu, le nombre de localisations à mouvements stationnaires et limités, et spatialement associées à chacune de ces catégories d'habitat ont été sommées et multipliées par 5 minutes (durée entre chaque localisation GPS, pour rappel). Les estimateurs présentés ici à titre informatif sont basés sur les 606 journées individualisées considérées dans les analyses relatives aux patrons individuels journaliers de recherche alimentaire (relatives à 27 individus), et ne tiennent pas compte de l'influence potentielle de l'identité des oiseaux. Classe d'âge : +2A (adultes reproducteurs), 2A (immatures), 1A (jeunes). Période : P1 à P5. Description exploratoire, fournie à titre indicatif. Durant la fin de la période d'élevage des jeunes (période P1 principalement), les immatures utilisent des aires bâties de façon moins centralisée (pas de site de nidification *a priori*), et plus d'aires bâties différentes que les adultes reproducteurs, avec plus d'aires bâties rurales (hameaux).

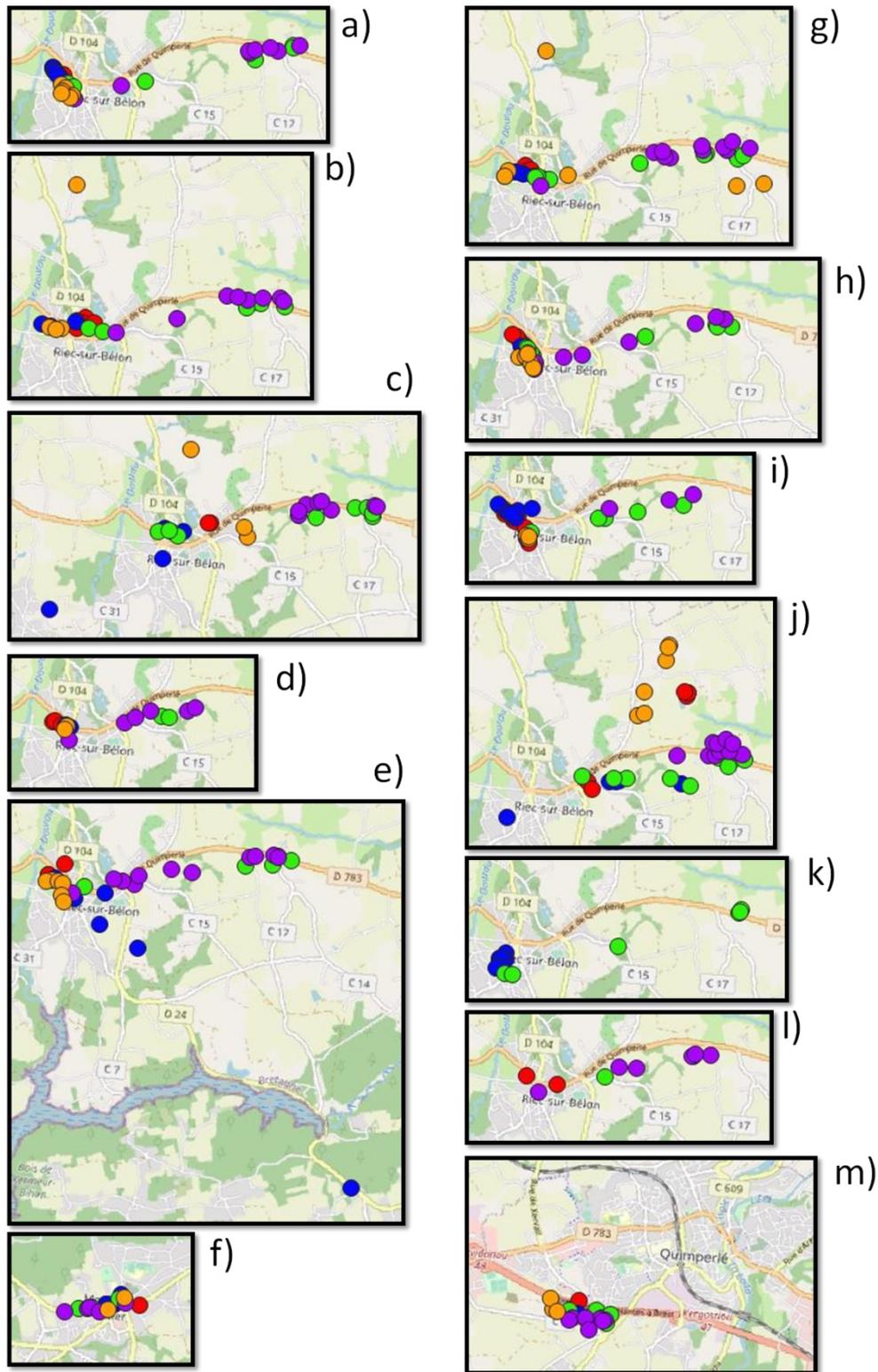
Catégorie d'oiseau	Catégorie d'habitat (hors espace agricole cultivé)			
	Bâti	Haies et talus	Parcs et jardins	Végétation ligneuse dense
+2A_P1	137.92	57.60	84.48	24.06
	16.21	7.98	10.86	7.84
+2A_P2	160.83	58.44	146.56	13.02
	15.25	5.34	12.52	3.92
+2A_P3	191.75	37.86	142.40	66.88
	11.98	4.05	8.95	7.25
+2A_P4	147.32	14.60	110.81	58.49
	11.85	1.49	6.05	5.25
+2A_P5	127.40	31.56	129.77	19.17
	14.90	4.49	10.17	4.00
2A_P1	148.13	55.52	60.63	50.73
	24.94	12.44	12.93	11.71
2A_P2	110.00	34.14	81.57	23.57
	15.55	5.69	11.30	7.68
2A_P3	196.54	35.77	105.10	23.37
	20.93	4.72	12.28	5.60
2A_P4	173.61	20.93	74.54	30.56
	20.90	3.37	8.41	6.79
2A_P5	54.62	26.03	58.85	19.10
	7.90	3.85	9.15	6.14
1A_P3	222.75	53.75	21.00	3.00
	15.52	6.12	4.38	1.11
1A_P4	157.50	63.18	16.36	10.68
	21.50	7.07	6.26	3.36
1A_P5	69.06	22.81	0.63	18.75
	16.82	3.42	0.63	7.31

Annexe 11. Distribution de la proportion (chaque disque représente un pourcentage) du nombre cumulé de localisations à mouvements restreints (localisations liées à un mouvement de vol exclues), hors espace agricole cultivé, A) sur bâti, B) au niveau de haies et talus, C) dans des parcs et jardins, et D) au niveau de végétations ligneuses denses, selon l'heure (catégories d'heure allant de 5 h 00 à 19 h 59), et pour chaque combinaison de classe d'âge (+2A_ : adultes reproducteurs ; 2A_ : immatures ; 1A : jeunes) et période (P1 à P5). Proportions calculées sur la base des 606 journées individuelles considérées dans les analyses relatives aux patrons individuels journaliers de recherche alimentaire (relatives à 27 individus). Pour chaque colonne (combinaison selon l'âge et la période), la somme est égale à 100%. Description exploratoire, fournie à titre indicatif.

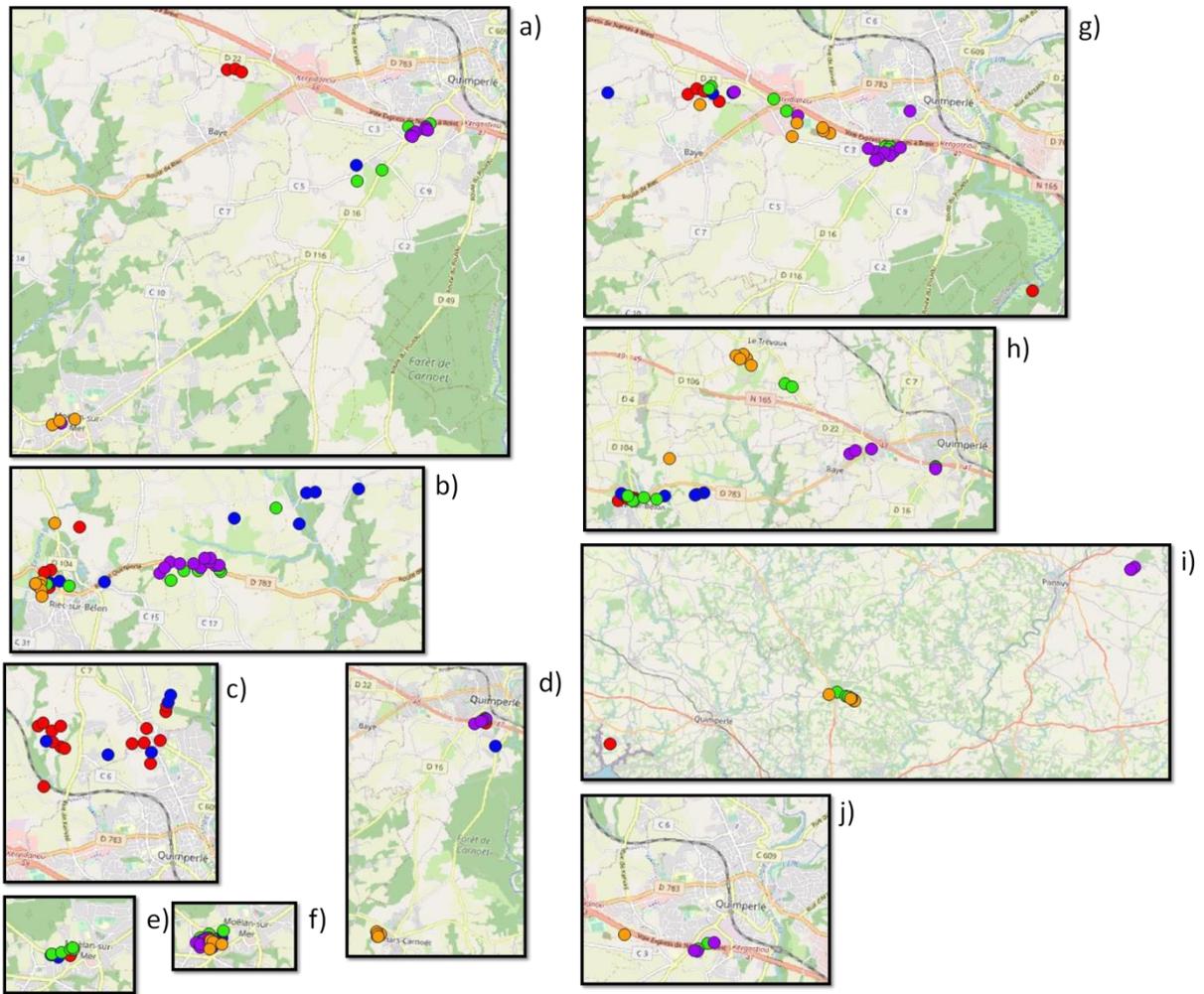


Annexe 12. Délimitation par polygone convexe minimum (MCP, polygone orange) de la de zone d'activité journalière de recherche alimentaire (localisations relatives à un comportement de recherche alimentaire en orange) de 4 individus (A à D, aléatoirement sélectionnés au sein du jeu de données analysé – à titre d'exemples). Le fond de carte se compose de la couche CBN (matrice grise) et de la couche RPG (polygones verts). Visualisation sous QGIS. Echelle : 1 :1000. Un MCP correspond alors à une zone de recherche alimentaire pour une journée et un individu.

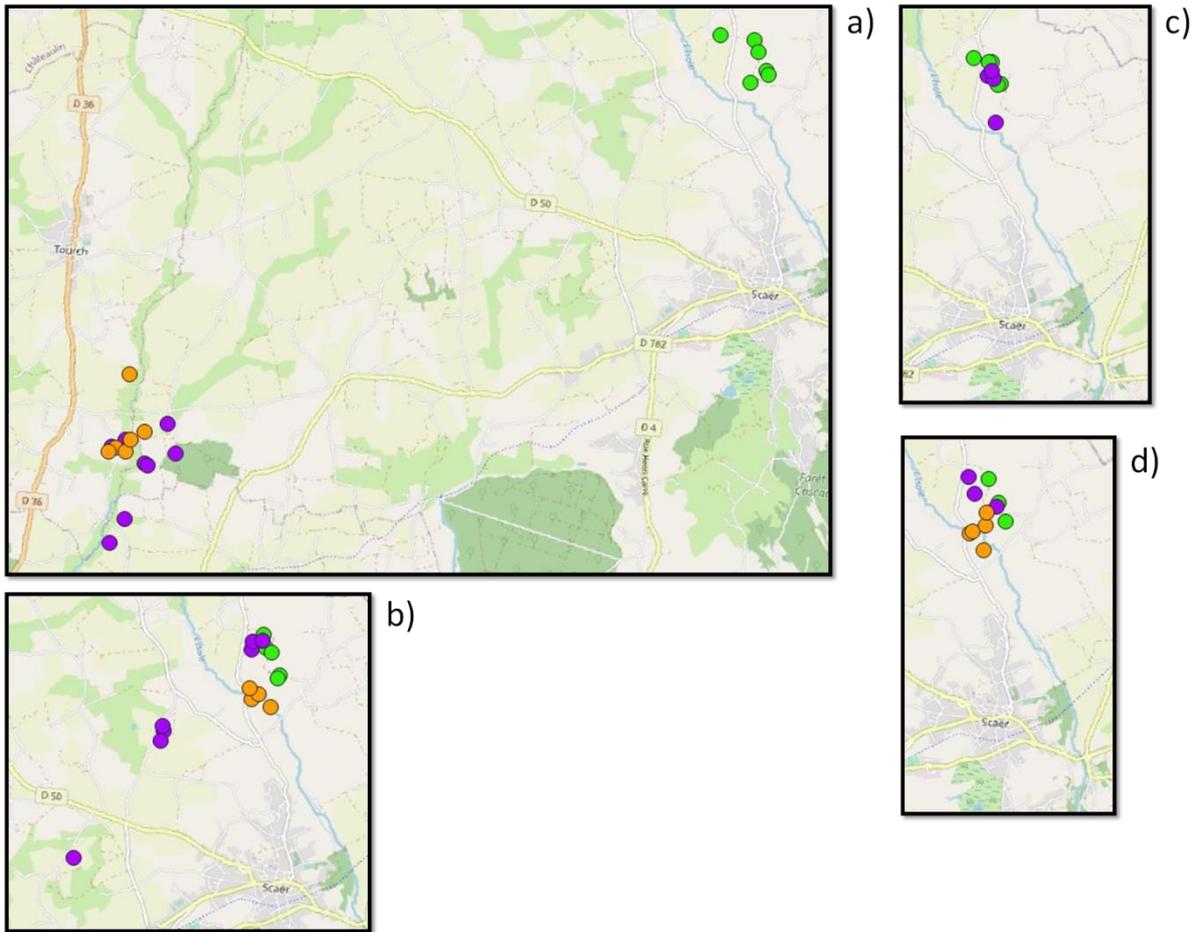




Annexe 13. Localisation du centroïde de chaque polygone convexe minimum (MCP) journalier, relatif à la recherche alimentaire et considéré dans les analyses, pour chaque adulte reproducteur (lettres de a à m, n = 13), au cours des 5 périodes étudiées (Rouge – P1, Bleu – P2, Vert – P3, Violet – P4, et Orange – P5). Echelle : 1 : 50 000. Pour chaque oiseau, l'agglomération principalement visible (ville) est celle au sein de laquelle la nidification présumée a été estimée pour ces oiseaux (Riec-Sur-Bélon : a, b, c, d, e, g, h, i, j, k, l ; Moëlan-Sur-Mec : f ; Quimperlé : m).



Annexe 14. Localisation du centroïde de chaque polygone convexe minimum (MCP) journalier, relatif à la recherche alimentaire et considéré dans les analyses, pour chaque immature (lettres de a à j, n = 10), au cours des 5 périodes étudiées (Rouge – P1, Bleu – P2, Vert – P3, Violet – P4, et Orange – P5). Echelle : 1 : 50 000, sauf pour h) (1 : 100 000), d) (1 : 100 000), et i) (1 : 400 000).



Annexe 15. Localisation du centroïde de chaque polygone convexe minimum (MCP) journalier, relatif à la recherche alimentaire et considéré dans les analyses, pour chaque jeune (lettres de a à d, $n = 4$), au cours des 3 périodes étudiées pour cette classe d'âge (Vert – P3, Violet – P4, et Orange – P5). Echelle : 1 : 50 000.

Annexe 16. Description des effectifs et des ratios d'isotopes stables (‰, moyenne \pm écart-type) pour chaque combinaison de classe d'âge (+2A_ : adultes ; 2A_ : immatures ; 1A : jeunes) et de sexe (Fem : de sexe femelle ; Mal : de sexe mâle) considérée dans les analyses isotopiques (Catégorie d'oiseaux).

Catégorie d'oiseaux	Effectif	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
+2A_Fem	47	-20.76 ± 1.67	8.82 ± 1.14
+2A_Mal	68	-20.80 ± 1.60	8.77 ± 1.25
2A_Fem	33	-20.53 ± 1.39	9.23 ± 1.03
2A_Mal	28	-20.64 ± 1.51	9.46 ± 1.15
1A	43	-22.48 ± 1.18	7.40 ± 0.46

Annexe 17. Description des effectifs et des ratios d'isotopes stables (‰, moyenne ± écart-type) pour chaque catégorie de proies considérée dans les analyses isotopiques. Au total, 4 catégories animales, et 4 catégories végétales ont été considérées.

Règne	Catégorie de proies	Effectif	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Animal	Fourmis	5	-26.06 ± 0.75	5.49 ± 0.53
	Bousiers	5	-22.00 ± 2.67	10.42 ± 2.09
	Araignées et carabes prédateurs	9	-27.50 ± 0.63	9.70 ± 0.76
	Mouches	8	-26.47 ± 1.61	10.78 ± 1.45
Végétal	Plantes en C4	9	-13.18 ± 0.69	2.09 ± 1.13
	Blés/orges	5	-27.57 ± 1.23	3.31 ± 0.79
	Sarrasins	4	-28.49 ± 0.80	5.91 ± 0.73
	Petit pois	5	-26.27 ± 0.39	8.42 ± 0.20

8. Références bibliographiques

- Antikainen E. (1978). The breeding adaptation of the Jackdaw *Corvus monedula* L. in Finland. *Savonia*, 2: 1-45.
- Arnold T.W. (2010). Uninformative parameters and model selection using Aikake's information criterion. *Journal of Wildlife Management* 74: 1175-1178.
- Arnold K.E. & Griffiths R. (2003). Sex-specific hatching order, growth rates and fledging success in jackdaws *Corvus monedula*. *Journal of Avian Biology* 34: 275-281.
- Arroyo B. (1977). La avifauna de un cantilestepárico. *Ardeola* 23: 41-47.
- Baudry J. & Jouin A. (2003). De la haie aux bocages. *Organisation, dynamique et gestion*. Editions Quae.
- BirdLife International (2013). Resultados del programa Sacre de SEO/BirdLife.
- BirdLife International (2022). Species factsheet: *Corvus monedula*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 13/01/2022.
- Bonier F., Martin P. & Wingfield J. (2007). Urban birds have broader environmental tolerance. *Biology Letters* 3: 670-673.
- Božič L. (2016). Numbers, distribution and nest site characteristics of Jackdaw *Corvus monedula* in Slovenia and its conservation status. *Acrocephalus* 37: 123 -150.
- Brezghunova O.O. & Sinna O.I. (2020). The breeding distribution and numbers of the Jackdaw (*Corvus monedula*) in Kharkiv City, Ukraine. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University, Series Biology* 35: 82-88.
- Brown C.R. & Brown M.B. (2001). Avian coloniality: progress and problems. *Dans, Current ornithology*, N.V. Ketterson & C.F. Thompson (Eds.), Springer Science, New-York, 1-82.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002). Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. New-York: Springer.
- Chambon R. (2018). Dynamiques spatio-temporelles individuelles chez une sous-population migratrice partielle d'une espèce limicole pionnière, l'avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*). Thèse de doctorat, Université Rennes 1.
- Chambon R., Latraube F., Bretagnolle V. & Paillisson J.M. (2020). Sex-specific contributions to reproduction in whiskered tern *Chlidonias hybrida* colonies of varying breeding density. *Ardeola* 67: 113-125.
- Chiron F. & Juliard R. (2013). Assessing the effects of trapping on pest bird species at the country level. *Biological Conservation* 158: 98-106.
- Choquet R. & Nogue E. (2011). E-SURGE 1-8 User's Manual. CEFE, Montpellier, France.

- Clere E. & Bretagnolle V. (2001). Disponibilité alimentaire pour les oiseaux en milieu agricole : biomasse et diversité des arthropodes capturés par la méthode des pots-pièges. *Revue d'écologie (Terre Vie)*. 56: 275-297.
- Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A. & Nichols J.D. (2001). *Dispersal*. Oxford, U.K.: Oxford University Press.
- Coleman J.L. & Barclay R.M.R. (2012). Urbanization and the abundance and diversity of Prairie bats. *Urban Ecosystems* 15: 87-102.
- Coombs F. (1978). *The Crows. A Study of the corvids of Europe*. Redwood Burn Limited. Trowbeidge & Esher, London.
- Cramp S. & Perrins C.M. (1994). *Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa: The Birds of the Western Palaearctic: Vol III, Crows to Finches*. Oxford University Press.
- Coutellier A. (2003). L'artificialisation s'étend sur tout le territoire. *Les données de l'environnement* 80: 1-4.
- Demongin L. (2020). *Guide d'identification des oiseaux en main*. 2ème édition. Les 305 espèces les plus baguées en Europe de l'Ouest. Beauregard-Vendon.
- Domínguez L. (1999). *Ecología de la Grajilla (Corvus monedula Linnaeus 1758) en la provincia de Madrid*. Tesis doctoral. Univ. Complutense de Madrid. Madrid.
- Elmqvist T., Zipperer W.C. & Güneralp B. (2016). Urbanization, habitat loss, biodiversity decline: solution pathways to break the cycle. Dans, Seta K., Solecki W.D, Griffith C.A. (eds.). *Routledge Handbook of Urbanization and Global Environmental Change*. London and New-York: Routledge. Chapitre 10: 139-151.
- Folk C. (1967). Die nahrung der Dohle, *Corvus monedula* in der CSSR. *Zoology Listy* 16: 61-7.
- Fontaine B., Moussy C., Chiffard Carricaburu J., Dupuis J., Corolleur E., Schmaltz L., Lorrillière R., Lois G. & Gaudard C. (2020). *Suivi des oiseaux communs en France 1989-2019 :30 ans de suivis participatifs*. MNHN - Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, LPO BirdLife France - Service Connaissance, Ministère de la Transition écologique et solidaire.
- Fulgione D., Ripa D., De Luca A. & Milone M. (2003). Genetic and behavioural analysis in three typical colonies of Jackdaws (*Corvus monedula*). *Ethologie, Ecologie & Evolution* 15: 183-189.
- Gibbons D. W. (1987). Hatching asynchrony reduces parental investment in the Jackdaw. *Journal of Animal Ecology*, 56: 403-414.
- Gill L.F., van Schaik J., von Bayern A.M.P. & Gahr M.L. (2020). Genetic monogamy despite frequent extrapair copulations in "strictly monogamous" wild jackdaws. *Behavioral Ecology* 31: 247-260.
- GOB (coord.) (2012). *Atlas des oiseaux nicheurs de Bretagne*. Groupe ornithologique breton, Bretagne Vivante-SEPNB, LPO 44, Groupe d'études ornithologiques des Cotes-d'Armor. Delachaux et Niestlé.
- Godet, L. (2017) « Les oiseaux anthropophiles : définition, typologie et conservation ». Dans, *Annales de géographie*. N°716. Editions Armand Colin. 492-517.

- Goodwin, D. (1976). *Crows of the world*. Cornell University Press, Kettering Northamptonshire.
- Graveland J. & Gijzen T.V. (1994). Arthropods and seeds are not sufficient as calcium sources for shell formation and skeletal growth in Passerines. *Ardea* 55: 299-314.
- Grimm N.B., Faeth S.H., Golubiewski N.E., Redman C.L., Wu J., Bai X. & Briggs J.M. (2008). Global Change and the Ecology of Cities. *Science* 319: 756-760.
- Gregory R.D. & Marchant J.H. (1996). Population trends of Jays, Magpies, Jackdaws and Carrion Crows in the United Kingdom. *Bird Study* 43: 28-37.
- Guermeur Y. & Monnat J.-Y. (1980). Histoire et Géographie des Oiseaux Nicheurs de Bretagne. *Ar Vran Revue ornithologique bretonne*.
- Hahn L.G., Hooper R., McIvor G.E. & Thornton A. (2021). Cooperative nest building in wild jackdaw pairs. *Animal Behaviour* 178: 149-163.
- Heeb, P. (1994). Intraclutch egg-mass variation and hatching asynchrony in the Jackdaw *Corvus monedula*. *Ardea* 82: 287-297.
- Heinemann K.A.B., Betmezoğlu M., Ergoren M.C. & Fuller W.J. (2020). A Murder of Crows: Culling Corvids in Northern Cyprus. *Human Ecology* 48: 245-249.
- Henderson I.G. & Hart P.J.B. (1993). Provisioning, Parental Investment and Reproductive Success in Jackdaws *Corvus monedula*. *Ornis Scandinavica* 24: 142-148.
- Henderson I.G. & Hart P.J.B. (1995). Dominance, food acquisition and reproductive success in a monogamous passerine: the jackdaw *Corvus monedula*. *Journal of Avian Biology* 26: 217-224.
- Henderson I.G., Hart P.J.B. & Burke T. (2000). Strict monogamy in a semi-colonial passerine: the Jackdaw *Corvus monedula*. *Journal of Avian Biology* 31: 177-182.
- Holyoak, D. (1968). A comparative study of the food of some British Corvidae. *Bird Study* 15:147-153.
- Huteau M. & G. Gélinaud (2013). La population de Choucas des tours (*Corvus monedula*) dans le Finistère : recensement en 2010 et tendances. *Ar Vran Revue ornithologique bretonne* 24: 4-18.
- Inger R. & Bearhop S. (2008). Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis* 150: 447-461.
- Issa N. & Muller Y. (coord.) (2015). Atlas des oiseaux de France métropolitaine. Nidification et présence hivernale. LPO / SEOF / MNHN. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Jackson A.L., Inger R., Pamell A.C. & Bearhop S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80: 595-602.
- Jiguet F. (2020). The Fox and the Crow. A need to update pest control strategies. *Biological Conservation* 248: 1-6.

- Jonhsson, K. (1994). Colonial breeding and nest predation in the Jackdaw *Corvus monedula* using old Black Woodpecker *Dryocopus martius* holes. *Ibis* 136: 313-317.
- Johnson J.B. & Omland K.S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 101-108.
- Kark S., Iwaniuk A., Schalimtzek A. & Banker E. (2007). Living in the city: can anyone become an “urban exploiter”? *Journal of Biogeography* 34: 638-651.
- Keller V., Herrando S., Vorisek P., Franch M., Kipson M., Milanese P., Marti D., Anton M., Klvanova A., Kalyakin M.V. Bauer H.G. & Foppen R.P.B. (2020). European Breeding Bird Atlas 2: Distribution, abundance and Change. European Bird Census Council & Lynx Edicions, Barcelona.
- Kubitza R.J., Bugnyar T. & Schwab C. (2014). Pair bond characteristics and maintenance in free-flying jackdaws *Corvus monedula*: effects of social context and season. *Journal of Avian Biology* 45: 1–10.
- Lack D. (1947). The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302-352.
- Le Du-Blayo L., Michel K., Gouery P., Corpetti T. (2007). *Types de paysages en Bretagne*. UMR CNRS 6590 ESO Université de Rennes 2. Créé le 01.09.2007, consulté le 13.07.2021. <https://geobretagne.fr/geonetwork/srv/fre/catalog.search#/metadata/3b1cbd2c-2943-49fc-8f3b-5f2b2ad1c6e7>
- Le Manchec A., Beaudoin J.C. & Gaudemer B. (2019). Recensement de la population de Choucas des tours *Corvus monedula* en Maine-et-Loire. *Crex* 15: 31-44.
- Lockie J.D. (1956). The food and feeding behaviour of the jackdaw, rook and carrion crow. *Journal of Animal Ecology* 28: 421-428.
- McGarical K. & Marks B.J. (1995). *Fragstats: spatial analysis program for quantifying landscape structure*. USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland.
- McKinney M.L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127: 247-260.
- Meyrier E., Jenni L., Bötsch Y., Strebel S., Erne B. & Tablado Z. (2017). Happy to breed in the city? Urban food resources limit reproductive output in Western Jackdaws. *Ecology and Evolution* 7: 1363-1374.
- Patin R., Etienne M.P., Lebarbier E., Chamaillé-Jammes S. & Benhamou S. (2020). Identifying stationary phases in multivariate time series for highlighting behavioural modes and home range settlements. *Journal of Animal Ecology* 89: 44-56.
- Patridge L. & Green P. (1987). An advantage for specialist feeding in jackdaws, *Corvus monedula*. *Animal Behaviour* 35: 982-990.
- Preininger D., Schoas B., Kramer D. & Boeckle M. (2019). Waste disposal sites as all-you-can eat buffets for Carrion crows (*Corvus corone*). *Animals* 9: 215.
- Richford A. S. (1978). The ecology of the Jackdaw on Skomer Island. Doctoral Thesis. Edward Grey Institute of Field Ornithology, Oxford.

Robinson R.A. (2005). BirdFacts: profiles of birds occurring in Britain & Ireland. BTO, Thetford www.bto.org/birdfacts.

Roëll A. (1978). Social behaviour of the Jackdaw, *Corvus monedula*, in relation to its niche. *Behaviour* 64: 1-124.

Roullaud J.P. (2021). Une approche quantitative de la consommation de maïs par le Choucas des tours. *Penn ar Bed* 244.

Seoane J. & Carrascal L.M. (2007). Interspecific differences in population trends of Spanish birds are related to habitat and climatic preferences. *Global Ecology and Biogeography* 17: 111-121.

Soler M. (1984). Biometría y biología de la Grajilla. Tesis doctoral. Universidad de Granada.

Soler M. (1989a). Comienzo y duración de la incubación en grajilla (*Corvus monedula* L.). *Studia Oecologica* 6: 387-394.

Soler M. (1989b). Nestling period variation in jackdaw *Corvus monedula* in relation to brood size. *Bird Study* 36: 73-76.

Soler M. (2014). Grajilla – *Corvus monedula*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador A. & Morales M.B. (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.

Soler M. & Soler J.J. (1987). Fenología de puesta en *Corvus monedula*. Análisis de los factores que pueden afectarla. *Ardeola* 34: 3-14.

Soler M. & Alcalá N. (1988). Post-mortem digestion in jackdaws *Corvus monedula*: implications for studies of bird feeding. *Bird Study* 35: 77-79.

Soler M. & Soler J.J. (1996). Effects of experimental food provisioning on reproduction in the jackdaw *Corvus monedula*, a semi-colonial species. *Ibis* 138: 377-383.

Soler M. & Soler J.J. (1991a). Análisis comparado del régimen alimenticio durante el periodo otoño-invierno de tres especies de córvidos en un área de simpatría. *Ardeola* 38: 69-89.

Soler M. & Soler J.J. (1991b). Ritmo de actividad diaria y comportamiento en Grajilla (*Corvus monedula*) (Passeriformes, Corvidae) durante los periodos de construcción del nido y puesta incubación. *Zoology Baetica* 2: 35-45.

Soler M., Alcalá N. & Soler J.J. (1990). Alimentación de la Grajilla *Corvus monedula* en tres zonas del sur de España. *Doñana Acta Vertebrata* 17: 17-48.

Van der Ree R. & McCarthy M. (2005). Inferring persistence of indigenous mammals in response to urbanization. *Animal Conservation* 8: 309-319.

Verhulst S. & Salomons H.M. (2004). Why fight? Socially dominant jackdaws, *Corvus monedula*, have low fitness. *Animal Behaviour* 68: 777-783.

Westermann K., Andris K., Boschert M., Matz W., Münch C., Opitz H., Peter D. & Schneider F., (2006). Breeding distribution, breeding numbers, nesting sites, reasons for decline and protection of the

jackdaw (*Corvus monedula*) on the eastern side of the southern Upper Rhinevalley. *Naturschutz am südlichen Oberrhein* 4: 129-150.

Wittenberger J.F. (1985). The adaptive significance of coloniality in birds. *Avian biology* 8: 1-78.

Woodward I.D., Massimino D., Hammond M.J., Barber L., Barimore C., Harris S.J., Leech D.I., Noble D.G., Walker R.H., Baillie S.R. & Robinson R.A. (2020). BirdTrends 2020: trends in numbers, breeding success and survival for UK breeding birds. BTO Research Report 732. BTO, Thetford. www.bto.org/birdtrends

Wretenberg J., Lindström Å., Svensson S., Thierfelder T. & Pärt T. (2006). Population trends of farmland birds in Sweden and England: similar trends but different patterns of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology* 43: 1110-1120.

Yeatman-Berthelot D. (1991). Atlas des oiseaux de France en hiver. Société ornithologique de France, Paris.