

**UNIVERSITE MONTPELLIER II  
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC**

**T H E S E**

pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II**

**Discipline** : Biologie de l'évolution et écologie

**Ecole Doctorale** : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociences, Environnement

**CONSEQUENCES DES INTRODUCTIONS D'INDIVIDUS DANS LES POPULATIONS EXPLOITEES :  
L'EXEMPLE DU CANARD COLVERT *ANAS PLATYRHYNCHOS***

présentée par **Jocelyn CHAMPAGNON**

Soutenue publiquement le 15 décembre 2011 devant le jury composé de :

<b>William SUTHERLAND</b> , Professeur, Université de Cambridge, Royaume-Uni	, Rapporteur
<b>Jean-Michel GAILLARD</b> , Directeur de recherche, CNRS, Lyon, France	, Rapporteur
<b>Isabelle OLIVIERI</b> , Professeur, Université Montpellier 2, France	, Examinatrice
<b>Johan ELMBERG</b> , Professeur, Université de Kristianstad, Suède	, Examineur
<b>Matthieu GUILLEMAIN</b> , Ingénieur, ONCFS, Arles, France	, Directeur
<b>Michel GAUTHIER-CLERC</b> , Directeur de recherche, Tour du Valat, Arles, France	, Co-directeur
<b>Jean-Dominique LEBRETON</b> , Directeur de recherche, CNRS, Montpellier, France	, Invité

## RESUME

Le renforcement des populations naturelles exploitées par des individus captifs est rarement évalué, bien qu'il puisse induire des modifications notables sur la population naturelle à de nombreux niveaux : démographie, comportement, morphologie, génétique, pathogènes. Ce travail de thèse concerne les introductions de canards colverts *Anas platyrhynchos* réalisées à des fins cynégétiques. Cette pratique est très répandue en Europe, depuis plus de trente ans. Du fait de leur domestication en élevage, les canards lâchés subissent une mortalité naturelle très forte comparée aux oiseaux sauvages, à laquelle s'ajoute une plus grande vulnérabilité à la chasse. Une différenciation génétique marquée permet de discriminer les oiseaux lâchés de leurs congénères sauvages. Des croisements entre les deux groupes sont détectés, mais l'introgression reste limitée. Globalement, la contribution démographique et génétique des individus d'élevage à la population sauvage est faible, même si une modification morphologique attribuable aux lâchers a été constatée dans la population sauvage en trente ans. Les conséquences écologiques pour la population réceptrice semblent donc limitées, mais une vigilance continue doit s'exercer concernant la diffusion de pathogènes (forte prévalence occasionnelle de virus Influenza A dans les élevages) et les risques génétiques associés au renforcement sur le long terme.

**Mots clés :** Dynamique des populations, Génétique des populations, Renforcement, Chasse, Canard, Domestication

---

### CONSEQUENCES OF MASSIVE BIRD RELEASES FOR HUNTING PURPOSES, THE MALLARD *ANAS PLATYRHYNCHOS*

#### ABSTRACT

The consequences of releasing captive-reared game animals into the wild have received little attention, despite their potential impact for target populations in terms of demography, behaviour, morphometrics, genetics and pathogens. The present study considers Mallards *Anas platyrhynchos* released for hunting purposes, an increasing practice in Europe over the last 30 years. Because of domestication process in game farm facilities, our study shows high natural mortality of these ducks once released compared to wild Mallards, in addition to high vulnerability to hunting. A clear genetic differentiation allows discrimination of released and wild Mallards. Hybridization with wild Mallards exists, but did not result into significant introgression. Generally, genetic as well as demographic contributions of captive-bred birds to the natural population were low, but a morphological modification associated with releases was recorded over 30 years in natural population. Ecological consequences of the releases for the wild population seem to be limited, but caution should be maintained on the possible transmission of pathogens (occasionally high prevalence of avian Influenza A in some breeding facilities) and the genetic risks associated with long-term releases.

**Keywords:** Population dynamics, Population genetics, Restocking, Hunting, Duck, Domestication

---

Laboratoires : (i) *Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage — CNERA Avifaune Migratrice*, Le Sambuc, 13200 Arles ; (ii) *Tour du Valat*, Le Sambuc, 13200 Arles ; (iii) *Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive — CNRS UMR 5175*, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier, France

# TABLE DES MATIERES

<b>1.</b>	<b>INTRODUCTION .....</b>	<b>- 7 -</b>
	L'HOMME DANS SON ENVIRONNEMENT .....	- 8 -
	<i>L'ajout d'individus.....</i>	- 8 -
	<i>Le prélèvement d'individus .....</i>	- 9 -
	<i>Le renforcement de populations pour la chasse .....</i>	- 10 -
	RENFORCEMENT DE POPULATION EXPLOITEE : LE CAS DU CANARD COLVERT .....	- 11 -
	<i>Historique des lâchers de canards colverts.....</i>	- 12 -
	<i>Capacité des individus lâchés à survivre et se reproduire.....</i>	- 14 -
	<i>Conséquences délétères potentielles pour la population naturelle.....</i>	- 16 -
	OBJECTIFS DE LA THESE .....	- 19 -
<b>2.</b>	<b>EFFET DE LA CAPTIVITE .....</b>	<b>- 21 -</b>
	DIFFERENCIATION GENETIQUE .....	- 22 -
	<i>Marqueurs neutres .....</i>	- 22 -
	<i>Marqueurs sélectionnés.....</i>	- 23 -
	DIFFERENCIATION MORPHOLOGIQUE .....	- 23 -
	<i>Appareil digestif.....</i>	- 23 -
	<i>Condition corporelle .....</i>	- 24 -
	DIFFERENCIATION COMPORTEMENTALE .....	- 25 -
	<i>Budget temps.....</i>	- 25 -
	<i>Régime alimentaire .....</i>	- 26 -
	<i>Réponse aux prédateurs .....</i>	- 26 -
	CONSEQUENCES EN TERMES DE VALEUR SELECTIVE.....	- 26 -
<b>3.</b>	<b>SURVIE ET REPRODUCTION DES CANARDS COLVERTS LACHES.....</b>	<b>- 27 -</b>
	METHODES DE MARQUAGE .....	- 28 -
	BAGUAGE - REPRISE .....	- 30 -
	<i>Taux de retour des bagues .....</i>	- 30 -
	<i>Répartition temporelle .....</i>	- 30 -
	<i>Dispersion .....</i>	- 31 -
	MARQUAGE-LECTURE-REPRISE.....	- 32 -
	<i>Effet de la chasse sur la survie.....</i>	- 33 -
	<i>Effet de la chasse sur les déplacements.....</i>	- 34 -
	VALEUR SELECTIVE .....	- 36 -
	<i>Survie .....</i>	- 36 -
	<i>Contribution à la reproduction .....</i>	- 37 -
	<i>Indices de reproduction .....</i>	- 38 -
<b>4.</b>	<b>CONTRIBUTION DES COLVERTS LACHES A LA DYNAMIQUE DE LA POPULATION NATURELLE .....</b>	<b>- 39 -</b>
	MODELE ET PARAMETRES .....	- 40 -
	<i>Modèle général.....</i>	- 40 -
	<i>Contribution des canards lâchés.....</i>	- 42 -
	<i>Scénarios.....</i>	- 42 -
	ANALYSE DES SCENARIOS .....	- 43 -
	<i>Valeur reproductive .....</i>	- 43 -
	<i>Projection de la population.....</i>	- 43 -
	<i>Discussion .....</i>	- 45 -
	PERSPECTIVES EN CAMARGUE.....	- 46 -
	<i>Evolution du prélèvement.....</i>	- 46 -
	<i>Les lâchers favorables à la population naturelle de canard colvert ?.....</i>	- 46 -

<b>5.</b>	<b>CONSEQUENCES POUR LA POPULATION NATURELLE.....</b>	<b>- 48 -</b>
	SOURCES POTENTIELLES D'AGENTS INFECTIEUX.....	- 49 -
	SOURCES POTENTIELLES DE FLUX DE GENES.....	- 50 -
	SOURCES POTENTIELLES DE MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES.....	- 52 -
	<i>Modification du poids moyen</i> .....	- 53 -
	<i>Modification de la morphologie du bec</i> .....	- 54 -
<b>6.</b>	<b>DISCUSSION.....</b>	<b>- 56 -</b>
	EFFET MODERE DES LACHERS A CE JOUR.....	- 57 -
	<i>Domestication du colvert lâché</i> .....	- 57 -
	<i>Valeur sélective des colverts lâchés</i> .....	- 57 -
	<i>Introgression</i> .....	- 58 -
	<i>Hétérogénéité individuelle</i> .....	- 58 -
	DES EFFETS POSSIBLES SUBSISTENT.....	- 59 -
	<i>Réservoirs de pathogènes</i> .....	- 59 -
	<i>Perspectives génétiques</i> .....	- 59 -
	<i>Perspectives de gestion</i> .....	- 60 -
	RECOMMANDATIONS.....	- 60 -
	<i>Contexte économique et social</i> .....	- 60 -
	<i>Recommandations</i> .....	- 61 -
	CONCLUSION.....	- 64 -
	<b>BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>- 65 -</b>
	<b>PUBLICATIONS.....</b>	<b>- 85 -</b>
	<b>ANNEXES.....</b>	<b>- 96 -</b>

## REMERCIEMENTS

Avant tout le plus grand merci à Matthieu, l'initiateur de cette thèse, directeur toujours disponible et encourageant. Avec son regard aigu sur les sujets traités et des ressources nombreuses pour répondre aux questions, je n'aurai pas pu espérer meilleur encadrement.

Un grand merci à Michel qui m'a coencadré avec ses compétences et conseils avisés. Grâce à lui, la Tour du Valat m'a accueilli généreusement.

Je remercie Jean-Dominique, co-encadrant qui a pu se rendre disponible malgré ses nombreuses sollicitations. Son expérience et ses recommandations sont d'une grande valeur. Sa sympathie ont rendu nos réunions toujours très agréables.

Je souhaite remercier les membres du jury Bill Sutherland, Jean-Michel Gaillard, Isabelle Olivieri et Johan Elmberg pour accepter cette lecture dans une période de fortes sollicitations. En espérant avoir suscité leur intérêt pour ce travail.

L'ensemble de cette thèse a été suivi de l'étranger par Johan Elmberg, membre du comité de thèse, dans une collaboration efficace et amicale.

Merci à l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage pour le financement et les moyens mis à disposition permettant de mener à bien ce projet. Un grand merci à Jean-Marie Boutin, Vincent Schricke, Valérie Guérineau et l'ensemble du personnel du CNERA Avifaune Migratrice.

La Tour du Valat est une fondation qui jouit d'un personnel enjoué, dynamique et déterminé que je tiens à remercier grandement. J'ai adoré ce cadre motivant et sympathique. Je remercie personnellement Jean Jalbert, Patrick Grillas et Jean-Jacques Bravais pour compléter largement le financement de ma bourse et une partie des recherches; et Marie avec qui tout devient si simple.

Merci à l'école doctorale SIBAGHE pour sa participation financière au séjour en République tchèque ayant permis une partie des travaux présentés ici.

De nombreuses personnes ont collaboré à cette thèse sur les aspects scientifiques. En particulier, l'expertise des chercheurs du CEFÉ a été indispensable au bon déroulement de ce travail. Tout d'abord, merci à Pierre-André Crochet pour m'avoir formé à l'analyse de données en génétique des populations dans un climat agréable et efficace. Merci à Olivier Gimenez pour sa disponibilité, ses conseils et sa sympathie. Enfin, je remercie Roger Pradel et Rémi Choquet, deux chercheurs ultracompétents toujours soucieux de répondre à mes multiples interrogations.

Je remercie d'une part Pierre Legagneux et d'autre part Olivier Devineau pour nos collaborations respectives et leurs sympathies lors de nos échanges. J'ai également été heureux de travailler avec Jakub Kreisinger et Dasa Čížková, mais surtout surpris de partager avec eux une semaine mémorable.

Une grande part des expérimentations ont eu lieu sur les Marais du Vigueirat grâce à l'accord de Jean-Laurent Lucchesi. Merci à lui, à Grégoire Massez, Rémi Tiné, les gardes gestionnaires et l'ensemble du personnel travaillant dans un esprit convivial sur ce joli marais.

Une autre partie importante du travail de terrain s'est déroulée dans vingt chasses privées et communales en Camargue élargie. Nous tenons à remercier les propriétaires, gestionnaires et gardes-chasse de ces domaines qui nous ont permis de mener à bien nos expériences, en particulier ceux qui nous ont permis d'échantillonner leurs tableaux de chasse. L'ensemble des chasseurs a largement collaboré par le retour de bagues de colverts prélevés et nous les remercions sincèrement.

Nous remercions chaleureusement les conservateurs de Musées et propriétaires de collections d'oiseaux empaillés pour nous avoir permis de prélever des échantillons d'ADN de canard colvert. Nous remercions également les propriétaires d'élevage de canards de chasse pour nous avoir permis de prélever ou de nous avoir envoyé des échantillons d'ADN.

Jean-Baptiste Mouronval s'est investi et m'a accompagné tout le long de cette thèse. Je le remercie pour ses points de vue, son recul, ses doutes et sa perspicacité, que ce soit sur le terrain ou sur tous les sujets de réflexion partagés.

Merci à Marion Vittecoq, pour nos arrangements sur le terrain des chasses comme sur le terrain scientifique ; et surtout pour son énergie et sa bonne humeur.

Merci à Franck Latraube et François Bourguemestre pour leur investissement respectivement dans l'estuaire de la Loire et en Brenne.

Un grand merci aux stagiaires « canards colverts lâchés » : Perrine Lair, Quentin Charel, Aurélien Villard, Anthony Marchet, Aude Pouyès, Adrien Raggiotto et Mathieu Famette. Je voudrais également saluer Pär Söderquist, doctorant sur les lâchers de canards colverts en Suède qui a fourni un travail de terrain remarquable en Camargue dans des conditions parfois éreintante.

Un remerciement spécial enfin à ceux qui ont partagé dans mon bureau de grands emportements irraisonnés, juste pour le plaisir : François Cavallo, Guillaume Gayet, Anne-Laure Brochet, Jonathan Fuster. Tous m'ont été d'excellents conseils qu'ils soient scientifiques, de relecture, administratifs ou de terrain.

Pour beaucoup la thèse est un rite initiatique où le candidat doit faire ses preuves en travaillant jours et nuits pendant trois ans. Pour quelques autres, il s'agit juste d'un emploi à durée déterminé. Le travail du doctorant se positionne certainement entre ces deux extrêmes provoquant parfois des dépressions et des joies intenses... J'ai essayé de trouver une voie stable avec du sens et c'est grâce aux gens formidables que j'ai côtoyé pendant ces trois ans que cela a pu être possible : les intimes d'abord, puis les compagnons de musique, les travailleurs du quotidien enjoués, les naturalistes engagés de Camargue ainsi que l'ensemble des passants de la Tour du Valat. Simplement merci à ceux qui ont partagé un morceau de vie à Arles, à l'Ecole, au Rendez-vous et qui êtes là pour toujours, pour un temps ou bien déjà parti ailleurs.

A l'esprit de NACICCA et tous ses acteurs,

A tous les membres de ma famille,

A Magui et la Nature si belles.

# CHAPITRE 1

---

## 1. INTRODUCTION

## L'Homme dans son environnement

Comme toute espèce vivante, l'être humain interagit avec son environnement. Cependant, il se distingue des autres espèces par l'ampleur et la diversité des processus par lesquels il modifie son environnement (Vitousek et al. 1997). Ces modifications s'opèrent à tous les niveaux, des écosystèmes aux gènes. A l'échelle planétaire, on estime qu'un tiers à la moitié de la surface terrestre a été modifiée par l'action humaine à ce jour (Vitousek et al. 1997). A l'échelle du paysage, l'urbanisation et les autres activités anthropiques sont des facteurs de modification profonde. La destruction d'habitats a participé à l'extinction d'espèces. Enfin, l'intervention humaine peut modifier la répartition des gènes au sein d'une population, affectant alors l'évolution naturelle de celle-ci. Par exemple, la sélection par l'Homme d'individus plus dociles pour l'élevage a conduit à la domestication des espèces animales (Diamond 2002).

De nombreuses études tentent de comprendre comment l'action de l'Homme affecte le fonctionnement et donc la dynamique des populations, c'est à dire par quels mécanismes il peut faire varier l'effectif de la population dans le temps (Williams et al. 2002). Par exemple, l'introduction d'une espèce exogène influencera la dynamique des espèces natives en modifiant la pression de prédation, la compétition, en s'hybridant, en introduisant des parasites ou encore en modifiant l'écosystème (Hulme 2009 ; Spear et Chown 2009 ; Goodenough 2010). Globalement, les changements planétaires induits par l'Homme tels que les changements climatiques ou les changements d'usage influencent la dynamique des populations (Lebreton 2011). C'est cependant par l'exploitation ou par l'introduction d'individus que l'Homme peut modifier le plus directement la dynamique de population d'une espèce.

### *L'ajout d'individus*

**[Article 1]**

Au sens de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN 1987), le renforcement est l'apport à une population existante d'individus de la même espèce (Armstrong et Seddon 2008). Le renforcement d'une population peut avoir lieu intentionnellement ou accidentellement, à partir d'individus élevés en captivité ou d'individus sauvages capturés et déplacés. Le renforcement répond à un grand nombre d'objectifs et intervient dans une large gamme de situations (Article 1).

Le cas qui concerne le plus grand nombre d'espèces est celui du renforcement pour la conservation de la biodiversité (Keller et al. 2000 ; Bishop et al. 2007 ; Pérez-Buitrago et al. 2008 ; Roche et al. 2008 ; Venkatesh et al. 2008). L'objectif est alors de soutenir la démographie de la population menacée (Frankham 1995 ; Bowkett 2009). Une autre source de renforcement, involontaire celle-ci, provient des animaux échappés de captivité qui rejoignent leurs congénères sauvages. Ceci est particulièrement fréquent dans les élevages de poissons en milieu ouvert : par exemple, chaque année deux millions de poissons

s'échappent dans l'Atlantique Nord (McGinnity et al. 2003). Ces renforcements accidentels concernent également d'autres taxons telles que les insectes échappés des serres où ils sont introduits pour la pollinisation des plantes (Otterstatter et Thomson, 2008), les mammifères échappés des élevages de fourrures (Norén et al. 2005 ; Kidd et al. 2009), les plantes dispersant depuis des jardins botaniques (Hulme 2011) ou des champs d'organismes végétaux génétiquement modifiés (Piñeyro Nelson et al. 2009). De plus, certaines populations férales (animaux domestiques retournés au milieu sauvage) telles que les chats *Felis silvestris* (Beaumont et al. 2001) ou chiens *Canis lupus* peuvent entrer en contact avec leurs formes sauvages (Elledge et al. 2008). Moins généralisé mais parfois d'importance locale, le renforcement est aussi pratiqué pour des raisons esthétiques (par ex. lâcher de papillons ; Hodder et Bullock 1997), scientifiques (par ex. étude de la dispersion de passereaux ; Skjelseth et al. 2007) ou religieuses (par ex. cérémonies bouddhistes ; Kwok 2007). Concernant une gamme d'espèces moins large mais un nombre d'individus plus grand, le renforcement est également régulièrement réalisé pour la gestion d'espèces chassées et pêchées.

### *Le prélèvement d'individus*

La chasse et la pêche sont des activités ancestrales impliquant essentiellement le prélèvement d'individus vivants dans le milieu naturel. L'exploitation des individus par la chasse est une activité réglementée. L'objectif de cette réglementation est de maximiser le prélèvement sans affecter l'espèce irrémédiablement (Nichols et al. 1995 ; Commission Européenne 2008). Dans ce cadre, comprendre les effets du prélèvement sur la dynamique des populations exploitées est crucial (Nichols 1991 ; ElMBERG et al. 2006). Sans réglementation ni connaissance, la chasse a pu dans certains cas entraîner des diminutions drastiques de populations, voire pousser certaines espèces à l'extinction. A titre d'exemple on peut citer le pigeon migrateur américain *Ectopistes migratorius*, qui était certainement l'une des espèces les plus abondantes que l'homme ait connu au monde. Chassée sans mesure, cette espèce s'est éteinte en un siècle d'exploitation environ (Halliday 1980). La rapidité de cette extinction réside probablement dans la mortalité considérable générée par la chasse comparée à la mortalité naturelle (Sandercock et al. 2011) et dans le faible taux de croissance de cette espèce, avec une ponte constituée d'un seul œuf par an (Lebreton 2011).

Outre la régulation du niveau ou des périodes de prélèvement (par ex. Duriez et al. 2005), des pratiques de gestion cynégétiques sont parfois spécifiquement mises en place pour que la population puisse soutenir un niveau maximum de prélèvement (Mathevet et Mesléard 2002) : nourrissage (Draycott et al. 2005 ; Knox 2011), gestion d'habitat (Tamisier et Grillas 1994), contrôle des prédateurs (Watson et al. 2007 ; Smith et al. 2010) ou renforcement (Arroya et Beja 2002). Cette dernière pratique ne concerne cependant qu'un nombre limité d'espèces, où des individus d'origine captive sont introduits dans la faune sauvage (Figure 1.1).

### *Le renforcement de populations pour la chasse*

Dans le cadre du renforcement des populations exploitées, un nombre important d'individus sont relâchés dans le but soit i) d'accroître un temps ou durablement les populations soumises au prélèvement, ou bien ii) d'augmenter les opportunités de prélèvement de populations viables (Sokos et al. 2008). Dans le premier cas, l'objectif est proche de la conservation, le renforcement concerne des populations de petits effectifs et on parle fréquemment de repeuplement (Bro et al. 2006). Dans les deux cas, l'Homme modifie alors la dynamique de la population à la fois par l'introduction d'individus, souvent d'origine captive, et par le prélèvement tant de ces individus introduits que des individus de la population naturelle (cf. Watson et al. 2007).

Espèces	Nom latin	Région	Références
Canard colvert	<i>Anas platyrhynchos</i>	Amérique du Nord, Europe	Cette étude
Faisan de colchide	<i>Phasianus colchicus</i>	Amérique du Nord, Europe	Musil et Connelly 2009
Outarde houbara	<i>Chlamydotis undulata</i>	Afrique du Nord, Moyen Orient	Lesobre et al. 2010 ; Pitra et al. 2004
Lagopède des saules	<i>Lagopus lagopus</i>	Grande-Bretagne	Storch 2007
Dindon sauvage	<i>Meleagris gallopavo</i>	Amérique du Nord	Latch et al. 2006
Perdrix rouge	<i>Alectoris rufa</i>	Europe	Blanco-Aguiar et al. 2008
Perdrix grise	<i>Perdix perdix</i>	Europe	Putala et Hissa 1998
Caille des blés	<i>Coturnix coturnix</i>	Europe	Derégnaucourt et al. 2005
Colin de virginie	<i>Colinus virginianus</i>	Etats-Unis d'Amérique	Buechner 1950
Lièvre d'Europe	<i>Lepus europaeus</i>	Europe	Angelici et al. 2000
Lapin de garenne	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	Espagne, France	Delibes Mateos et al. 2008 ; Letty et al. 2003
Chevreuil européen	<i>Capreolus capreolus</i>	Europe	Randi 2005
Cerf élaphe	<i>Cervus elaphus</i>	Europe	Randi 2005
Bouquetin	<i>Capra ibex</i>	Europe	Biebach et Keller 2009
Chamois	<i>Rupicapra spp.</i>	Europe	Crestanello et al. 2009
Mouflon canadien	<i>Ovis canadensis</i>	North America	Buechner 1960
Renne	<i>Rangifer tarandus</i>	Amérique du Nord, Eurasie	Baskin 2000
Impala à face noire	<i>Aepyceros melampus petersi</i>	Namibie	Matson et al. 2004
Sanglier	<i>Sus scrofa</i>	Europe	Randi 2005

**Figure 1.1. Exemples d'espèces chassées pour lesquelles des programmes de renforcement ont été mis en place [extrait de l'Article 1].**

Dans le cadre de programmes de conservation, les facteurs menant à la réussite de programmes de renforcement de populations (dans le sens de l'obtention d'une population viable et autosuffisante) sont relativement bien étudiés (Article 1). En particulier, dans ce contexte, les mécanismes par lesquels le renforcement participe positivement ou négativement à la dynamique de l'ensemble de la population sont documentés (Article 1). En

revanche, dans le cadre de renforcement de populations pour la chasse, ces facteurs et mécanismes font l'objet de peu d'études sans doute parce que les enjeux sont moins cruciaux, la population naturelle n'étant généralement pas menacée (Article 1 mais voir Matson et al. 2004). De plus, les parts respectives du prélèvement exercées sur les individus introduits et sur les individus sauvages sont généralement inconnues.

### **Renforcement de population exploitée : le cas du canard colvert**

Le canard colvert *Anas platyrhynchos* est certainement le plus abondant des canards au monde (Anatidae ; del Hoyo et al. 1992). C'est un oiseau à distribution naturelle holarctique, son effectif total étant estimé à un minimum de 32 millions d'individus sauvages dans le monde (somme des comptages de la population nicheuse ou hivernante selon les voies de migration ; del Hoyo et al. 1992). Le canard colvert a été domestiqué à plusieurs reprises depuis plus de 3000 ans, originellement en Asie (Price 2002 ; Li et al 2010). On estime actuellement que la population maintenue en élevage s'élève à 681 millions d'individus (Tanabe 1995), destinée principalement à la consommation humaine. Le colvert est de plus une espèce synanthropique commune dans les jardins, parcs et environnements urbains (Baratti et al. 2009). Grâce à son excellente capacité d'adaptation à de nouveaux milieux (Bellrose 1985), aux villes et aux élevages, le canard colvert a accompagné la colonisation du monde par les européens, lesquels s'entouraient de quelques espèces d'animaux familières (Fox 2009). Dès le XIX<sup>ème</sup> siècle, il a été introduit en dehors de son aire de répartition dans le monde entier (Callaghan et Kirby 1996), entraînant l'hybridation naturelle du colvert avec de nombreuses autres espèces de canards indigènes (Mallet 2005).

Au sein de son aire de répartition, les lâchers de canards colverts s'inscrivent dans le cadre du renforcement pour la chasse. Ces renforcements cynégétiques sont une pratique très répandue, en particulier en Europe et en Amérique du Nord. Le renforcement utilise l'élevage comme moyen de production d'individus qui sont par la suite introduits dans la population naturelle (cf. Cheng et al. 1978). Ces canards colverts diffèrent fortement des races de canards colverts élevés pour la viande. Aussi, dans la suite de ce document, lorsque nous nous référerons aux « canards d'élevage », nous entendons « élevés en captivité et destinés au renforcement de populations exploitées » que nous appellerons aussi parfois « canards lâchés ».

Bien que cette pratique date de près d'un siècle, à ce jour, peu d'études se sont intéressées à évaluer la capacité de ces oiseaux à survivre ; plus rares encore sont les effets (potentiellement négatifs) documentés sur la population naturelle, ainsi que l'estimation de la contribution de ces individus à la dynamique de la population naturelle.

## *Historique des lâchers de canards colverts*

### **Renforcements en Amérique du Nord**

Les lâchers de renforcement de colverts au sein de son habitat historique ont débuté dans la première moitié du XX<sup>ème</sup> siècle, probablement aux Etats-Unis, dans le but d'augmenter la production des populations chassées (Brakhage 1953). Cette pratique était alors utilisée pour faire face à des diminutions dues à la surexploitation par la chasse ou aux hivers particulièrement rigoureux (Leopold 1933). Elle est cependant demeurée à une échelle très modeste car « le prix important ainsi que les limitations esthétiques de ces oiseaux élevés artificiellement rendent douteux le fait que l'élevage puisse être suffisamment important pour des lâchers en tant que gibier de tir » (Leopold 1933 ; p. 356).

Traditionnellement, en Amérique du Nord, les lâchers ont lieu pour les besoins des « chasses de tir » dans des domaines de chasse privés, où les oiseaux sont lâchés depuis une tour et les chasseurs postés à proximité. Environ 70% de ces oiseaux sont immédiatement tués sur place (US Fish and Wildlife Service [USFWS] 2003) et une attention particulière est montrée à la recapture des survivants, pour éviter la dispersion de ces colverts. Depuis 1985, une modification de la loi aux États-Unis permet aux chasses privées de lâcher des oiseaux volants pour compenser le déclin constaté du nombre de colverts sauvages (Department of Game and Inland Fisheries [DGIF] 2007). Le nombre d'oiseaux lâchés a augmenté (Smith et Rohwer 1997). En 2001, 314 chasses privées lâchaient annuellement, sur l'ensemble du territoire des États-Unis, environ 270 000 colverts. La pratique des lâchers de canards colverts est beaucoup plus restrictive au Canada où elle n'a pratiquement plus lieu (USFWS 2003).

### **Renforcements en Europe**

En Europe, le renforcement des populations de colverts par le lâcher d'oiseaux élevés en captivité prend forme dès les années 1950, essentiellement au Danemark (Fog 1964), en Tchécoslovaquie (Havlin 1991) et au Royaume-Uni (Wardell et Harrisson 1964). Le nombre d'oiseaux lâchés reste très limité dans un premier temps : 5 236 entre 1950 et 1960, puis 1 539 entre 1963 et 1968 au Danemark (Fog 1964 ; Fog 1971). Au Royaume-Uni, l'élevage organisé par la Wildfowlers' Association of Great Britain and Ireland commença avec 110 colverts lâchés en 1954, pour atteindre 8 949 en 1962. L'objectif poursuivi était que ces canards s'intègrent aux populations sauvages. Les oiseaux étaient pour ce faire lâchés dans des espaces non chassés (Wardell et Harrison 1964).

A partir des années 1970, le nombre de lâchers va considérablement augmenter en Europe. Dans le sud de la France, l'apparition de chasses commerciales (dites chasses « à la journée » ou « de tir ») va favoriser cette pratique bientôt étendue aux chasses privées où le chasseur loue un droit de chasse à l'année (Tamisier et Dehorter 1999 : p.43 ; Mathevet 2000 : p.258). En 1989, 752 000 colverts étaient ainsi produits dans les élevages français, dont environ les deux tiers en Sologne (Fournand 1992).

L'estimation actuelle (depuis 1996) est de l'ordre de 1,4 millions de colverts de chasse produits et lâchés chaque année en France (Mondain-Monval et Girard 2000 ; pour une description de la méthode de lâcher voir Annexe 1). Au Danemark, 350 000 à 400 000 colverts présumés sauvages étaient prélevés au début des années 1970. Dix ans plus tard, le tableau de chasse national pour cette espèce était de 700 000 colverts, l'augmentation étant vraisemblablement due à l'accroissement rapide du nombre de colverts lâchés (Søndergaard et al. 2006). Depuis la fin des années 1990, environ 500 000 colverts sont lâchés chaque année dans ce pays (Noer et al. 2008). Dans les autres pays d'Europe, cette pratique est également répandue : on estime actuellement entre 200 000 et 300 000 le nombre de colverts lâchés en République tchèque (Hůda et al. 2001), et à plus de 200 000 en Suède (P. Söderquist, com. pers.). Des lâchers sont également pratiqués en Grande-Bretagne (500 000 dans les années 1980 ; Harradine 1985), ainsi qu'en nombres inconnus en Italie (Baratti et al. 2009), Lettonie, Espagne, Belgique, Allemagne et certainement dans d'autres pays d'Europe. Ces chiffres montrent l'importance de cette pratique pour les populations réceptrices en particulier si on les compare aux estimations de la taille des effectifs nicheurs ou hivernants (Figure 1.2).

Pays ou Région	Estimation minimale du nombre de colverts lâchés	Estimation de l'effectif hivernant (Janvier)	Estimation du nombre de couples nicheurs	Références
Amérique du Nord	270 000	-	9 200 000*	USFWS 2003 ; USFWS 2011
France <i>dont</i>	1 400 000	311 000	100 000	Deceuninck et Maillet 2011 ; FNC-ONCFS 2008
Camargue	> 50 000	40 000	> 5 000	M. Gauthier-Clerc, com. pers.; Kayser et al. 2008
Brenne	30 000	12 000	8 000*	F. Bourguemestre, com. pers.; C. Fouque, com. pers.; Chapitre 3
Suède	200 000	150 000	200 000	P. Söderquist, com. pers. ; Nilsson 2008 ; Birdlife International 2004
Danemark	500 000	50 000	35 000	Noer et al. 2008 ; Gilissen et al. 2002 ; Birdlife International 2004
République tchèque	250 000	160 000	35 000	Article 4; Musilová 2009 ; Birdlife International 2004
Allemagne	100 000	250 000	400 000	J. Mooij, com. pers. ; Gilissen et al. 2002 ; Birdlife International 2004
Royaume-Uni	500 000	500 000	125 000	Harradine 1985 ; Kirby 1995 ; Birdlife International 2004
Total Europe	> 2 950 000	7 500 000	4 500 000	Delany et Scott 2006 ; Birdlife International 2004

**Figure 1.2. Estimation du nombre de colverts lâchés et des effectifs en période d'hivernage (comptages en janvier) ou du nombre de couples sur les zones de reproduction (sauf \* estimation de la population totale).**

### *Capacité des individus lâchés à survivre et se reproduire*

Il est déterminant de connaître le devenir des individus lâchés dans le milieu naturel, afin d'évaluer leur contribution à la population sauvage en termes démographiques. Cela permet d'autre part d'estimer le potentiel de ces canards à disséminer des agents pathogènes ou à se croiser avec leurs congénères sauvages. Lorsqu'on souhaite augmenter une population par un apport conséquent d'individus, on a recours au maintien en captivité de populations dite d'élevage (Bowkett 2009). En effet, le contrôle de la productivité, du phénotype et la commercialisation sont facilités par l'élevage. Ainsi, la captivité agit potentiellement sur la capacité des individus lâchés à survivre et à se reproduire dans le milieu naturel des individus lâchés.

### **Effet de la captivité sur la survie**

Le maintien de populations en captivité induit à terme des modifications de leur patrimoine génétique. Du fait de populations fondatrices à faible effectifs (Robert 2009), la dérive génétique est forte et les populations captives subissent la dépression endogamique (Kraaijeveld-Smit et al. 2006) et la perte de diversité génétique (Lande et Shanonn 1996). De plus, certains allèles vis à vis desquels la sélection est relâchée en captivité peuvent être favorisés (Tufto 2001 ; Frankham et al. 2004). Il peut en résulter des modifications comportementales et morphologiques profondes (Robert 2009), allant par exemple jusqu'à une réduction du volume cérébral chez les oiseaux d'eau en élevage (Guay et Iwaniuk 2008).

Des déficiences comportementales des individus lâchés issus de captivité sont courantes dans les programmes de réintroduction (Rantanen et al. 2010a). Elles peuvent être le résultat de modification génétique ou de l'environnement captif durant le développement. Ainsi, les individus lâchés sont particulièrement inexpérimentés vis à vis des prédateurs (Kraaijeveld-Smit et al. 2006 ; Houde et al. 2010 ; van Heezik et al. 1999). Ils sont également susceptibles d'exploiter des habitats de moins bonne qualité que les individus sauvages (Rantanen et al. 2010b). Des modifications de comportement ont été observées chez les canards colverts lâchés, en particulier la perte de l'instinct migratoire (Lincoln 1934 ; Errington et Albert 1936 *in* Brakhage 1953). Osborne et al. (2010) ont observé que les canards lâchés étaient peu craintifs de l'homme et se concentraient dans les parcs urbains où ils sont nourris, augmentant ainsi les populations d'oiseaux d'eau férales (Osborne et al. 2010). Le même phénomène est également constaté dans la Dombes (M. Benmergui, com. pers.)

Le régime alimentaire en captivité étant constitué de nourriture artificielle, l'appareil digestif peut s'avérer inapte à digérer les ressources en milieu naturel (Liukkonen-Anttila et al. 2000). Une plus faible masse corporelle résultant d'une difficulté à s'alimenter serait handicapante pour les canards lâchés. Par exemple, dans une situation de stress alimentaire dû au gel des plans d'eau, qui rend la ressource provisoirement inaccessible, la survie des colverts sauvages a été estimée à sept jours pour les mâles et cinq jours pour les femelles (Whyte et Bolen 1984). Si les canards lâchés ont une plus faible condition corporelle, ils

peuvent se montrer plus sensibles à l'absence temporaire d'accès aux ressources, ce qui peut accroître la mortalité pendant les épisodes de gel prolongés.

Il est essentiel pour évaluer la survie des canards colverts lâchés, d'estimer la part de mortalité due à la chasse. La proximité des canards colverts avec les être humains durant l'élevage pourrait entraîner, par domestication, une vulnérabilité particulièrement forte à la chasse. Deux études se sont intéressées à comparer la survie de colverts lâchés ou sauvages dans des sites où la chasse est autorisée, et ont montré des taux de survie plus faibles pour les canards lâchés, y compris pour ceux ayant déjà survécu à une première saison de chasse (Soutiere 1989 ; Dunn et al 1995). Soutiere (1989) suggère par ailleurs que la mortalité hors chasse est supérieure chez les colverts lâchés que les colverts sauvages. Bien que la connaissance de la vulnérabilité à la chasse des individus lâchés soit cruciale pour estimer leur contribution démographique à la population, aucune étude n'a comparé à ce jour la survie d'individus lâchés entre sites chassés et non chassés.

### **Effet de la captivité sur la reproduction**

La captivité pourrait diminuer la valeur reproductive des canards colverts lâchés. Par exemple, une étude a montré que la capacité reproductive de salmonidés *Oncorhynchus* spp. introduits dans le milieu naturel était diminuée de 40% par génération en élevage (Araki et al. 2007). Chez les faisans de colchide élevés en captivité, le faible succès à l'éclosion (22%) comparé à celui de faisans nés dans le milieu naturel (49%) est vraisemblablement le fait d'un fort taux d'abandon du nid par les faisanes lâchées (Sage et al. 2003). Cela pourrait être le résultat d'une sélection en élevage favorisant des lignées génétiques à la production d'œufs élevée au détriment de l'instinct de couvaison (Guéméné et al. 2001).

Les oiseaux issus d'élevage peuvent également présenter une moins bonne capacité à se reproduire pour des raisons physiologiques telles qu'un mauvais état sanitaire ou une incapacité à faire des réserves (Mayot 2006). Chez les colverts, à notre connaissance, la seule étude sur le sujet a montré que les testicules des mâles en captivité sont plus petits que ceux des mâles sauvages (Stunden et al. 1999). D'autre part, Devries et al. (2008) ont mis en évidence qu'une faible condition corporelle de la femelle de canard colvert (sauvage) se traduisait par un moindre investissement et un plus faible succès à la reproduction. Du fait de la captivité, les canards colverts lâchés pourraient présenter une plus faible condition corporelle que les canards sauvages, qui pourrait alors se répercuter sur leur capacité à transmettre leurs gènes.

Les études sur les canards colverts issus de lâchers suggèrent globalement une faible survie et une faible participation à la reproduction, même lorsque les lâchers ont lieu dans des espaces non chassés (Sellers 1973 ; Batt et Nelson 1990 ; Stanton et al. 1992 ; Osborne et al. 2010). Seule l'étude de Lee et Kruse (1973) montre une contribution significative des colverts lâchés à la population sauvage. Toutes ces études s'inscrivent dans un contexte d'introduction Nord-Américain où le nombre d'individus introduits reste faible au regard de la population comparé à la situation en Europe (Figure 1.2). Les études réalisées jusque là en Europe sont quant à elles, antérieures aux années 1970, et concernent un effectif d'oiseaux

limité (Boyd 1957), sans utilisation d'outils statistiques performants (Fog 1964 ; Wardell et Harrison 1964 ; Havlin 1991).

### **Contribution des lâchers à la population naturelle**

Les pratiques de renforcement de populations ont généralement pour objectif d'augmenter les tendances démographiques des populations cibles. Ainsi, le renforcement a participé à l'enrayement du processus d'extinction de la cigogne blanche *Ciconia ciconia* en France (Massemin-Challet et al. 2006). Cependant, la contribution des individus lâchés à la population sauvage dépend de leur capacité individuelle à se reproduire, laquelle peut s'avérer déficiente. L'augmentation de la population attendue par le renforcement pourrait alors être limitée comme cela a été montré récemment chez la foulque caronculée *Fulica cristata*, lâchée dans un objectif de conservation (Martínez-Abraín et al. 2011). Dans ce même contexte, il a été suggéré que le potentiel des canards colverts captifs à augmenter durablement les populations sauvages était faible (Bailey 1979 ; Bednarik et Hansen 1965 *in* Batt et Nelson 1990).

Plus qu'à augmenter les populations sauvages, le renforcement de population de canard colvert vise à augmenter les opportunités de tir et donc le prélèvement. Selon la valeur reproductive des oiseaux lâchés, les populations sauvages pourraient soit bénéficier d'un soutien démographique, soit à minima ne pas voir leur population diminuer malgré un tableau de chasse croissant. La modélisation est un bon outil pour estimer l'effet d'une modification du prélèvement sur la démographie de la population sauvage. A ce jour, aucune tentative de modélisation de ce type n'a été entreprise pour évaluer la contribution des individus lâchés à la dynamique d'une population naturelle exploitée de canards colverts.

### ***Conséquences délétères potentielles pour la population naturelle***

A l'occasion du renforcement de la population, certains facteurs peuvent avoir des répercussions démographiques indirectes et négatives pour la population réceptrice. Le renforcement, parce qu'il implique l'introduction d'individus allochtones, peut i) entraîner une compétition avec les individus résidents, ii) introduire des pathogènes ou iii) amener des modifications génétiques ayant des répercussions comportementales ou morphologiques sur la population. L'ensemble de ces effets peuvent modifier les processus évolutifs. Les différentes conséquences potentielles sur la population réceptrice, en particulier lorsque les individus introduits proviennent d'élevage, sont considérées une à une ci-dessous (pour plus de détails, voir Article 1).

### **Compétition**

L'élevage d'individus captifs se pratique toujours à des niveaux de densités d'individus plus forts que ceux rencontrés à l'état naturel, et des comportements agressifs peuvent être favorisés. En conséquence, une fois lâchés dans le milieu naturel ces individus peuvent

entrer en compétition directe avec les individus résidents pour l'accès à la ressource ou pour des sites de reproduction. Par exemple, les bourdons échappés de serre entrent en compétition pour les ressources avec les individus natifs (Ings et al. 2006). Il a également été montré que la période de reproduction en captivité est plus étendue chez les saumons d'élevage. Ainsi lorsqu'ils arrivent sur le lieu de ponte, les poissons échappés peuvent détruire les nids des femelles sauvages et remplacer les œufs par les leurs (Webb et al. 1991).

### **Transmission de pathogènes**

Dans les élevages, les conditions sont propices au développement d'agents infectieux tels que les virus et les bactéries, générant parfois l'apparition de souches particulièrement virulentes (Lebarbenchon et al. 2008 ; Mennerat et al. 2010). Les lâchers massifs de canards provenant d'élevage peuvent donc introduire de nouveaux pathogènes dans le milieu naturel (Cunningham 1996). La probabilité d'échange de ces pathogènes entre individus lâchés et sauvages est ensuite accrue par le partage des mêmes ressources ou habitats par les oiseaux des deux catégories (Millán 2009). Les vecteurs de certaines maladies étant absents du site avant le lâcher, les populations sauvages peuvent ne pas disposer d'immunité (UICN 1998). Par exemple, le parasite du saumon *Lepeophtheirus salmonis* infecte les poissons sauvages situés à proximité des élevages (Morton et al. 2004). De même, le trypanosome du bourdon *Crithidia bombi* serait transmis aux bourdons sauvages par les bourdons d'élevage échappés des serres (Colla et al. 2006). Enfin, le renforcement de perdrix rouges et de lapins seraient responsables respectivement de la transmission de vers parasites et de gale sarcoptique dans la population cible (Villanúa et al. 2008 ; Navarro-Gonzalez 2010).

Dans un rapport, le Fish and Wildlife Service Américain présente le risque des lâchers de colverts (USFWS 2003) dans la transmission d'entérite à virus à la faune sauvage (Converse et Kidd 2001). Des corrélations existent entre la présence de ce pathogène et les lieux où de fortes densités de colverts lâchés interagissent avec des colverts sauvages. De plus, la présence de vaccin contre ce virus a été détectée chez des canards sauvages à proximité de réserves de chasse pratiquant le lâcher de canards colvert et leur vaccination (USFWS 2003).

Le canard colvert constitue l'un des hôtes naturels principaux des virus influenza A faiblement pathogènes, un type de virus causant des symptômes modérés pour les canards colverts (Latorre-Margalef et al. 2009 ; Jourdain et al. 2010). Cependant, il s'agit d'un virus pouvant évoluer vers des formes hautement pathogènes, provoquant de fort taux de mortalité dans les élevages de volaille contaminés et pouvant se transmettre à l'Homme (Keawcharoen et al. 2008). En Europe, une étude a détecté la présence de virus influenza A dans un élevage de colverts destinés aux lâchers (Bragstad et al. 2005). Ce virus se dispersant vraisemblablement depuis les infrastructures humaines vers la faune sauvage, les élevages de colverts de chasse pourraient être de bons vecteurs de transmission (Gauthier-Clerc et al. 2007).

## Génétique

L'hybridation, au sens du croisement d'individus provenant de différentes populations (Rhymer et Simberloff 1996), peut se produire lors de contacts entre individus sauvages et individus échappés d'élevage (Norén et al. 2005 ; Kidd et al. 2009), délibérément introduits pour la conservation (Ciborowski et al. 2007) ou introduits pour augmenter le prélèvement (Blanco-Aguiar et al. 2008 ; Barbanera et al. 2010). Si les hybrides sont fertiles et se croisent avec l'une ou les deux populations parentales, il y peut y avoir introgression (Rhymer et Simberloff 1996), c'est à dire l'existence d'un flux de gènes entre les populations dont les individus s'hybrident. L'introgression a été montrée entre individus d'origine domestique et des souches sauvages chez de nombreux taxons : plantes (Keller et al. 2000), poissons (Winkler et al. 2011), oiseaux (Barbanera et al. 2010) et mammifères (Kidd et al. 2009). Les conséquences négatives de l'hybridation varient selon le degré d'introgression (Allendorf et al. 2001 ; Fitzpatrick et al. 2010), allant d'effets mineurs ou restreints (Scandura et al. 2011; Winkler et al. 2011) à des diminutions de valeur sélective préoccupantes (McGinnity et al. 2003). Deux études suggèrent même que l'introgression pourrait conduire à l'extinction de populations natives (Saltonstall 2002 ; Hegde et al. 2006).

Par ailleurs, l'introgression de gènes engendre potentiellement des modifications comportementales dans la population réceptrice. Ce pourrait être le cas chez la caille de blés *Coturnix coturnix* et l'outarde canepetière *Tetrax tetrax* où le comportement migrateur est menacé par le lâcher d'individus captifs (Derégnaucourt et al. 2005 ; Villers et al. 2010). Enfin l'introgression génétique d'individus d'origine captive peut entraîner des modifications morphologiques handicapantes pour la population sauvage (Tufto 2001). Cela a été mis en évidence par exemple pour les œufs du saumon royal *Oncorhynchus tshawytscha* dans les rivières situées à proximité d'élevages (Heath et al. 2003).

L'effet des lâchers de canards colverts a été mis en évidence sur le génotype du canard noir d'Amérique *Anas rubripes* avec lequel le colvert s'hybride. Des colverts ont été massivement lâchés dans des régions où nichait traditionnellement le canard noir d'Amérique, entraînant des hybridations et diminuant ainsi en moins d'un siècle la différenciation génétique existant entre ces deux espèces (Mank et al. 2004). De même, plusieurs espèces de canards sont menacées par l'hybridation avec les canards colverts lâchés ou introduits pour la chasse (Fowler et al. 2009; Fox 2009; Kulikova et al. 2004; Pérez-Arteaga et al. 2002; Rhymer et al. 1994; Williams et al. 2005). D'autre part, l'introduction de traits inadaptés, développés par les canards lâchés et transmis aux colverts sauvages, est suspectée sans être prouvée (USFWS 2003). Dans le cadre d'une revue sur les effets génétiques des lâchers à large échelle d'animaux et plantes exploitées, Laikre et al. (2010a) pointent le manque de connaissances concernant notamment le canard colvert. Des effets génétiques délétères ont en revanche été largement mis en évidence sur les populations sauvages de poissons soumises à l'hybridation : perte de variabilité génétique, perte d'adaptation, changement dans la composition de la population et/ou changement de la structure génétique de la population (Encart 1.1).

### Encart 1.1 : Conséquences génétiques des renforcements massifs

De manière générale, les effets négatifs de l'hybridation intraspécifique sont moins évidents que ceux de l'hybridation interspécifique (Allendorf et al. 2001). Il est même au contraire considéré que l'hybridation intraspécifique peut être la source d'une diversité génétique accrue (Allendorf et al. 2001). Par exemple, le renforcement du saumon atlantique en Espagne a effectivement apporté de la diversité génétique (Ciborowski et al. 2007). Cependant, il a été montré que la conséquence génétique négative du renforcement massif de populations pouvaient se traduire par un flux de gènes résultant potentiellement en une perte d'adaptation, un changement dans la composition de la population ou une diminution de la variabilité génétique (Figure 1.1 ; Laikre et al. 2010a).

D'autre part, même si le flux de gène est limité, dans le cas de populations sauvages à petits effectifs, une perte de diversité génétique dans la population sauvage peut être observé par un effet démographique de diminution de la population et donc de l'effectif efficace.

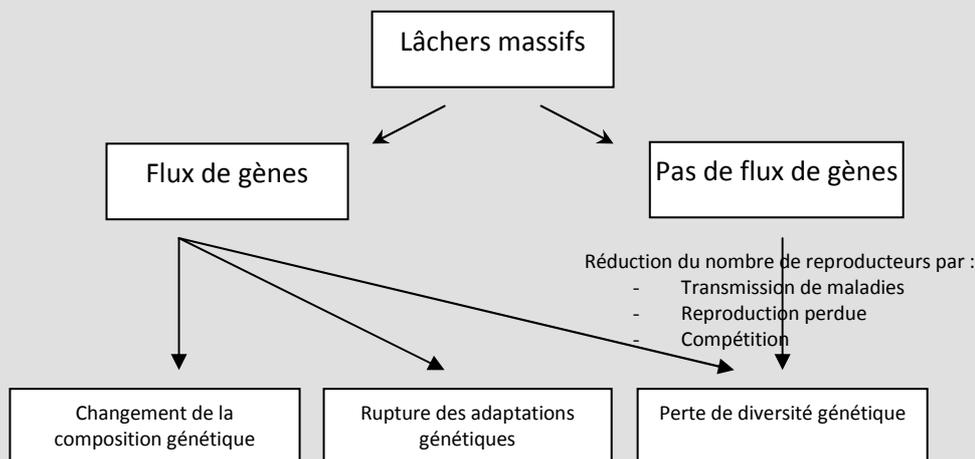


Figure 1.3. Schémas des voies par lesquelles les lâchers massifs peuvent changer les caractéristiques génétiques au sein de la population sauvage. Adapté d'après Laikre et al. (2010a)

## Objectifs de la thèse

[Article 2]

Le lâcher de colverts ne bénéficie pas à ce jour de l'attention qu'il requiert. Malgré la généralisation de cette pratique en Europe, aucune étude poussée n'a été menée sur ce continent pour évaluer avec précision la capacité de ces individus à survivre, les facteurs liés à leur survie, la contribution des colverts à la population cible, ou encore les conséquences pour la santé, le patrimoine génétique et la morphologie des individus sauvages. Faisant le constat de ces lacunes, cette thèse a pour objectif d'apporter des éléments de réponse sur les conséquences d'une pratique pourtant massive -en termes de nombre d'individus lâchés par rapport à la population réceptrice- et continue depuis plus de 30 ans (Article 2). Les travaux se sont déroulés dans un cadre scientifique utilisant les outils statistiques, génétiques et de modélisation issus des recherches récentes dans ces différentes disciplines. Cette thèse se décline en quatre parties.

Dans la première partie (Chapitre 2), nous nous sommes attachés aux effets de l'élevage en captivité sur les colverts destinés au lâcher. Puisque les individus lâchés ne peuvent pas être discriminés phénotypiquement des individus sauvages (Byers et Cary 1991 ; Manin 2005), nous avons étudié le patrimoine génétique du colvert en élevage (Article 3). Dans le but de détecter des différences pouvant influencer leur survie dans le milieu naturel, nous avons focalisé notre étude de la diversité génétique sur des marqueurs sélectionnés impliqués dans la réponse immunitaire (Article 4). S'agissant des aptitudes à s'alimenter en nature, nous avons comparé certains des traits comportementaux et morphologiques liés à l'alimentation entre oiseaux venant d'être lâchés et oiseaux sauvages. De plus, nous avons évalué la capacité d'adaptation aux ressources du milieu naturel des oiseaux issus de captivité, plusieurs mois après le lâcher par l'étude du système digestif, du régime alimentaire et de la condition corporelle (Article 5).

La seconde partie (Chapitre 3) traite des déplacements, de la survie et de la reproduction des colverts une fois lâchés à partir de données de capture-marquage-recapture. Dans un premier temps, les données acquises nous renseignent sur les patrons généraux de prélèvements des individus à la chasse. La dispersion et la mobilité des colverts lâchés avant et après la chasse ont ensuite été analysés (Article 6). L'effet relatif de la chasse et des autres causes de mortalités sur la probabilité de survie des colverts jusqu'à leur première saison de reproduction sont évalués. Enfin, nous décrivons les preuves de reproduction des colverts lâchés en milieu naturel.

La troisième partie (Chapitre 4) exploite les données précédentes pour modéliser la contribution des individus lâchés à la démographie de la population naturelle de canards colverts. Ce volet fait intervenir une projection de la population en fonction de différents scénarios de prélèvements des individus lâchés et sauvages. A partir de ces résultats, et constatant par ailleurs une augmentation du prélèvement en Camargue au cours des deux dernières décennies (Mondain-Monval et al. 2009), nous avons comparé la survie des colverts sauvages avant la pratique du lâcher avec celle des oiseaux actuels, après trente années de lâchers massifs (Article 7).

Enfin, la dernière partie (Chapitre 5) s'attache à évaluer les conséquences sanitaires, génétiques et morphologiques des lâchers de colverts sur la population cible. Nous avons étudié le potentiel des canards colverts lâchés :

- En tant que vecteurs de virus de la grippe Influenza A dans le milieu naturel (Article 8)
- Pour modifier l'intégrité génétique des populations de canards colverts (Article 3 et 4)
- Pour entraîner à moyen terme des modifications morphologiques au sein de la population sauvage (Articles 9 et 10).

Les résultats acquis au cours de cette thèse sont ensuite discutées (Chapitre 6) dans un cadre plus large, qui prend en compte des considérations socio-économiques, afin de pouvoir proposer de nouvelles mesures de gestion du canard colvert, visant en particulier à intégrer l'existence des lâchers dans la gestion de l'espèce.

## CHAPITRE 2

---

### 2. EFFET DE LA CAPTIVITE

## Différenciation génétique

[Article 3]

[Article 4]

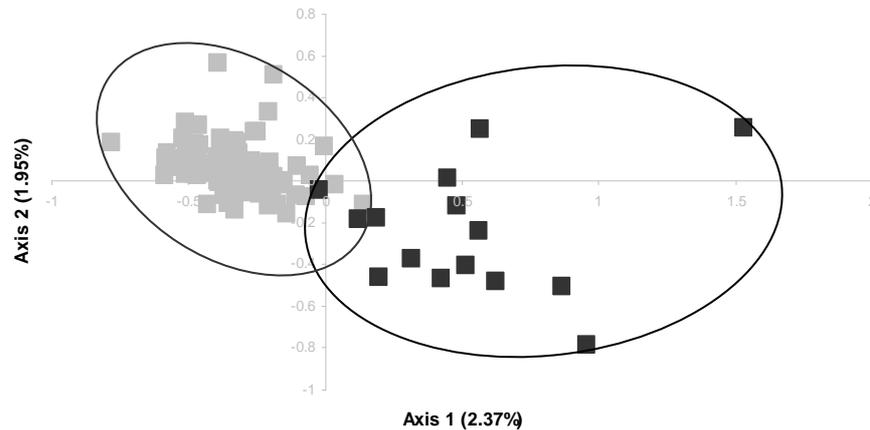
Aucune des tentatives visant à discriminer morphologiquement colverts lâchés et colverts sauvages n'a abouti à ce jour (Byers et Cary 1991 ; Fournand 1992 ; Manin 2005). L'application de nombreux marqueurs moléculaires développés aujourd'hui chez le canard colvert (Sorenson et Fleischer 1996 ; Sorenson et al. 1999 ; Maak et al. 2003 ; Denk et al. 2004 ; Huang et al. 2005 ; Kraus et al. 2011) nous a permis de rechercher de façon puissante d'éventuelles différences génétiques entre les deux catégories d'oiseaux. Les canards colverts dans les élevages sont généralement le produit de souches développées depuis plus de trente ans, par croisements entre individus sauvages et souches issues de la production alimentaire (Cheng et al. 1978). Du fait de la faible introduction de canards colverts sauvages dans les élevages, l'effet de la dérive génétique suggère une signature singulière des individus captifs sur un ensemble de marqueurs neutres. Cependant, si les colverts lâchés issus d'élevage survivent et sont capables de se reproduire et s'hybrider dans le milieu naturel avec les colverts sauvages, l'apport continu d'individus dans la population naturelle pendant trente ans pourrait avoir pour effet l'absence de discrimination génétique des colverts sauvages modernes avec les colverts lâchés.

Nous avons donc procédé à l'échantillonnage de colverts sauvages prélevés avant 1975 (puis naturalisés), c'est à dire antérieurement au développement des lâchers massifs en Europe, afin d'établir un génotype sauvage témoin antérieur au potentiel flux de gènes. Les résultats présentés ci-dessous proviennent pour une part d'une étude réalisée en France à partir de quatre types d'échantillons collectés (i) dans les musées et collections privées avant 1975, (ii) dans cinq élevages actuels, (iii) dans une aire protégée constituant un site d'hivernage majeur en Camargue et non chassée, et (iv) dans les tableaux de deux chasses de Camargue (Article 3). D'autre part, certains résultats proviennent d'une étude réalisée en République tchèque via l'échantillonnage récent de six élevages et sept sites de reproduction de colverts en milieu naturel (Article 4). L'extraction de l'ADN et le séquençage pour les analyses des deux articles se sont déroulés dans le même laboratoire tchèque dans le cadre d'une collaboration entre l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) et l'Institut de Biologie des Vertébrés de l'Académie des Sciences de République Tchèque.

### *Marqueurs neutres*

L'étude menée en France nous a permis de détecter une différenciation génétique claire entre colverts lâchés et colverts sauvages témoins ( $F_{ST} = 0,052$ ), même si les deux groupes montrent un léger chevauchement (Figure 2.1). Les échanges pratiqués par les éleveurs entre les différentes souches de colverts destinés au renforcement pour la chasse (Eleveurs de gibier, com. pers.) ont conduit à une homogénéisation génétique de ces souches, qui se traduit par une signature génétique commune à l'ensemble des colverts lâchés, toutes origines confondues. Le même patron est détecté dans l'autre étude à partir de données modernes uniquement : en Tchéquie, les colverts lâchés peuvent être différenciés

génétiqnement des colverts sauvages se reproduisant dans la région ( $F_{ST} = 0,055$  ; Article 4). La différenciation génétique entre les deux groupes a vraisemblablement été rendue possible par un effet fondateur au moment de la création de la souche d'élevage et de la dérive génétique qui s'ensuit, réduisant l'occurrence des allèles rares (Frankham et al. 2004). Nous avons d'ailleurs constaté une diminution de la diversité génétique dans les élevages sur des marqueurs neutres : 25% en France et 39% en République Tchèque de richesse allélique en moins, comparée respectivement aux populations sauvages historiques et modernes.



**Figure 2.1.** Premier plan de l'analyse factorielle des correspondances (AFC) montrant les relations entre les génotypes des colverts collectés en France avant l'apparition massive des lâchers ( $N = 15$ , carrés noirs) et de cinq souches différentes de colverts d'élevage français ( $N = 98$ , carrés gris). Réalisé à partir des allèles obtenus sur 15 locus (Article 3).

### *Marqueurs sélectionnés*

Une perte de diversité génétique dans les élevages comparée à la population naturelle a également été constatée sur un marqueur non neutre : un gène appartenant au complexe majeur d'histocompatibilité impliqué dans la réponse immunitaire (Article 4). Cela montre que la population de canards issus d'élevage possède certainement une moindre capacité à faire face aux nombreux pathogènes qu'elle rencontre une fois lâchée dans le milieu naturel (Jourdain et al. 2007). La modification génétique avérée chez les colverts lâchés pourrait globalement se traduire par des traits comportementaux ou morphologiques particuliers, susceptibles de réduire la survie des individus captifs une fois lâchés dans le milieu naturel.

## **Différenciation morphologique**

**[Article 5]**

### *Appareil digestif*

La nourriture distribuée en captivité étant constituée d'aliments composés, l'appareil digestif des oiseaux captifs pourrait voir réduite sa capacité à digérer un aliment naturel (Liukkonen-Anttila et al. 2000). L'œsophage, les intestins et les cæca des canards colverts en captivité sont en fait similaires à ceux des oiseaux sauvages (Article 5). En revanche, le gésier est de

plus petite taille chez les oiseaux gardés en élevage sans doute du fait de l'ingestion d'aliments déjà broyés en élevage. De plus la condition corporelle (rapport du poids sur la taille) est réduite chez les canards en captivité, et ce malgré un accès *ad libitum* à la nourriture.

Le système digestif est constitué d'organes plastiques, et la différence morphologique constatée peut aussi bien être d'origine environnementale que génétique. Quelques mois après le lâcher, on constate en effet que le gésier des colverts élevés en captivité s'est développé pour se rapprocher de la taille de celui des colverts sauvages (Figure 2.2). Ce résultat concorde avec la capacité du système digestif des oiseaux à se modifier en réponse à un changement d'alimentation (Miller 1975 ; Heitmeyer 1988 ; Kehoe et al. 1988).

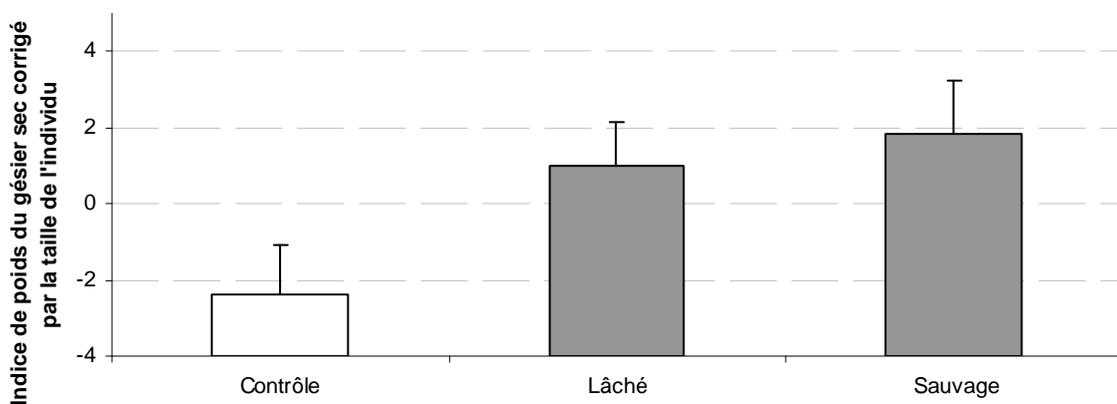
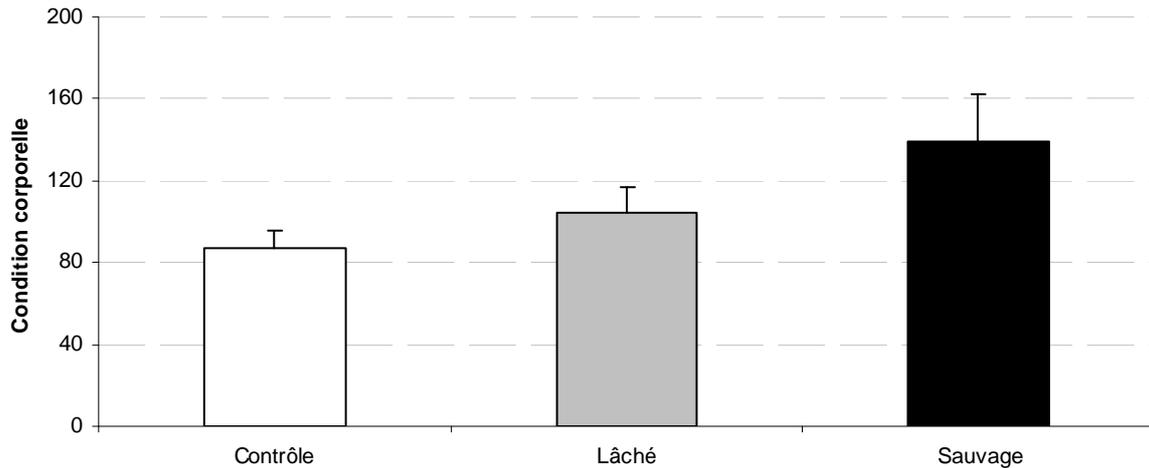


Figure 2.2. Poids moyen du gésier (corrigé par la taille de l'individu) de trois groupes de colverts en Camargue : d'origine captive restés en élevage (Contrôle,  $N = 20$ ), lâchés jeunes dans le milieu naturel 3 ou 5 mois avant l'examen (Lâché,  $N = 25$ ) et d'origine présumée sauvage ( $N = 17$ ). Les groupes de couleurs différentes sont significativement différents (Effet groupe :  $F_{2,55} = 12,1$ ;  $P < 0,0001$  ; Test de Bonferroni  $P < 0,0004$  entre contrôle et les deux autres groupes). L'intervalle de confiance à 95% est représenté. Tous les individus échantillonnés ont été prélevés pour moitié sur chacun des mois de septembre et novembre 2009 (Article 5).

### Condition corporelle

La condition corporelle des oiseaux d'origine captive, même si elle s'est améliorée après leur lâcher, n'atteint pas la condition des individus sauvages (Figure 2.3). Ce résultat suggère des contraintes durables de la captivité sur les canards colverts lâchés, probablement d'origine génétique. On peut formuler l'hypothèse que le comportement de recherche alimentaire ou d'exploitation des ressources naturelles soit déficient par suite d'une domestication en élevage.



**Figure 2.3.** Condition corporelle de trois groupes de colverts en Camargue : d'origine captive restés en élevage (Contrôle,  $N = 20$ ), lâchés jeunes dans le milieu naturel 3 ou 5 mois avant l'examen (Lâché,  $N = 25$ ) et d'origine présumée sauvage ( $N = 17$ ). Les groupes de couleurs différentes sont différents [Effet groupe :  $F_{2,55} = 18,2$ ;  $P < 0,0001$  ; Les tests de Bonferroni montrent une différence significative du groupe Sauvage avec Contrôle et Lâché ( $P < 0,0001$ ) et une différence marginale ( $P = 0,07$ ) entre Contrôle et Lâché]. L'intervalle de confiance à 95% est représenté. Tous les individus échantillonnés ont été prélevés pour moitié sur chacun des mois de septembre et novembre 2009 (Article 5).

## Différenciation comportementale

### *Budget temps*

Les jeunes colverts lâchés pourraient éprouver des difficultés à se nourrir du fait de leur inexpérience du milieu naturel (Mathews et al. 2005). L'analyse comparée du comportement en nature des canards lâchés et de congénères sauvages n'a pas mis en évidence de différences dans la part de temps passé à s'alimenter, quelles que soit les modalités étudiées (Figure 2.4). Cependant les résultats sont à nuancer car les canards se nourrissent principalement la nuit (Tamisier et Dehorter 1999) et cette étude a été conduite en journée afin de mettre en évidence un comportement potentiellement inadapté des colverts lâchés.

Comportement	Lâchés	Sauvages	t-test de student apparié		
	Proportion $\pm$ erreur type		t	dl	P
Actif (alimentation, nage, vole, interactions...)	0,47 $\pm$ 0,06	0,48 $\pm$ 0,05	0,06	14	0,95
Alimentation, nage	0,46 $\pm$ 0,06	0,44 $\pm$ 0,06	-0,52	14	0,61
Alimentation	0,23 $\pm$ 0,05	0,27 $\pm$ 0,06	0,98	14	0,34

**Figure 2.4.** Proportion des colverts lâchés et sauvages étant actifs, en recherche alimentaire (alimentation + nage) ou en train de s'alimenter pendant les heures de la journée (Article 5). Le balayage visuel des oiseaux

présents sur un étang d'une réserve non-chassée de Camargue a été conduit pendant 15 journées, réparties sur trois mois après le lâcher de 300 colverts (17 juin – 10 septembre 2010).

### *Régime alimentaire*

Les oiseaux lâchés pourraient se montrer incapables d'exploiter les mêmes ressources que les oiseaux sauvages, ou ne pouvoir exploiter qu'une partie d'entre elles. Les contenus digestifs d'oiseaux tués à la chasse et identifiés comme lâchés ou sauvages (par marquage préalable, voir chapitre 3) ont été comparés pour deux chasses camarguaises, sans que ne soient mises en évidence des différences de régime alimentaire (Article 5). On note cependant une proportion plus forte d'oiseaux d'élevage ayant ingéré du blé provenant certainement d'agraine (33% des individus contre 20%).

### *Réponse aux prédateurs*

Le comportement en présence de prédateurs peut également être affecté par les conditions de captivité, qui favorisent la faible réactivité émotionnelle et donc une moindre perception du danger (Desforges et Wood-Gush 1975 ; Rantanen et al. 2010a). Des indices suggèrent que la prédation naturelle sur les individus peut être forte dans les semaines suivant le lâcher : au cours de deux années successives, 4% et 8% des marques nasales (système d'identification individuel des canards) posées sur des individus lâchés dans une aire protégée camarguaise ont été retrouvées à proximité d'un terrier de renard. La plupart de ces marques étaient fermées, attestant que celles-ci n'avaient pas été perdues par suite d'une pose défectueuse (Guillemain et al. 2008a). Malheureusement, l'impact de la prédation naturelle n'a pas pu être estimé plus précisément car certaines marques ont été retrouvées longtemps après la dernière observation visuelle de l'individu (jusqu'à 18 mois après). On ne peut donc pas dater avec précision la prédation.

### **Conséquences en termes de valeur sélective**

Les résultats présentés dans ce chapitre suggèrent que la captivité a des effets dépréciateurs, sur la capacité des colverts à développer une réponse immunitaire efficace, à posséder les ressources énergétiques suffisantes pour un succès reproducteur élevé (du fait d'une faible condition corporelle) ainsi qu'à adopter un comportement anti-prédateur adapté. Le chapitre suivant considère les aspects de survie et de reproduction d'un point de vue quantitatif. En particulier, la déficience du comportement anti-prédateur devrait se traduire par une forte vulnérabilité des colverts lâchés au moment de l'ouverture de la chasse.

## **CHAPITRE 3**

---

### **3. SURVIE ET REPRODUCTION DES CANARDS COLVERTS LACHES**

## Méthodes de marquage

Pour comparer la survie des canards lâchés à celle des canards sauvages, il est indispensable d'utiliser les mêmes techniques de marquage et d'analyse de données. C'est ce qui a été fait pour la première fois en France par Legagneux (2007) en Brenne, dans le département de l'Indre. Nous avons poursuivi cette démarche de baguage des canards lâchés pour la chasse et l'avons étendue à la Camargue. Tamisier et Dehorter (1999) estimaient le nombre de colverts lâchés en Camargue durant les années 1990 à environ 30 000 mais notre estimation actuelle, issue d'échanges avec les éleveurs locaux, est de plus de 50 000. En Brenne, 30 000 à 50 000 canards colverts sont lâchés chaque année depuis les années 80 (F. Bourguemestre, com. pers.).

Année de baguage (i)	BRENNE				CAMARGUE				CAMARGUE		
	Lâcher de renforcement				Lâcher de renforcement				Lâcher de tir		
	No d'individus		Retour de bague (%)		No d'individus		Retour de bague (%)		No d'individus	Retour de bague (%)	
	bagués	marqués	i	i+1	bagués	marqués	i	i+1		i	i+1
2002	1638	-	30,6	1,9	-	-	-	-	-	-	-
2003	1671	-	36,7	2,4	-	-	-	-	-	-	-
2004	362	-	30,7	1,9	-	-	-	-	-	-	-
2008	1848	942	30,1	1,4	1018	-	23,0	1,5	-	-	-
2009	838	414	35,8	0,2	1938	228	21,2	1,3	5428	38	0,5
2010	-	-	-	-	2129	202	20,7	?	100	13	?
TOTAL	6357	1356	32,8	1,6	5085	430	21,6	1,4	5428	25,7	0,5

**Figure 3.1. Nombre de canards colverts bagués et équipés de marques nasales avant d'être lâchés dans des domaines de chasse de deux régions françaises selon deux modalités. Le pourcentage de bagues retournées pendant la saison de chasse suivant le baguage (i) ainsi que durant la saison suivante (i+1) est indiqué. Ce tableau ne prend pas en compte les 600 canards colverts équipés de marques nasales lâchés dans une réserve non-chassée entre 2009 et 2010.**

Les oiseaux bagués dans le cadre de lâchers de renforcement en Camargue l'ont été dans des domaines de chasses privée ou communale, ainsi qu'à titre expérimental, dans un espace protégé où ne se pratique pas la chasse, afin d'évaluer la part relative de la chasse dans la mortalité de ces oiseaux. De plus, des oiseaux de tir, élevés pour les besoins d'une chasse commerciale à la journée (oiseaux lâchés sur le lieu d'élevage, voir Annexe 1) ont également été bagués en Camargue ( $N = 5428$  en 2009). La pose d'une marque nasale en plus d'une bague permet d'identifier les canards à distance par la lecture de leur code d'identification, sans besoin de recapture physique (Guillemain et al. 2008a). De telles marques ont été posées sur 2386 oiseaux pour permettre d'augmenter la qualité de l'information concernant la survie et les déplacements des canards lâchés sans nécessiter de recapture ni de reprise des individus (Encart 3.1), et afin d'attester la reproduction de femelles lâchées.

**Encart 3.1 : Méthodes de capture-marquage-recapture utilisées**

Les méthodes de capture-marquage-recapture (CMR) sont basées sur la reconnaissance des individus grâce à des marques posées lors de leur première capture (bagues et marques nasales chez les canards, Guillemain et al. 2008a). L'échantillonnage régulier [mensuel (Article 5 et 6) ou annuel (Article 7)] permet la recapture (nécessaire dans le cas d'une bague, du fait de la petitesse des caractères) ou la relecture à distance (dans le cas d'une marque nasale) des individus, informations compilées ensuite sous forme d'historiques indiquant si l'individu est contacté ou non lors de l'échantillonnage. Le modèle prenant en compte cette information est connue comme le modèle de Cormack-Jolly-Seber « CJS » (Lebreton et al. 1992) et a été utilisé dans l'article 5. Dans le cas de populations exploitées, l'information issue d'individus repris à la chasse est informative et constitue la base du modèle de Brownie (Brownie et al. 1985) adopté dans l'article 7. Burnham (1993) a amélioré ce dernier modèle en faisant la synthèse de cette approche (Brownie) avec celle des recaptures (CJS) lorsque les deux informations sont disponibles. La méthode de Burnham a été adoptée dans le poster présenté en Annexe 2.

A partir des historiques de capture-recaptures (et éventuellement reprises) pour de nombreux individus, on peut modéliser la population pour obtenir les paramètres essentiels que sont la survie, la probabilité de reprise à la chasse ou la probabilité de recapture vivant. Ces paramètres peuvent ensuite être comparés entre classes de sexes, d'âge, périodes ou sites (Lindberg 2010).

Dans l'article 6, le modèle de Lindberg et al. (2001) a été adopté. Il s'appuie sur un modèle dit en "échantillonnage robuste" ("Robust design" en anglais; Pollock 1982). L'échantillonnage robuste partitionne l'occasion de capture en plusieurs occasions secondaires entre lesquelles la population ne subit ni mortalité, ni immigration ni émigration, et est donc considérée comme "fermée". La probabilité de capture est évaluée séparément entre les sessions primaires et secondaires, permettant alors d'évaluer la probabilité de voir un individu, connaissant sa présence. Ce modèle donne l'occasion d'aborder de nouvelles questions sur les mouvements ou les traits d'histoire de vie (Kendall et Bjorkland 2001). Le modèle de Lindberg ajoute l'information obtenue à partir des retours de bagues d'individus tués à la chasse. Il nous a permis de modéliser la survie et les déplacements des colverts lâchés en fonction des mois chassés ou non chassés (Article 6).

L'adéquation des données au modèle utilisé est analysée par des tests d'ajustement (GOF pour "goodness of fit" en anglais) qui s'apparentent à des tests de  $\chi^2$  (Lebreton et al. 1992). L'étape suivante consiste à tester un certain nombre de modèles correspondant à des prédictions, et qui diffèrent par les variables prises en compte (par exemple différence de survie attendue entre sexes durant les mois de printemps et d'été car les femelles sont potentiellement plus soumises à la prédation lors de l'incubation des œufs). La sélection du modèle le plus en adéquation avec les données s'effectue à l'aide d'un critère de qualité du modèle vis-à-vis des données, le "QAIC" (Quasi Akaike Information Criterion).

Lorsqu'on baguette uniquement des jeunes et pas d'adulte comme c'est le cas des colverts lâchés (Figure 3.1), la survie des juvéniles n'est pas estimable dans un modèle de baguage-reprise (Brownie et al. 1985). En revanche, l'utilisation de marques nasales multiplie les recaptures par la possibilité de lire les codes individuels à distance, ce qui nous a permis d'appliquer des modèles de type CJS, Burnham ou Lindberg.

## **Baguage - Reprise**

### *Taux de retour des bagues*

Lorsqu'un individu bagué est tué à la chasse, la transmission de l'information portée par la bague est un préalable déterminant pour modéliser la population, mais cette transmission n'est pas toujours réalisée soit parce que l'individu n'est pas récupéré (« crippling loss »), soit parce que la bague n'est pas renvoyée (Lebreton 2005). On constate par la Figure 3.1 que le taux de retour des bagues de colverts lâchés varie beaucoup entre les régions. A priori, ce phénomène pourrait être dû à une variabilité interrégionale de la survie selon les régions, par exemple du fait de pressions de chasse différentes. Cependant, la modélisation de la survie à l'aide des marques nasales nous permet de contrôler ce facteur, et fournit des estimations de probabilités de survie similaires entre la Camargue et la Brenne (voir ci-après). Pourtant, la proportion des bagues d'oiseaux repris à la chasse et dont l'information nous a été transmise est supérieure en Brenne. La variabilité de cette proportion semble donc plus liée au taux de renvoi des bagues par les chasseurs après que l'oiseau ait été prélevé, lequel dépend certainement de la communication réalisée auprès de ces acteurs, ainsi que de l'intérêt local de ceux-ci pour les programmes scientifiques menés (Guillemain 2010).

### *Répartition temporelle*

Les reprises des oiseaux bagués débutent à l'ouverture de la chasse, soit en général deux mois après le lâcher. En Camargue, la majorité des reprises a ainsi lieu sur place (92%) et dès le mois d'août (56%) (Figure 3.2). Une analyse de variance (Modèle complet :  $F_{15,116} = 58,4$  ;  $R^2 = 0,15$  ;  $P = 0,003$ ) confirme que les reprises sur place sont plus fréquentes que les autres reprises ( $F_{1,116} = 9,1$  ;  $P = 0,003$ ). Cette analyse montre que le nombre de reprises sur place est significativement plus élevé en août que d'octobre à janvier ( $F_{5,116} = 3,7$  ;  $P = 0,004$ ; Test de Bonferroni ;  $P < 0,05$  pour chaque mois), tandis que le nombre en septembre est intermédiaire ( $P = 0,41$  pour la comparaison entre août et septembre,  $P > 0,50$  pour les comparaisons entre septembre et les autres mois). A partir de septembre les reprises s'étalent dans le temps, sans différence significative de leur nombre entre les mois (Test de Bonferroni ;  $P > 0,05$ ). Enfin, l'étalement des reprises dans le temps ne dépend pas du site de lâcher en Camargue ( $F_{9,116} = 1,2$  ;  $P = 0,31$ ).

Après la première saison de chasse les reprises sont peu fréquentes, ne représentant pas plus de 2% du nombre total d'oiseaux bagués, sauf pour l'année 2003 en Brenne (Figure 3.1). Cela pourrait être dû à un taux de renvoi qui baisse lorsque les oiseaux sont prélevés moins près de leur lieu de lâcher. Cependant la distance de reprise de ces oiseaux semble similaire à celle des individus repris dans leur première année ( $N = 26$  ; 88% repris sur place ; distance moyenne = 1,0 km, voir paragraphe ci-dessous).

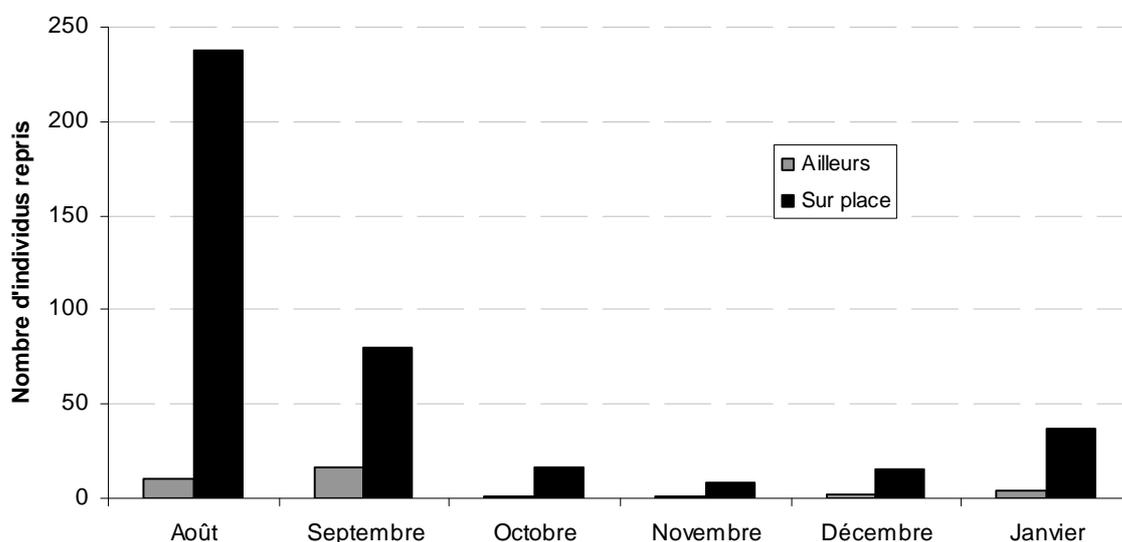


Figure 3.2. Répartition temporelle des reprises de 1938 colverts lâchés sur 11 sites en Camargue en juin – juillet 2010 au cours de la saison de chasse suivant le lâcher (21 août – 31 janvier). Il est noté si l'individu a été repris sur le domaine du lâcher (sur place) ou sur un domaine autre (Ailleurs).

### Dispersion

Nos données confirment le patron des données de Brenne obtenues entre 2002 et 2004, qui montraient que 76% des reprises avaient lieu sur l'étang même de lâcher, alors que seulement 0,2% avaient lieu en dehors de la Brenne (Legagneux et al. 2009). La dispersion moyenne des colverts repris en Camargue est de  $610 \pm 66$  m au total ( $N = 861$  ; lâchers de 2009 et 2010). Même si l'on ne considère que les oiseaux repris en dehors du domaine où ils avaient été lâchés (c'est à dire s'étant tout de même dispersés), cette distance n'est que de  $6,0 \pm 0,5$  km ( $N = 87$ ;  $d_{max} = 49,9$  km).

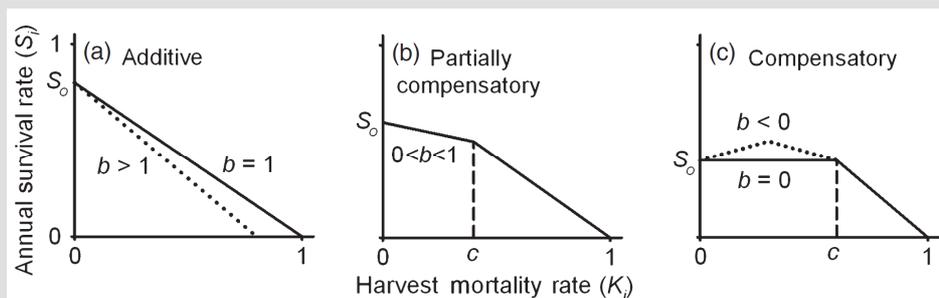
Les lâchers de tir sont associés à des distances de reprise encore plus faibles de 272 m en moyenne ( $\pm 42$  m ;  $N = 2090$  ;  $F_{1,2949} = 18,7$  ;  $P < 0,0001$ ), et seulement 2,6 km si seuls les oiseaux repris en dehors du domaine de tir sont considérés ( $\pm 0,3$  km ;  $N = 222$  ;  $F_{1,307} = 33,7$  ;  $P < 0,0001$ ). Cette distance plus faible est probablement liée à l'élevage de ces individus sur place dès l'âge d'un jour, alors que dans les lâchers "classiques", les oiseaux sont souvent élevés en dehors de la zone de lâcher. On observe le même phénomène chez les renards *Vulpes vulpes*, qui retournent systématiquement à l'élevage où ils sont nés, s'ils s'en étaient échappés (Trut 1999).

## Marquage-Lecture-Reprise

Les seules données de baguage de jeunes avant le lâcher ne permettent pas d'estimer séparément la survie des jeunes et des adultes (Encart 3.1 ; Brownie et al. 1985). En conséquence, malgré des programmes de baguage de canards colverts sauvages en Camargue et en Brenne, ces données d'individus sauvages ne peuvent pas être comparées à celles d'individus lâchés. Toutes les études ci-après sont donc basées sur des modélisations s'appuyant sur les relectures d'oiseaux équipés de marques nasales.

### Encart 3.2 : Mortalité compensatoire et additive

Les mécanismes régissant les interactions entre prélèvement et dynamique des populations constituent un thème majeur de l'étude de l'écologie des populations exploitées. Une question clé, d'intérêt à la fois théorique et appliqué, est de savoir si la mortalité due à la chasse est additionnelle au taux de mortalité naturel ( $S_0$ ), ou si l'effet du prélèvement sur la dynamique de la population est compensé.



Cette figure extraite de Sandercock et al. (2011) montre différentes hypothèses selon si a) la mortalité à la chasse est additive, c'est-à-dire que la survie annuelle diminue avec le prélèvement ( $b = 1$ ), voir est superadditive ( $b > 1$ ) dans le cas par exemple où la structure sociale est rompue ; b) la mortalité à la chasse est partiellement compensée ( $0 < b < 1$ ) jusqu'à un seuil  $c$  ; c) la mortalité due au prélèvement n'a pas d'effet sur la survie jusqu'à ce que le prélèvement dépasse un seuil  $c$ , voire qu'elle ait un effet positif sur la survie ( $b < 0$ ).

Deux mécanismes de compensation théoriques existent. La compensation par densité dépendance prédit que la reproduction et la survie des individus survivant est augmentée lorsque la population est prélevée. Dans ce cas, en condition naturelle et sans chasse, des mécanismes de densité-dépendance pourraient diminuer la survie et la production de sorte que la chasse libère ces contraintes et augmente la production et la survie des individus survivants (Lebreton 2005). Cependant, les preuves de tels mécanismes sont difficiles à tester et il est par conséquent difficile de les mettre en évidence (Lindberg et al. en révision). La compensation par hétérogénéité, quant à elle, pourrait se mettre en place lorsque le prélèvement affecte principalement les individus ayant une faible contribution à la démographie de la population.

### Effet de la chasse sur la survie

Durant deux années, trois groupes de femelles élevées en captivité ont été introduits sur trois sites de Camargue soumis à des pressions de chasse contrastées. Cette pression est estimée par la densité mensuelle moyenne de chasseurs pour 100 ha, soit respectivement 0 ; 3,1 et 21,1 pour chacun des trois sites. L'adéquation des données d'observations dans une paramétrisation de CJS conduit à considérer un modèle prenant en compte un effet de l'année (lâcher de 2009 ou 2010), du site et de l'âge sur la survie (Figure 3.2).

Site	Pression de Chasse	Année du Lâcher	N	Age			
				1 <sup>ère</sup> année		2 <sup>ème</sup> année	
				Survie	Erreur-type	Survie	Erreur-type
Réserve	0	2009	138	0,767	0,018	0,880	0,038
		2010	154	0,669	0,024		
Chasse 1	3,1	2009	79	0,858	0,016	0,931	0,023
		2010	82	0,750	0,025		
Chasse 2	21,1	2009	77	0,737	0,026	0,862	0,045
		2010	54	0,856	0,019		

**Figure 3.3. Estimations des survies mensuelles obtenues à partir du meilleur modèle considérant un effet site, âge et année du lâcher sur la survie, et un effet âge et site sur la probabilité de lecture [ $\Phi_{(\text{Age}+\text{Site})\times\text{Année}}$   $P_{\text{Age}+\text{Site}}$ ;  $\hat{c} = 2,68$ ;  $np = 11$ ;  $QAIC_c = 1595,6$ ]. D'après le poster présenté en Annexe 2 complété par les données de 2010.**

Les canes lâchées dans une zone sans chasse ne survivent pas mieux la première année que lorsqu'elles sont soumises à une pression de chasse (survie annuelle de 0,8 - 4,1% contre 2,6 - 15,9%). Les estimations tirées d'un modèle mois-dépendant considérant un effet site et âge nous permettent de discuter les causes probables de mortalité (Figure 3.4).

En premier lieu, la mortalité est forte juste après le lâcher, sur les 3 sites. Il est fréquent de considérer un coût du lâcher (« cost of release » ; Tavecchia et al. 2009) dans les programmes de réintroduction pour la conservation, se traduisant par une forte mortalité dans les quelques jours suivant l'introduction dans le milieu naturel. Du fait de comportements inappropriés (Chapitre 2) et de la forte densité de proies potentielles résultant du lâcher (Gortázar et al. 2000 ; Kostow 2009), la prédation a sans doute contribué à la mortalité visible sur les premiers mois suivant le lâcher. En particulier, la régulation des renards étant une pratique courante en Camargue et en particulier dans les domaines de chasse (Massez 2010), l'impact des prédateurs sur les populations est sans doute plus fort dans la réserve. Ceci pourrait expliquer que la survie cumulée se soit stabilisée dès le mois d'août dans les chasses alors qu'elle a continué à diminuer ce mois dans la réserve (Figure 3.4).

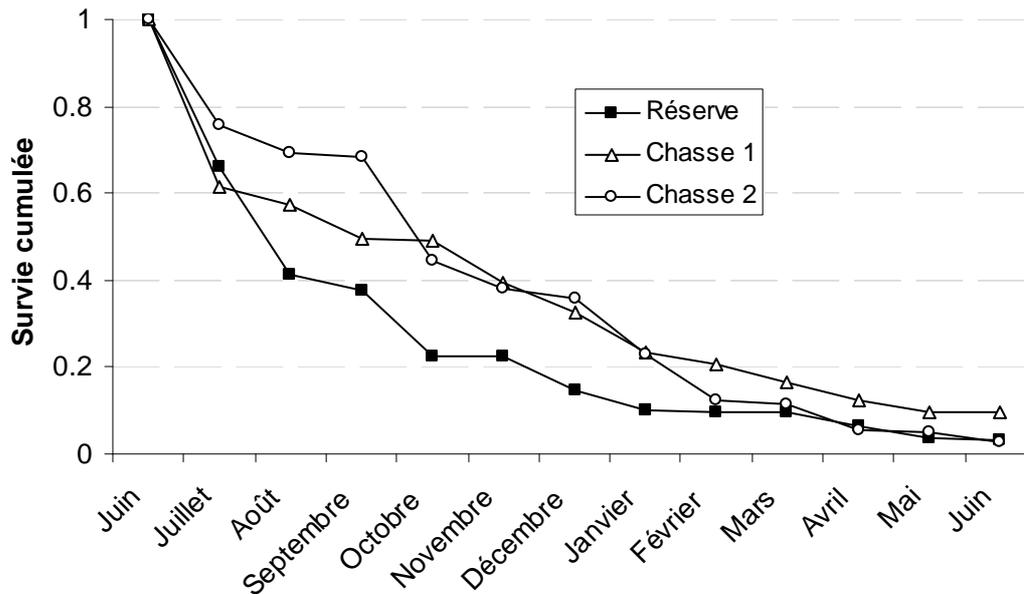


Figure 3.4. Survie cumulée des femelles colverts, lâchées à l'âge de sept semaines, sur deux années consécutives, sur trois sites de Camargue soumis à des pressions de chasse nulle (Réserve), modérée (Chasse 1) et importante (Chasse 2). Ces estimations sont générées à partir d'un modèle âge et mois-dépendant sur la survie et âge-dépendant sur la probabilité de lecture [ $\Phi_{\text{Site} \times \text{Age}(\text{Mois})} P_{\text{Age} + \text{Site}}$ ;  $\hat{c} = 2,68$ ;  $np=55$ ;  $QAIC_c = 1641,6$ ].

Après cette mortalité élevée dans le mois suivant le lâcher, on pourrait s'attendre à une survie naturelle forte (Sarrazin et al. 1994), éventuellement diminuée par la chasse. Or on constate que la survie continue de diminuer dans tous les sites, y compris dans le site non chassé. Comme suggéré dans le chapitre précédent, ce sont sans doute des contraintes intrinsèques telles que la faible condition corporelle, ou un système immunitaire déprimé, qui pourraient être à l'origine de la faible survie annuelle la première année. Les survivants à la première année montrent quand même une survie annuelle augmentée (16,4 à 41,9%; d'après les survies mensuelles de la Figure 3.3) proche des canards sauvages (Figure 3.7).

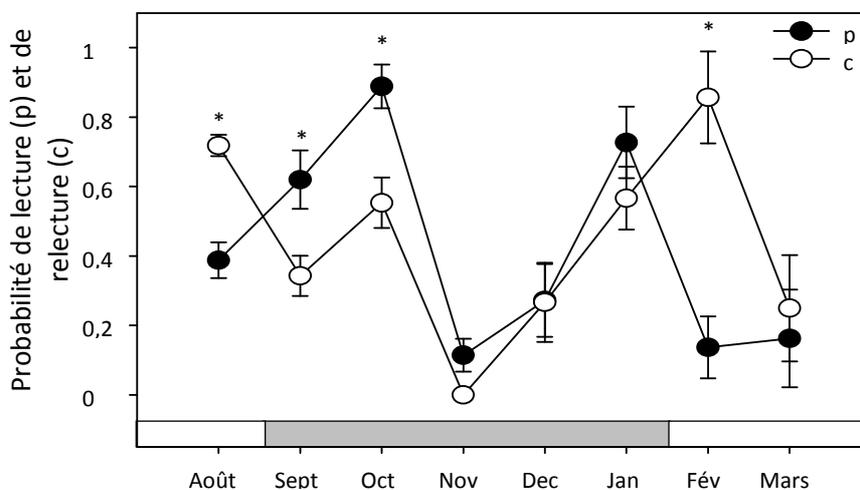
Contrairement au modèle général, selon lequel la mortalité par la chasse tend à être compensatoire du fait de relations de densité-dépendances exacerbées en absence de prélèvement ou du prélèvement sélectif, le présent système est particulier car c'est l'inexpérience des oiseaux en milieu naturel qui rend probablement la mortalité cynégétique compensatoire. Les survies naturelles plus élevées dans les domaines soumis à la chasse sont en fait liées à des pratiques de gestion tendant à gommer les effets de cette inexpérience, par le piégeage des prédateurs, le nourrissage artificiel des canards ou la mise en place d'une zone refuge non chassée au sein du domaine.

### *Effet de la chasse sur les déplacements*

[Article 6]

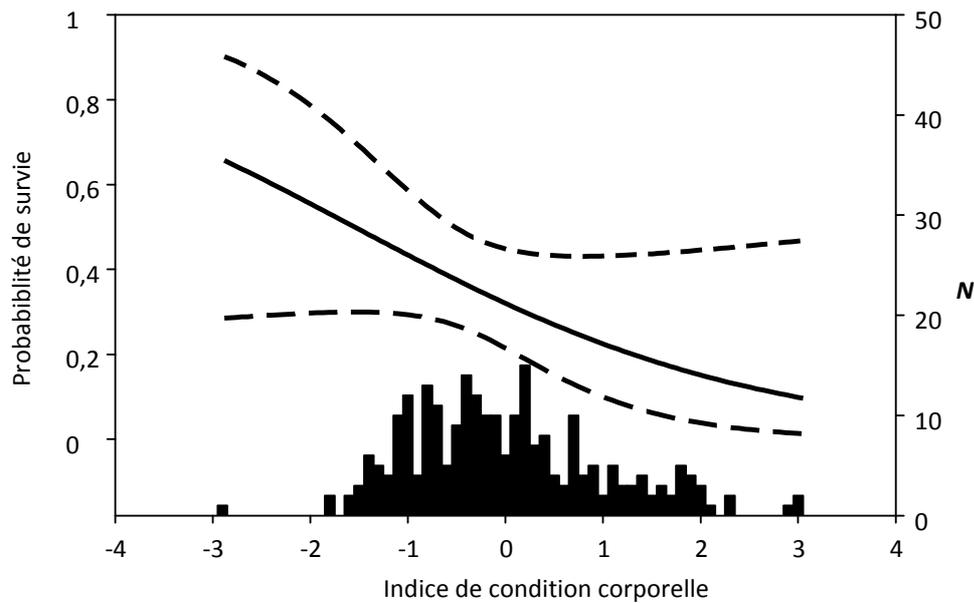
L'analyse des déplacements en Brenne (Article 6) confirme une forte fidélité des canards à leur site de lâcher (probabilité mensuelle qu'un oiseau survivant soit présent le mois

suivant :  $F = 0,96 \pm 0,05$ ), comme préalablement suggéré par le fort taux de reprise sur le domaine où a lieu le lâcher (Figure 3.2). Cependant, les colverts ne se sédentarisent pas complètement et nous avons détecté une certaine mobilité des canards lâchés, en particulier au cours des mois chassés. Alors que la probabilité de voir les canards au moins une fois par mois est globalement plus grande pendant la période de chasse, la probabilité de les observer plus d'une fois durant les trois jours consécutifs que constitue une session mensuelle est moins grande (Figure 3.5). Les oiseaux fréquentent donc préférentiellement leur site de lâcher (en trois jours la probabilité de les observer au moins une fois est élevée, en particulier pendant la période de chasse), mais ils se déplacent cependant entre plusieurs sites ou au sein même du site, de sorte qu'ils ne sont pas observés tous les jours.



**Figure 3.5. Probabilité de lecture (p) ou de relecture (c) d'un canard colvert lâché en Brenne durant une session constituée de trois jours consécutifs par mois durant sa première saison de chasse (indiquée par la période en gris ; d'après Article 6).**

Les déplacements observés en réponse au risque de prédation varient selon la condition corporelle des canards. Ainsi Legagneux et al. (2009) ont montré que la probabilité d'émigrer de l'étang de lâcher avant la chasse était plus forte chez les individus de plus petite taille, sans doute du fait de la compétition intraspécifique. Dans l'article 6, nous avons confirmé ce cas de figure et sommes allés plus loin grâce à l'usage d'un protocole en échantillonnage robuste basé sur les lectures de marques nasales : nos résultats permettent ainsi de mieux appréhender le devenir des oiseaux temporairement non observés, et montrent que, pour les étangs les plus chassés, les individus en meilleure condition corporelle font preuve d'une moins bonne survie que les individus de moins bonne condition (Figure 3.6).



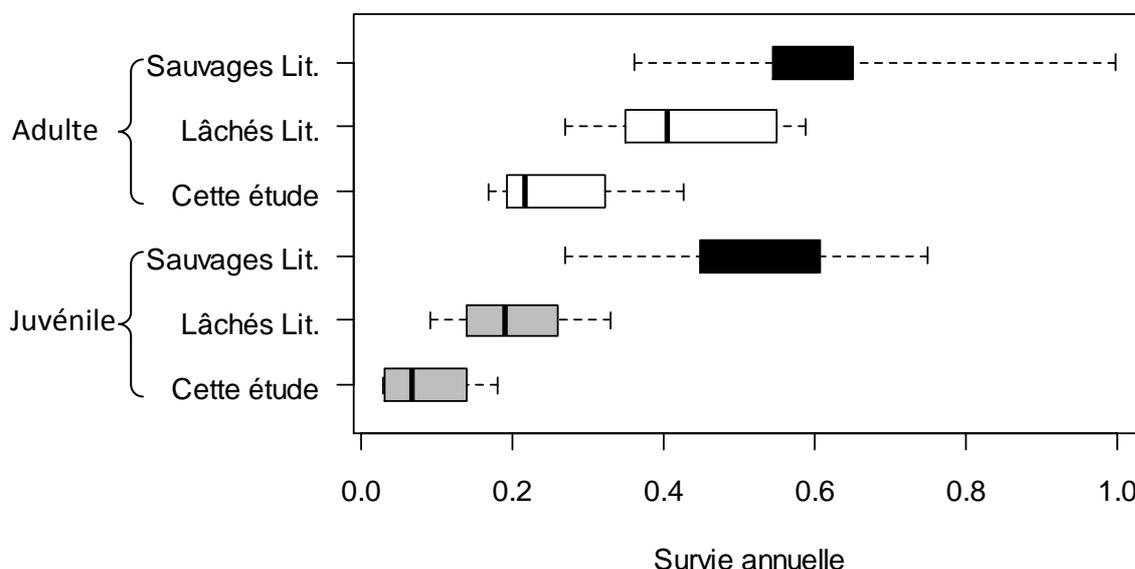
**Figure 3.6. Probabilité de survie en septembre (trait continu) et intervalles de confiance (pointillés) en septembre des femelles lâchées en Brenne en juillet 2009 en fonction de leur indice de condition corporelle. L'histogramme présente le nombre d'individus pour chaque classe de condition corporelle. Ces résultats concernent les étangs où la pression de chasse est la plus forte (Article 6).**

De manière générale, des études préalables concordantes ont montré que les canards colvert sauvages de moins bonne condition corporelle ont une plus forte mortalité à la chasse (Hepp et al. 1986 ; Dufour et al. 1993 ; Heitmeyer et al. 1993). Le résultat présenté ici montre qu'à l'inverse la chasse prélève préférentiellement, parmi les individus lâchés, ceux de meilleure "qualité". Ces oiseaux en meilleure condition seraient capables de monopoliser les étangs de lâcher avant l'ouverture de la chasse, en refoulant les individus en moins bonne condition vers des étangs périphériques. Ces oiseaux en meilleure condition subissent un prélèvement cynégétique plus important en septembre. Dans ces conditions, la chasse exerce un déclin plus rapide de la population de colverts lâchés, compromettant d'autant plus la survie et le succès reproducteur de ces canards.

## Valeur sélective

### *Survie*

La survie annuelle des colverts lâchés est globalement faible au cours de la première année, comme l'attestent nos résultats en Camargue (survie annuelle de 1 à 16%). Ces taux de survie sont bien plus faibles que ceux obtenus pour de jeunes oiseaux sauvages par d'autres auteurs (Figure 3.7), et se situent dans les valeurs les plus basses obtenues pour des oiseaux lâchés en Amérique du Nord (9 à 33% ; Dunn et al. 1995 ; Soutiere 1989).



**Figure 3.7** Taux de survie annuelle de colverts lâchés durant leur première année (Juvéniles ; en gris) et suivantes (Adultes ; en blanc) obtenues dans le cadre de ce travail (Article 6 et résultats ci-avant) et comparés avec les valeurs de survie de la littérature provenant de trois estimations pour chacune des deux classes d'âge (Soutiere 1989 ; Dunn et al. 1995). A titre de comparaison, les estimations de survie des colverts sauvages ont été compilées (en noir) à partir de 16 études pour les juvéniles (Gunnarsson et al. 2008 ; Giudice 2003) et 111 pour les adultes (O. Devineau, données non publiées). Les boîtes à moustaches représentent chacun des quartiles.

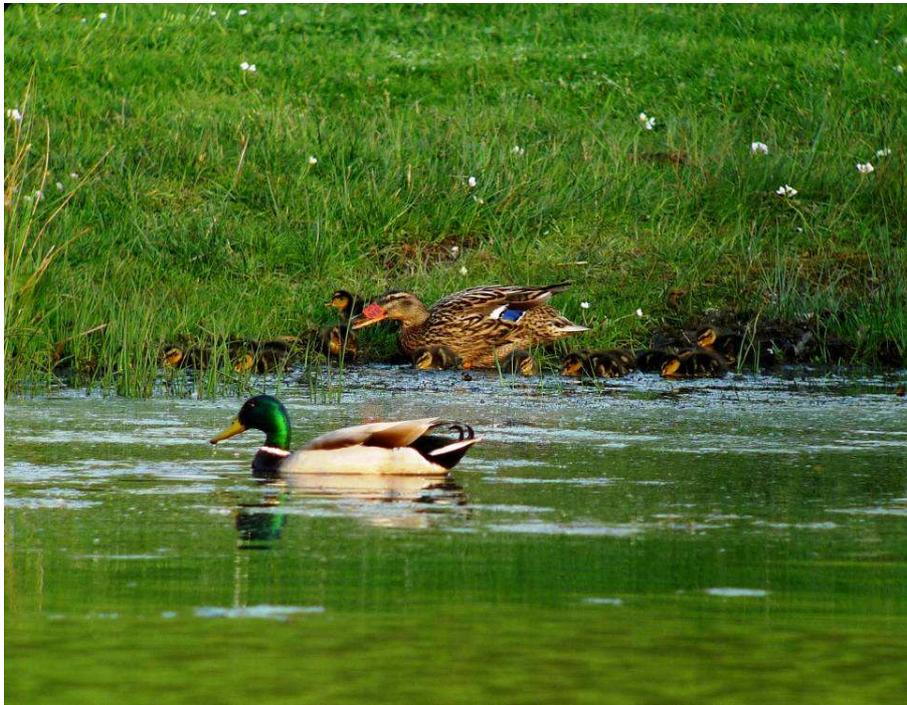
### *Contribution à la reproduction*

Si on considère le taux de survie obtenu à partir de l'étude réalisée en Brenne (Article 6), 18% des colverts survivent jusqu'à la saison de reproduction suivante (mois de mars). Or 30 000 à 50 000 canards colverts sont lâchés chaque année dans cette région, et l'émigration des canards au delà des limites de la Brenne n'est que de 0,2% (Legagneux et al. 2009). Théoriquement 5400 à 9000 oiseaux lâchés survivent donc à leur première saison de chasse. Les comptages réalisés à la mi-février par le réseau "Oiseaux d'eau & Zones humides" de l'ONCFS/FNC/FDC dénombrent environ 8000 individus ( $7480 \pm 1310$  de 2001 à 2010, C. Fouque, com. pers.) sur les 300 étangs les plus peuplés de Brenne. Une grande part de ces oiseaux participe donc très probablement à la population nicheuse de Brenne (Fouque et al. 2004). En considérant qu'au maximum 50% des oiseaux ne sont pas détectés pendant de tels comptages (Kirby 1995), nos résultats de survie suggèrent que 33 à 56% des individus reproducteurs de Brenne sont susceptibles d'être des canards colverts lâchés l'année précédente.

### *Indices de reproduction*

Les preuves de reproduction des canes lâchées sont rares : 8% seulement des 722 femelles équipées de marques nasales ont été revues après la fin de la première saison de chasse en Camargue. Au total, 66 femelles différentes ont ainsi été vues pendant la période du 1<sup>er</sup> mars au 1<sup>er</sup> septembre. Parmi celles-ci, 39 ont été vues au moins une fois appariées (59%) et 4 (0,6% du total des femelles marquées) ont été vues accompagnée de 5±3 canetons âgés de 1 à 2 semaines. La reproduction de colverts lâchés est donc avérée, mais vraisemblablement peu fréquente. De plus, aucune de ces familles n'a été observée plus d'une fois, sauf pour une femelle, revue seule, ce qui laisse présager une faible survie à la fois des nichées et des canes accompagnées de canetons.

La contribution des colverts lâchés à la population sauvage semble donc faible. Nous ne disposons pas de preuves de reproduction suffisantes en milieu naturel pour examiner la capacité des jeunes issus de femelles lâchées à survivre et à se reproduire eux-mêmes, ce qui aurait permis de statuer sur la valeur sélective des colverts lâchés. Cependant, les données génétiques présentées au chapitre 5 permettront d'estimer le flux de gènes de la population captive dans la population sauvage. Avant cela, la valeur reproductive est considérée dans le chapitre suivant pour étudier par modélisation la contribution des colverts lâchés à l'accroissement de la population sauvage sous différents scénarios de prélèvement.



**Figure 3.8.** Femelle colvert marquée FNR accompagnée de quinze canetons âgés d'un jour. Cette cane a été lâchée en Brenne en août 2009. Photographiée le 20 avril 2010 par L. van Ingen.

## **CHAPITRE 4**

---

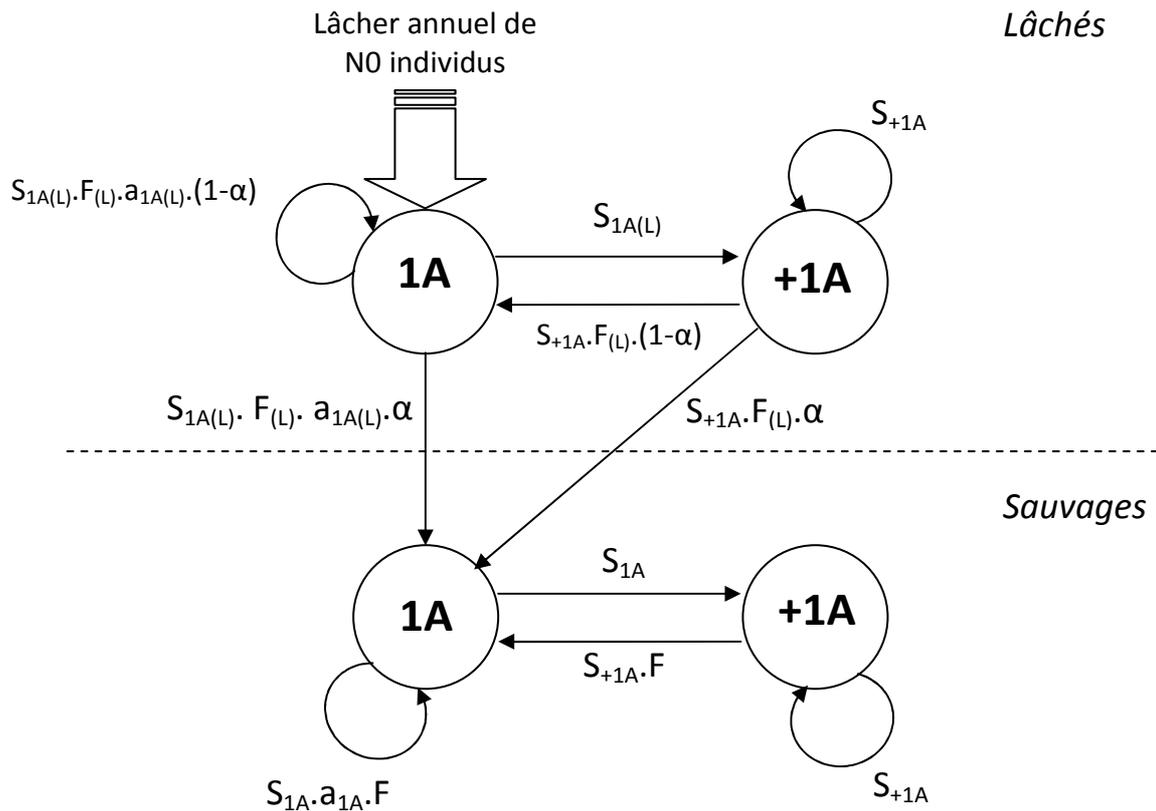
### **4. CONTRIBUTION DES COLVERTS LACHES A LA DYNAMIQUE DE LA POPULATION NATURELLE**

Le chapitre précédent suggère que les canards colverts lâchés pour la chasse ont une faible valeur sélective comparée aux individus sauvages. Afin de mieux comprendre les mécanismes déterminant la réponse de la population de canard colvert au prélèvement, il est pertinent de modéliser celle-ci en la considérant comme la réunion de deux groupes de canards aux qualités différentes : les canards lâchés avec une forte mortalité la première année et un faible taux de reproduction, par opposition aux canards sauvages qui auraient les propriétés inverses. Dans ce chapitre, la population avec une telle hétérogénéité individuelle a été modélisée et projetée selon plusieurs scénarios. Ceux-ci considèrent divers niveaux de prélèvement à la chasse pour les deux groupes. L'hypothèse testée est qu'un prélèvement fort ne pourrait pas être supporté par la population sauvage seule, et que le prélèvement privilégié des individus lâchés, de moins bonne performance reproductive, pourrait empêcher le déclin de la population. Constatant une augmentation du prélèvement en Camargue, des données réelles de baguage ont été mises à profit pour tester le réalisme de la modélisation en comparant la survie annuelle des colverts sauvages actuels avec celle des colverts sauvages avant le développement de la pratique des lâchers (soit avant les années 1970).

## **Modèle et paramètres**

### *Modèle général*

Un cycle de vie simplifié du canard colvert a été établi à partir d'un modèle « birth-pulse » (Caswell 2001 ; Figure 4.1). Celui-ci considère deux classes d'âge : jusqu'à un an révolu ("1A") et plus d'un an ("1A+"). Seules les femelles sont considérées, car ce sont elles qui conditionnent la dynamique de la population (Caswell 2001). Le modèle admet que la survie annuelle des juvéniles jusqu'à la reproduction l'année suivante ( $S_{1A}$ ) est inférieure à celle des adultes ( $S_{+1A}$ ) (Reynolds et al. 1995 ; Gunnarsson et al. 2008). Tous les juvéniles parvenus pour la première fois à la saison de reproduction ne participent pas à celle-ci ( $a_{1A} < 1$ ), contrairement aux individus plus âgés ( $a_{+1A} = 1$  ; Devries et al. 2008). La fécondité ( $F$ ) a été estimée sur la base d'un sex-ratio équilibré à la naissance (Bellrose et al. 1961 ; Blums et Mednis 1996 ; Gunnarsson et al. 2008 ; mais voir Denk 2005 pour la première étude suggérant un sex-ratio biaisé vers les mâles dès l'éclosion). Nous n'avons pas considéré de différence de taux de fécondité entre classes d'âge. Pour le paramétrage du modèle nous avons privilégié une origine européenne des valeurs, lorsqu'elles étaient disponibles.



**Figure 4.1.** Cycle de vie simplifié des canards colverts lorsqu'on considère l'introduction d'individus issus d'élevage. La description des symboles et leurs valeurs est donnée dans le Figure 4.2.

Groupe	Paramètre	Symboles	Valeur	Source
Sauvage	Probabilité de survie la première année hors chasse	$S_{1A}$	0,51	Corrigé d'après Gunnarsson et al. (2008)
Sauvage	Proportion de reproductrices parmi les femelles d'un an	$a_{1A}$	0,81	Devries et al. (2008)
Sauvage	Nombre de jeunes femelles juvéniles volantes produites par couple	$F$	1	Gunnarsson et al. (2008)
Sauvage / Lâchés	Probabilité de survie annuelle après la première année hors chasse	$S_{+1A}$	0,66	Article 7
Lâchés	Probabilité de survie la première année hors chasse	$S_{1A(L)}$	0,10	Chapitre 3
Lâchés	Proportion de reproductrices parmi les femelles d'un an	$a_{1A(L)}$	0,59	Chapitre 3
Lâchés	Nombre de jeunes femelles juvéniles volantes produites par couple	$F_{(L)}$	0,5	Yerkes et Bluhm (1998)
Lâchés	Proportion des individus sauvages produits par les femelles lâchés	$\alpha$	{0,8 ; 1}	
Sauvage	Taux de prélèvement à la chasse	$H$	0,13 ± 10%	Chapitre 4
Lâchés	Taux de prélèvement à la chasse	$H_{(L)}$	{0,13 ± 10% ; 0.5}	Chapitres 3 et 4

**Figure 4.2.** Description et valeur des paramètres considérés pour la modélisation de la population de canard colvert.

### Contribution des canards lâchés

Le modèle considère des lâchers annuels et constants représentant arbitrairement un cinquième de la population au temps initial. Cette valeur s'approche de la réalité si on considère que la population européenne compte 2,8 millions de colverts lâchés annuellement dans la zone géographique (Figure 1.2) et 14 millions d'individus volants à la fin de la saison de reproduction (ce qui est cohérent avec le comptage de 7,5 millions d'individus en janvier, une faible mortalité naturelle jusqu'en janvier (1,5 millions d'individus) et un prélèvement estimé à 5 millions réparti entre la période de reproduction et janvier; Delany et Scott 2005 ; Mooij 2005).

La valeur de survie annuelle des juvéniles lâchés est issue de la compilation des données obtenues précédemment (Chapitre 3). Les individus lâchés, une fois devenus adultes (c'est à dire ayant survécu à une saison complète), ont été considérés comme présentant la même survie que les individus adultes sauvages ( $S_{+1A(L)} = S_{+1A}$ ). Cette considération est optimiste dans la mesure où les oiseaux lâchés adultes semblent pourtant présenter une survie annuelle légèrement inférieure aux individus sauvages adultes (Figure 3.7).

Les estimations manquent quant à la reproduction des canards colverts lâchés. Nous avons donc approximée la proportion de femelles lâchées se reproduisant effectivement à celle de femelles observées appariées entre le 1<sup>er</sup> mars et le 1<sup>er</sup> septembre (Chapitre 3). De même, la valeur de productivité pour les femelles lâchées a été considérée comme la moitié de la valeur de production des sauvages (soit 0,5 femelles produites par femelle issue de lâcher), d'après une étude comparative du succès reproducteur des faisans lâchés et sauvages (Brittas et al. 1992).

$$\begin{pmatrix} N_{1A}(t+1) \\ N_{+1A}(t+1) \\ N_{1A(L)}(t+1) \\ N_{+1A(L)}(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ N_0 \\ 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0,4284 \cdot (1-H) & 0,658 \cdot (1-H) & 0,0295 \cdot (1-H_{(L)}) \cdot \alpha & 0,329 \cdot (1-H) \cdot \alpha \\ 0,51 \cdot (1-H) & 0,658 \cdot (1-H) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,0295 \cdot (1-H_{(L)}) \cdot (1-\alpha) & 0,329 \cdot (1-H) \cdot (1-\alpha) \\ 0 & 0 & 0,1 \cdot (1-H_{(L)}) & 0,658 \cdot (1-H) \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} N_{1A}(t) \\ N_{+1A}(t) \\ N_{1A(L)}(t) \\ N_{+1A(L)}(t) \end{pmatrix}$$

**Figure 4.3. Ecriture matricielle du modèle démographique du colvert incluant deux classes d'âge (1A et +1A) et deux groupes de colverts aux performances reproductive contrastée.**

### Scénarios

La performance des jeunes canards colverts nés dans le milieu naturel et issus de canes lâchées est sans doute plus faible que celle des individus nés dans les mêmes conditions mais de parents génétiquement sauvages, en raison par exemple de moins bons soins de la mère d'origine captive. Le facteur  $\alpha$ , qui est la part des individus "sauvages" produits par les colverts lâchés, prend en compte cette considération. Ce facteur varie entre 0,8 et 1 afin

d'évaluer son influence sur la valeur reproductive relative de chacune des classes d'âge de chacun des deux groupes.

Comme l'objectif est d'évaluer l'effet des modifications du prélèvement sur la démographie de la population, nous avons considéré les valeurs de survie naturelle ( $S_{\text{Nat}}$ ) des colverts et appliqué un effet du prélèvement ( $H$ ) de sorte que la survie  $S = S_{\text{Nat}} \times (1 - H)$ . Cette équation est une approximation supposant que la mortalité par chasse est concentrée dans le temps (Lebreton 2005). Pour la valeur initiale de  $H$ , nous avons utilisé la probabilité de reprise de bague  $f$  qui est liée à  $H$  par l'équation  $H = f / \delta$  où  $\delta$  correspond au taux de renvoi des bagues. Le taux de renvoi des bagues par les chasseurs en Europe n'a jamais été estimé sur aucune espèce d'oiseaux d'eau. Nous avons donc considéré la valeur Nord-Américaine  $\delta = 0,32$  estimée par Nichols et al. (1991) pour le canard colvert. Le taux initial de prélèvement considéré est donc  $H = 0,13$  à partir de la valeur de  $f$  de l'article 7 pour les colverts modernes. Nous avons dans un premier temps appliqué ce taux de prélèvement aux deux groupes, puis testé une diminution de 10% de celui-ci séparément pour les deux groupes. Enfin nous avons appliqué un prélèvement extrême de 0,5 pour les juvéniles lâchés associé à une réduction du prélèvement de 10% sur les canards sauvages.

## Analyse des scénarios

### Valeur reproductive

Une augmentation d' $\alpha$  de 0,8 à 1 augmente la part de la valeur reproductive des individus lâchés de 21% à 25% de la valeur reproductive de l'ensemble des colverts (Figure 4.4). La valeur reproductive des juvéniles est cependant très faible (3%), alors que celle des adultes lâchés s'approche de la valeur reproductive des canards sauvages dans leur première année (22% ; Figure 4.4). Pour la suite des résultats, nous avons fixé  $\alpha$  à 1, qui est le plus conservatif dans la mesure où la valeur reproductive des colverts lâchés est alors considérée maximale, ce qui n'est pas forcément le cas dans la réalité.

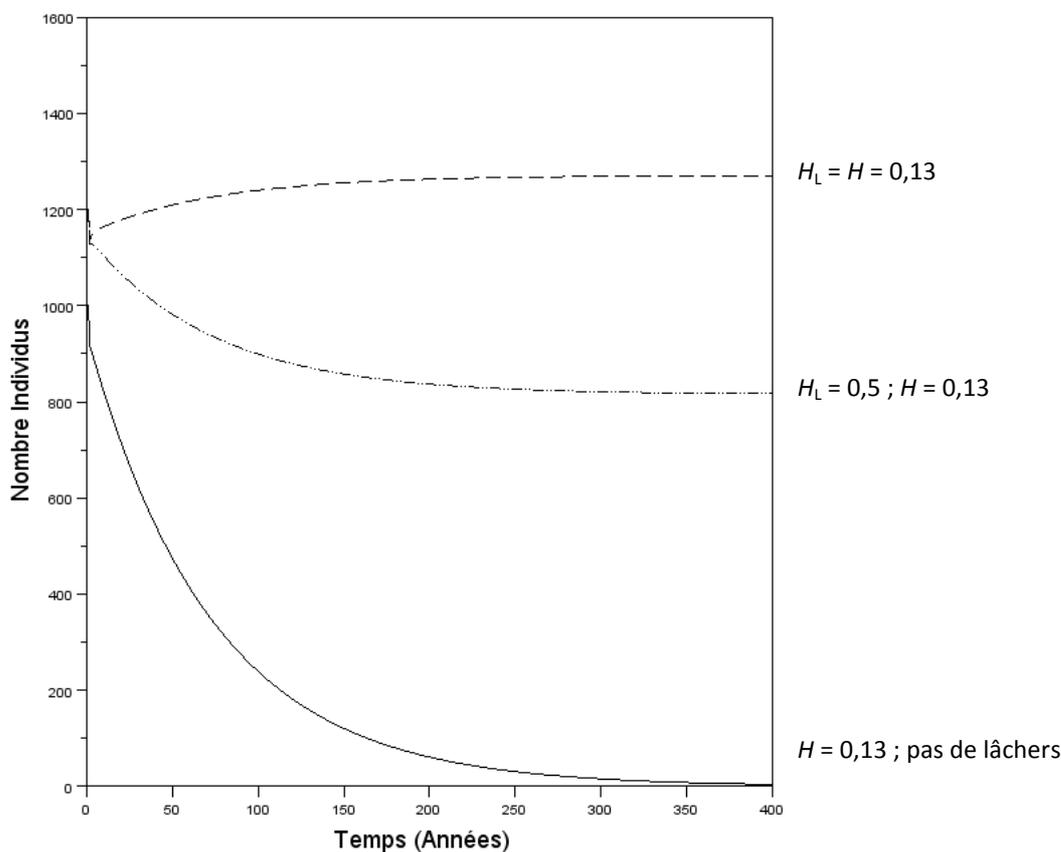
Groupe	Classe d'âge	Valeur reproductive relative	
		$\alpha = 0,8$	$\alpha = 1$
Sauvage	1A	0,33	0,32
Sauvage	+1A	0,46	0,44
Lâcher	1A	0,02	0,03
Lâcher	+1A	0,19	0,22

Figure 4.4. Valeur reproductive relative pour chacun des groupes et classes d'âge.

### Projection de la population

Sur la base des paramètres indiqués ci-dessus, le modèle suggère que la population décroît lorsqu'elle n'est pas renforcée par des individus lâchés ( $\lambda = 0,986$ ). Ce déclin peut être

considéré comme faible, compte-tenu des approximations des paramètres. La figure 4.5 montre que les lâchers réguliers peuvent contribuer au maintien de la population. En effet, même si les oiseaux lâchés survivent peu, une petite partie se reproduit (en particulier les individus lâchés ayant atteint plus d'un an) et le renforcement est continu. Dans le cas où le nombre de colverts lâchés initialement est de 200 individus pour une population de 1000 individus sauvages, le renforcement continu empêche l'extinction de la population en 400 ans, de sorte que celle-ci se maintient au delà de 1200 individus dans le cas d'un prélèvement s'exerçant sur les individus lâchés identique à celui qui s'exerce sur les individus sauvages (Figure 4.5). Dans le scénario plus probable d'un prélèvement plus fort s'exerçant sur les colverts juvéniles lâchés, le même schéma est constaté mais à un niveau de stabilité de la population plus faible.



**Figure 4.5.** Projection d'une population de 1000 colverts sous trois scénarios : sans lâcher (trait continu), avec un renforcement annuel de 200 individus subissant un prélèvement identique à la population sauvage ( $H_L = H = 0,13$  ; traits pointillés) et avec un renforcement annuel de 200 individus soumis à un prélèvement plus élevé que les individus sauvages ( $H_L = 0,5 ; H = 0,13$  ; traits discontinus)

Vu la faible valeur reproductrice des individus lâchés, la population est peu sensible à des modifications de survie de ceux-ci. En témoigne la projection de la population suite à une diminution de 10% du prélèvement des juvéniles lâchés, de 0,13 à 0,117 (trait

discontinu ; Figure 4.6). En revanche la population sauvage est beaucoup plus sensible à des modifications de prélèvements. Si le prélèvement de la population sauvage est réduit de 10%, alors la population croît chaque année de 0,1% même sans lâchers ( $\lambda = 1.001$ ). Ce schéma général d'accroissement est toujours valide avec un prélèvement des individus lâchés accru de  $H = 0,5$  (soit une augmentation de 387%, trait hachuré ; Figure 4.6).

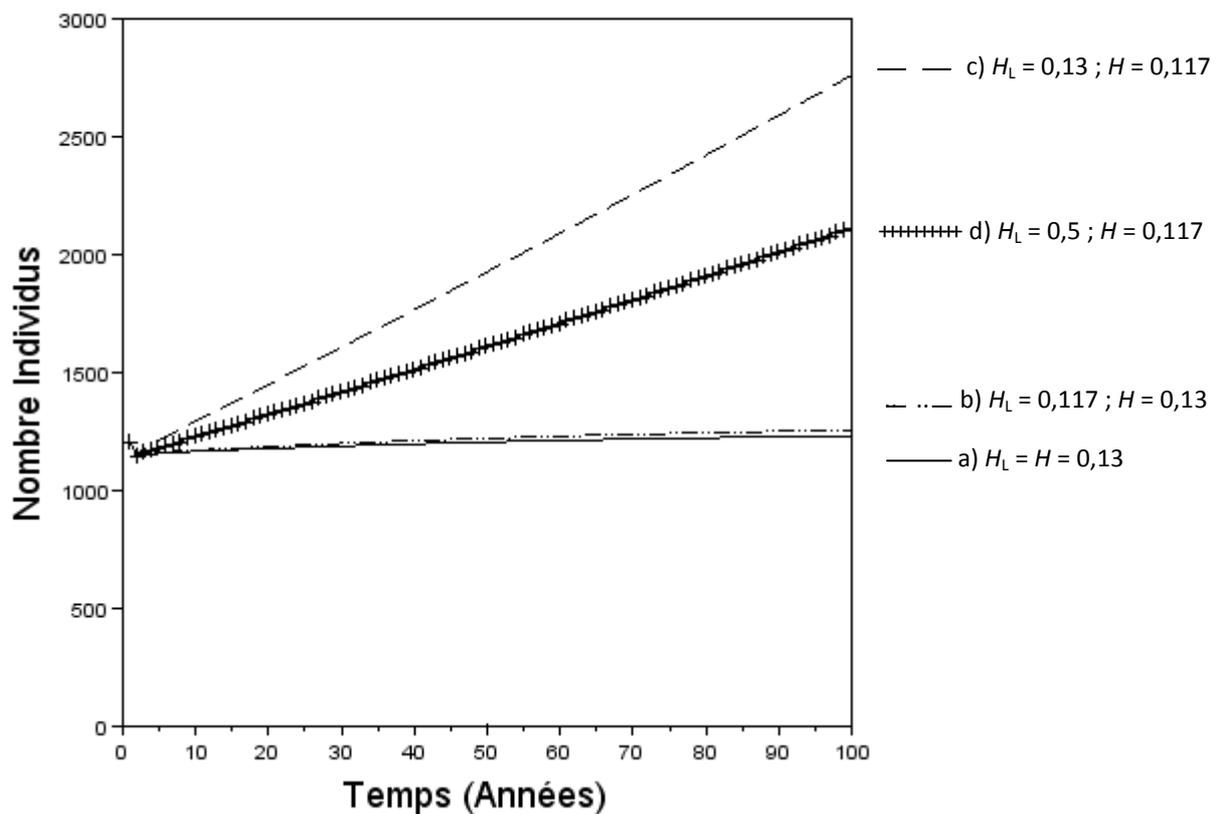


Figure 4.6. Projection d'une population de 1000 colverts renforcée annuellement par 200 individus (a) trait continu) avec différent scénarios : b) une diminution de 10% du prélèvement des individus lâchés (trait discontinu); c) une diminution de 10% du prélèvement des individus sauvages (pointillés longs) d) accompagnée par une augmentation de prélèvement de la population lâchée de 0,13 à 0,5 (ligne hachurée).

### Discussion

Cette modélisation d'une population hypothétique de canards colverts comporte des limites liées au manque d'informations précises concernant certains des paramètres individuels des canards colvert sauvages, et surtout lâchés. De plus, elle considère une population fermée qui n'est pas soumise à des phénomènes de densités-dépendances. Enfin, elle est optimiste sur la capacité reproductive des colverts lâchés. Cependant, elle a permis de simuler le comportement général de la population à l'évolution de certains paramètres. Ainsi, les individus lâchés, même s'ils ont une valeur reproductive faible, peuvent soutenir une taille minimum de population. Les mécanismes expliquant ce phénomène résident dans la

production de quelques juvéniles dans le milieu naturel, en particulier par les colverts lâchés ayant plus d'un an, qui d'après le modèle général survivent comme les colverts sauvages adultes, sont soumis au même prélèvement que ceux-ci, et se reproduisent deux fois moins bien.

Notre projection montre surtout qu'une diminution même faible du prélèvement des individus sauvages entraîne très rapidement un accroissement de la population, en présence comme en l'absence de lâchers. En revanche, une pression de chasse telle que suggérée par nos études entraîne une décroissance de la population qui n'est stabilisée que par l'apport des canards lâchés.

## Perspectives en Camargue

### *Evolution du prélèvement*

Depuis 1992, le tableau de chasse du canard colvert en Camargue a été multiplié par deux (Figure 4.7).

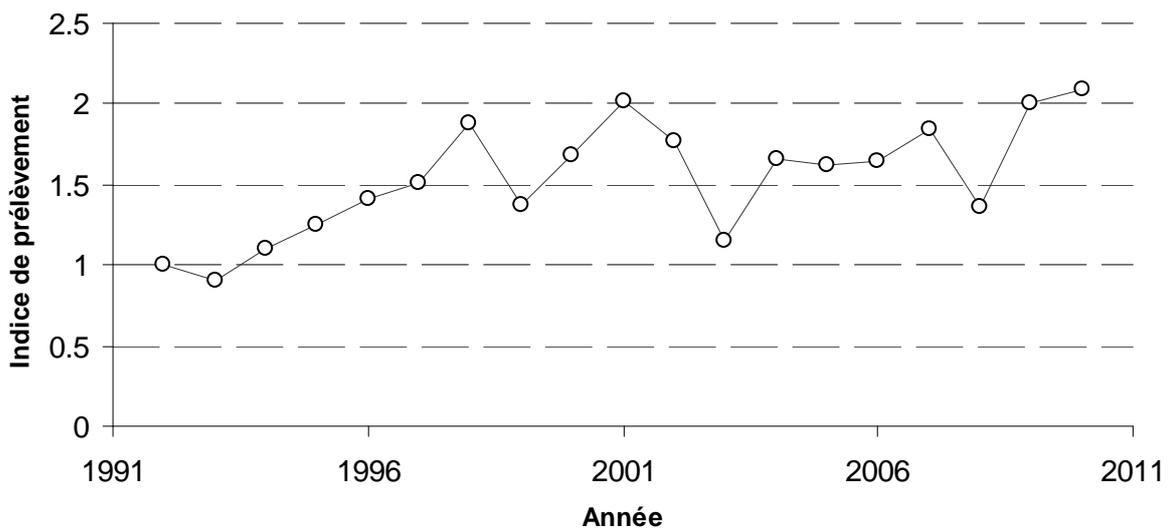


Figure 4.7. Evolution des tableaux de chasse pour le canard colvert dans 35 domaines privés en Camargue entre 1992 et 2010 (d'après Mondain-Monval et al. 2009)

### *Les lâchers favorables à la population naturelle de canard colvert ?*

[Article 7]

La modélisation ci-dessus suggère que la population de colverts sauvages n'aurait sans doute pas pu supporter une telle augmentation du prélèvement sans recours aux lâchers. De plus, la population n'a pas diminué mais elle a au contraire augmenté comme l'indiquent les tendances d'effectifs de la voie de migration dont dépendent les canards en méditerranée Ouest (AEWA 2008). Il est donc probable que les canards colverts sauvages n'ont pas vu leur survie diminuée grâce au prélèvement préférentiel des colverts lâchés.

Pour tester cette hypothèse, les valeurs de survie annuelle historique (avant l'apparition massive des lâchers) et moderne chez le canard colvert sauvage ont été comparées. Des données comparables pour la sarcelle d'hiver *Anas crecca* ont été utilisées comme témoin : les lâchers ne sont en effet pas pratiqués pour cette espèce, dont le prélèvement n'a en outre pas augmenté au cours des dernières décennies (Mondain-Monval et al. 2009). L'ensemble des jeux de données a été obtenu en mêmes temps et lieux pour les deux espèces. Le baguage simultané d'individus dans leur première année et de plus d'un an ont permis une modélisation utilisant la paramétrisation de Brownie avec des données de reprises à la chasse (Encart 3.1).

Le meilleur modèle sélectionné ne considère pas d'effet "période" pour les deux espèces, c'est à dire que les survies des canards colverts et des sarcelles d'hiver actuels ne sont pas différentes de celles des oiseaux bagués avant les années 1970 (Article 7). L'estimation de survie annuelle chez le canard colvert est ainsi de 59%, soit de l'ordre de celles obtenues dans les études récentes de colverts sauvages adultes (57% à 70%; Giudice 2003 ; Figure 3.7).

Ces résultats suggèrent que l'augmentation du tableau de chasse annuel chez les colverts résulte essentiellement du prélèvement d'oiseaux lâchés, puisqu'on n'observe pas de telle augmentation de tableau chez la sarcelle. Les analyses génétiques du chapitre suivant (Figure 5.3) suggèrent que les canards colverts sauvages utilisent préférentiellement les aires protégées où ne s'exerce pas de chasse. L'effet du prélèvement sur la survie de la population de colverts sauvages hivernant en Camargue semble alors s'apparenter fortement à celui de la sarcelle d'hiver hivernant en Camargue. En effet, les canards colverts sauvages comme les sarcelles d'hiver semblent être prélevés préférentiellement aux immédiateurs des remises situés dans les réserves (Figure 5.3 ; Guillemain et al. 2008b), n'ont pas vu leurs taux de survie varier au cours des trente dernières années, et ont vu leurs populations croître ces dernières années sur la voie de migration méditerranéenne Ouest (AEWA 2008).

## **CHAPITRE 5**

---

### **5. CONSEQUENCES POUR LA POPULATION NATURELLE**

## Sources potentielles d'agents infectieux

[Article 8]

Le transit et le stationnement d'un grand nombre d'oiseaux (Berthold 2001) fait de la Camargue une région d'importance pour la diffusion de nombreux agents pathogènes dont les virus influenza A (Jourdain et al. 2007). Un suivi de l'excrétion virale en 2006-2007 a montré une prévalence moyenne de 5,4% (part des individus présentant une excrétion virale) chez les colverts pendant l'hiver en Camargue (Lebarbenchon et al. 2010).

L'échantillonnage d'individus dans les élevages de Camargue a été mis en place afin de tester la présence de virus, qu'ils soient faiblement ou hautement pathogènes. De plus une recherche des souches de virus Influenza A détectées dans les élevages a été menée chez les oiseaux sauvages, afin de tester l'hypothèse d'une transmission d'agents infectieux des élevages vers le milieu naturel.

Des virus grippaux faiblement pathogènes ont effectivement été trouvés dans les quatre élevages camarguais étudiés, dans des proportions très variables allant de 0 à 99% des individus infectés selon les sessions d'échantillonnage (Figure 5.1). La forte prévalence (>20%) dans deux élevages (E1) montre que le risque induit par l'élevage et le lâcher de colverts dans le milieu naturel est élevé. Tous les canards de l'élevage infecté en 2009 portaient la même nouvelle souche H10N7 faiblement pathogène.

Année	Elevage	Nombre d'échantillons	Age (en semaines) des colverts	Nombre de jours avant le lâcher	Prévalence (%)
2009	E1	222	6	21	99
	E1	99	6	2	8
2010	E2	100	7	0	0
	E3	100	12,5	0	24
	E4	100	8	0	0

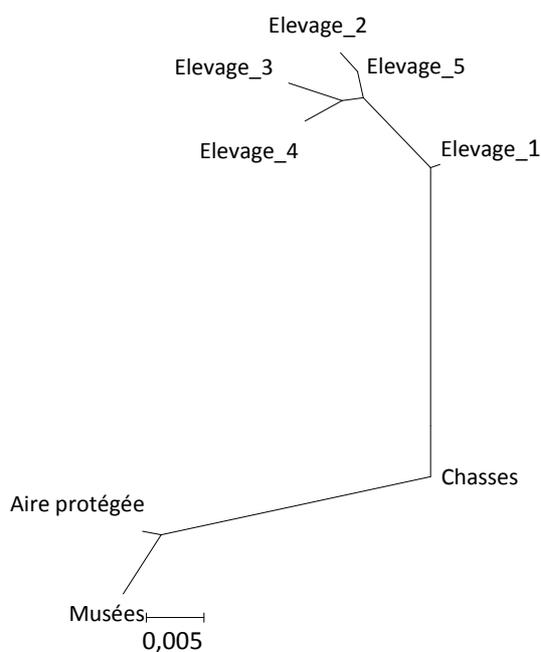
Figure 5.1. Taux d'infection du virus influenza aviaire chez les colverts en élevage. D'après Article 8.

L'échantillonnage de 851 colverts dans les tableaux de chasse camarguais a été réalisé durant l'hiver précédent (2008/2009) et suivant (2009/2010) cet épisode de contamination de l'élevage E1. Aucun des canards échantillonnés dans le milieu naturel n'était porteur de virus du sous-type H10N7. Ces résultats ne permettent pas de conclure quant à d'éventuels échanges de virus entre le milieu naturel et les élevages. Cela ne signifie cependant pas, pour autant, que les échanges n'ont pas lieu : ils ont en effet pu ne pas être détectés du fait de durées d'excrétion de virus parfois très courtes chez les canards (Jourdain et al. 2010).

## Sources potentielles de flux de gènes

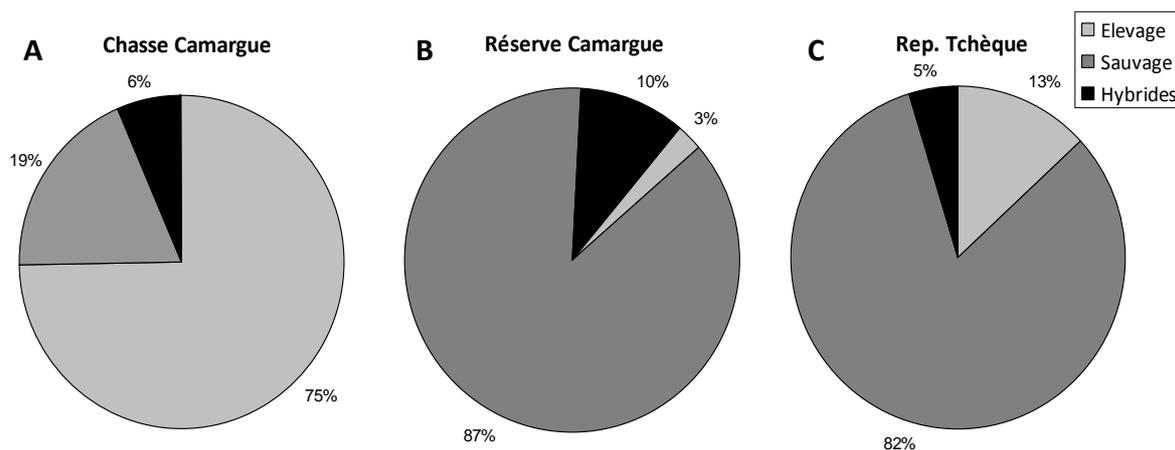
Les études présentées dans le chapitre 2 ont montré que les colverts sauvages anciens et actuels se différenciaient génétiquement des colverts d'élevage. Cela nous offre l'opportunité de tester l'une des préoccupations majeures soulevées par les gestionnaires d'espaces naturels et chasseurs sur la nature encore "sauvage" des canards colverts en France.

L'échantillon prélevé sur des colverts capturés dans une aire protégée camarguaise montre une forte similitude génétique avec l'échantillon de colverts anciens « musées » (Figure 5.2). Ce résultat suggère que malgré les lâchers massifs de colverts provenant d'élevage pendant plus de trente ans, le patrimoine génétique de la population sauvage n'a pas été modifié profondément. Ce résultat écarte l'hypothèse d'un flux massif de gènes issus d'élevage dans la population sauvage. Il est sans doute la conséquence d'une faible valeur sélective des canards colverts lâchés (Chapitre 2 et 3).



**Figure 5.2. Distance génétique entre les populations de colverts échantillonnées (Article 3).**

Une analyse plus précise des individus au sein des populations modernes montre que même si l'introgression est faible, il est avéré que les individus lâchés se reproduisent dans le milieu naturel (Figure 5.3C). De même, le logiciel d'assignation STRUCTURE suggère la présence d'hybrides dans tous les échantillons (Figure 5.2), même s'ils représentent au maximum 10% des individus. La présence de tels hybrides est confirmée en Camargue par l'utilisation d'un logiciel plus spécifique, NEWHYBRIDS (cf. Article 3).



**Figure 5.3.** Proportion de canard colverts assignés à la classe « Sauvage », « Elevage » ou « Hybride » à partir de l'échantillonnage de deux chasses en Camargue<sup>1</sup> ( $N = 41$ ), d'une réserve en Camargue ( $N = 39$ ) durant l'hiver et d'individus nicheurs en République tchèque ( $N = 139$ ). Les données sont obtenues à partir de la méthode Bayésienne d'assignation utilisée par le programme Structure (Pritchard et al. 2000).

Nos résultats suggèrent donc des risques d'hybridation intraspécifique réels mais néanmoins limités. Ceci est cohérent avec quelques études antérieures. A titre d'exemple, chez les renards, par exemple, l'introgression de gènes domestiques dans une population naturelle en Amérique du Nord est restreinte tant géographiquement que démographiquement (Sacks et al. 2011). Chez les truites fario *Salmo trutta* les individus de souche captive nés dans le milieu naturel ont un faible succès reproducteur, limitant l'introgression sur plusieurs générations (Wollebæk et al. 2010). Le cas des lâchers de canards colverts semble s'inscrire dans ce type d'introgression limitée.

Il est possible que nos résultats ne présentent qu'une valeur minimale du taux d'introgression de la population sauvage de canards colverts par les individus lâchés, et que ce taux soit en fait plus élevé globalement. En premier lieu, l'étude réalisée en Camargue se base effectivement sur des individus hivernants, et porte donc sur un mélange d'individus de différentes origines géographiques, dont certaines dans lesquelles les lâchers ne sont pas pratiqués. Les hybrides entre souches sauvages et domestiques seraient ainsi dilués par l'arrivée d'oiseaux purement sauvages pendant l'hivernage. Notre échantillon et le taux d'introgression mesuré ne sont donc représentatifs que des oiseaux hivernants (y compris sédentaires) dans le sud de la France, et doivent donc être considérés comme tels.

En second lieu, il est possible que l'apparition de pressions de sélection nouvelles et le relâchement d'autres pressions de sélection dans les élevages augmentent la divergence entre populations sauvage et captive sur des traits d'histoire de vie, de comportement ou morphologiques plus largement qu'elle ne le fait sur des marqueurs génétiques neutres tels qu'utilisés ici. En effet, la sélection en captivité peut promouvoir la fixation d'allèles

<sup>1</sup> Ce pourcentage prend en compte la part des individus dont l'origine captive est avérée par la présence d'une bague et n'ayant pas participé à l'échantillonnage pour les analyses génétiques. C'est pourquoi on notera une différence entre les valeurs présentées dans cette figure et la Figure 5 de l'Article 3.

délétères en nature (Lynch et O'Hely 2001), même si la contre sélection empêche généralement leur diffusion (voir Tufto 2001). En revanche si ces allèles sont favorisés par la sélection naturelle dans le milieu sauvage, le taux d'introgression pourrait être beaucoup plus important que celui mesuré ici à l'aide de marqueurs neutres (Fitzpatrick et al. 2010). Ainsi, Teeter et al. (2008) ont démontré que le niveau d'introgression mesuré peut varier d'un facteur 50 selon les marqueurs utilisés. L'immigration importante et continue d'individus avec des traits issus de captivité pourrait à terme affecter de manière significative la morphologie moyenne des individus dans la population sauvage, entravant leur capacité à répondre à des changements locaux (Tufto 2001 ; McGinnity et al. 2009). La partie suivante s'attache à l'étude de telles modifications morphologiques éventuelles depuis le développement des lâchers massifs en France.

### **Sources potentielles de modifications morphologiques**

Les colverts lâchés ne sont pas différenciables à l'œil nu des colverts sauvages (Byers et Cary 1991). En effet, l'éleveur sélectionne un phénotype pour le colvert de chasse, le plus proche possible du sauvage. Par exemple, les critères de sélection pris en compte depuis quelques années dans l'un des élevages avec lesquels nous avons travaillé portent sur la couleur du bec, le poids et l'apparence générale des oiseaux des deux sexes, ainsi que sur l'aspect du plastron des mâles (Éleveurs de gibier, com. pers.). Une sélection artificielle récurrente par les éleveurs pourrait donc à terme entraîner une modification générale de la morphologie des colverts lâchés et, par répercussion, de la population sauvage à long terme. Outre cette sélection volontaire exercée par les éleveurs, le relâchement dans les élevages de certaines pressions de sélection s'exerçant dans le milieu naturel peut également conduire à des modifications morphologiques sur des traits phénotypiques non détectés par les éleveurs. (Lynch et O'Hely 2001). Ces modifications peuvent également se répercuter sur la population vivant en milieu naturel, composée à la fois d'individus lâchés, d'individus sauvages et d'hybrides. Nous avons donc testé l'effet des lâchers massifs de canards colverts sur la morphologie des individus dans la population sauvage, par la méthode comparative de la situation avant et après 30 ans de lâchers massifs (« Before After Control Impact »). Du fait d'effets confondants potentiels liés à la modification de l'habitat pendant cette période, du réchauffement climatique ou d'autres changements globaux pouvant influencer les données morphologiques de l'espèce, nous avons utilisé la sarcelle d'hiver en tant que contrôle. La sarcelle d'hiver présente en effet une niche écologique globalement similaire à celle du colvert en hiver (Tamisier et Dehorter 1999), mais les lâchers de sarcelles ne sont pas pratiqués.

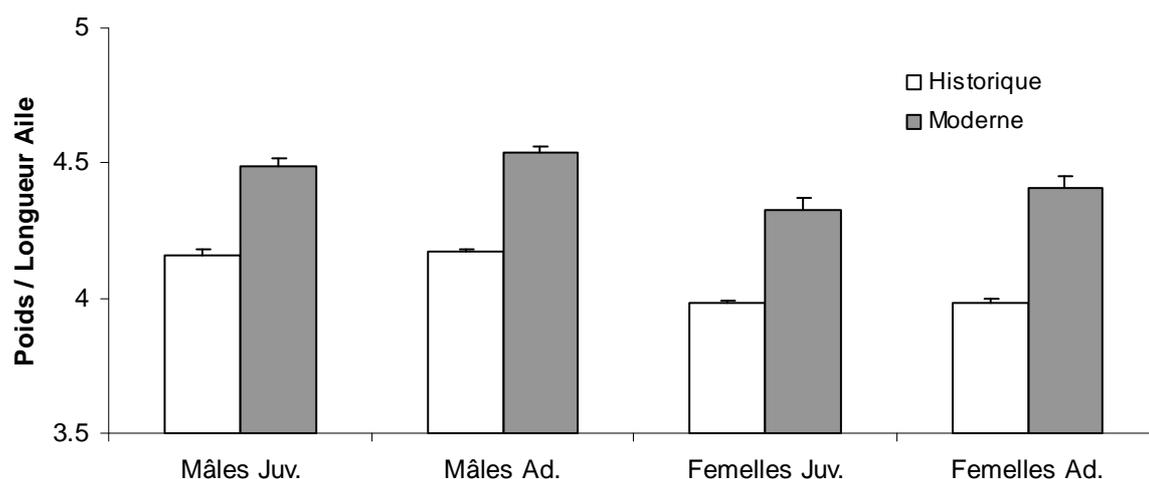
*Modification du poids moyen*

[Article 9]

La condition corporelle (mesure de la masse corporelle rapportée à la taille de l'individu) est un trait déterminant dans la survie et la reproduction des colverts (Whyte et Bolen 1984 ; Devries et al. 2008). De même, la masse corporelle des canards de surface subit de fortes modifications au cours de l'hiver suivant les changements des rythmes d'activité des oiseaux (Tamisier et Dehorter 1999 ; Guillemain et al. 2005).

Les colverts lâchés ont souvent été décriés dans le passé comme « trop gros ». La masse des individus de souche sauvage élevés en captivité est en effet parfois inférieure à celle des individus élevés dans les mêmes conditions mais de souche d'élevage pour la chasse (Dubovsky et Kaminski 1994). De plus, une étude tentant de déterminer des anomalies chez le canard colvert en Dombes sur les périodes 1976-1981 et 1993-1994 montre un poids plus élevé que les valeurs de référence (Géroudet 1999) pour près de 45 % des colverts, l'expliquant par les lâchers de colverts à proximité (Manin 2005).

Durant ces trente dernières années, le poids moyen et la condition corporelle des canards colverts sauvages a nettement augmenté (Figure 5.4). Une augmentation similaire est observée chez les sarcelles d'hiver, où les lâchers ne sont pas pratiqués. Il est probable que cette augmentation ne soit donc pas due aux lâchers de colverts de poids plus importants, mais plutôt à l'amélioration de l'habitat pour les canards localement, via l'augmentation des superficies protégées ou la plus grande disponibilité en ressources alimentaires (par la mise en eau des marais sur des périodes plus longues et/ou l'agrainage) (Tamisier et Grillas 1994). Il est à noter, cependant, qu'en réponse à cette étude, Gunnarsson et al. (2011) ont réalisé la même analyse en Suède et montré une augmentation du poids des colverts mais pas des sarcelles sur une période similaire. Leur étude soutient que les lâchers de colverts, qui ont lieu également en grand nombre dans ce pays, pourraient être à l'origine de l'augmentation du poids constatée.

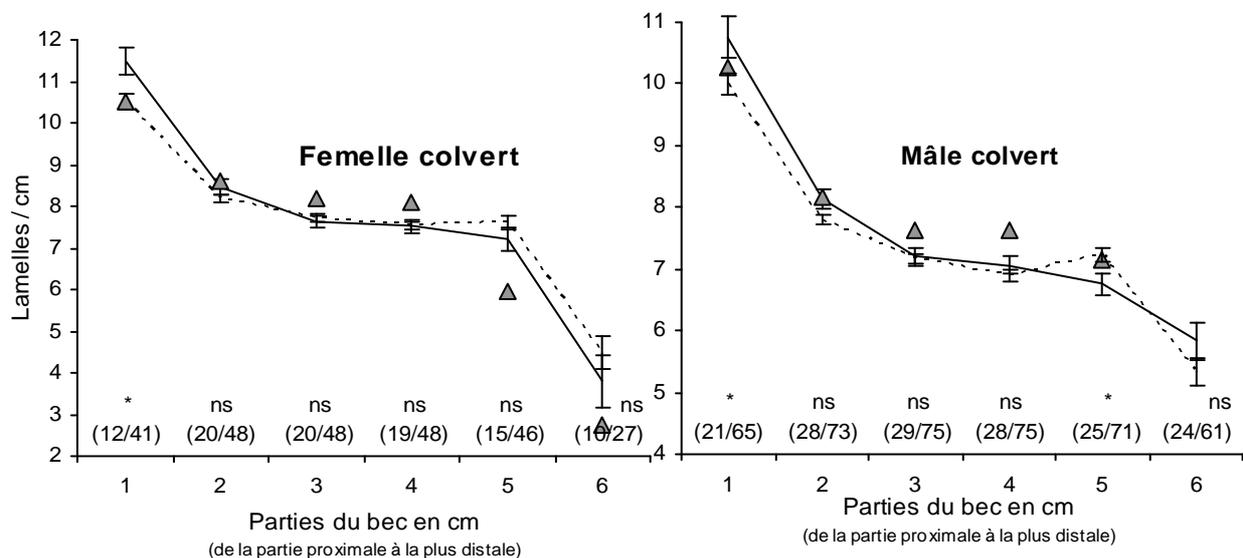


**Figure 5.4. Comparaison de la condition corporelle des colverts modernes ( $N = 1371$ ) et historiques ( $N = 6156$ ) capturés en Camargue durant l'hiver.**

## Modification de la morphologie du bec

[Article 10]

Des différences subtiles de morphologie du bec existent entre les espèces de canards de surface. Ces différences portent sur la densité des lamelles du bec, lesquelles permettent de filtrer l'eau et retenir les proies (Pöysä 1983 ; Nudds et al. 1994 ; Guillemain et al. 2002 ; Gurd 2007). Chez le canard colvert comme chez les autres espèces de canards, la densité de ces lamelles est le produit évolutif de deux forces : i) l'une favorise la forte densité lamellaire pour filtrer une plus large gamme de proies, quand ii) l'autre favorise la faible densité afin d'éviter que les débris rencontrés dans la boue ne diminuent l'efficacité alimentaire en bouchant les espaces inter-lamellaires (Guillemain et al. 1999). Dans les élevages de colverts pour la chasse, la pression de sélection pour une forte densité de lamelles pourrait être relâchée car les colverts ne filtrent pas leur nourriture granulés.



**Figure 5.5. Nombre de lamelles par cm de bec (mandibule supérieure) chez les canards colverts. Les colverts empailés avant les lâchers massifs sont en traits continus, les colverts modernes sont en traits pointillés et la valeur moyenne d'un élevage est représentée par un triangle gris à titre illustratif. Les tailles d'échantillons sont données entre parenthèses avec par ordre, le nombre d'individus historiques et de colverts sauvages modernes.**

Nous avons effectivement trouvé une diminution du nombre de lamelles à la base du bec des canards colverts, laquelle ne se retrouve pas chez les sarcelles d'hiver (Figure 5.5). Les colverts élevés en captivité n'ont pu être comparés statistiquement au reste de l'échantillon, car tous les individus mesurés proviennent de la même souche et ne sont donc pas indépendants. Ils sont indiqués à titre illustratif sur la figure 5.4. L'échantillon moderne provient de réserves et de chasses en Camargue, il est donc un mélange représentatif d'oiseaux hybrides, d'individus captifs et d'oiseaux sauvages composant la population vivant en milieu naturel. D'après le paragraphe précédent sur la génétique, nous estimons à 69% la probabilité que les individus échantillonnés pour étudier la morphologie de leur bec aient été d'origine sauvage. Nous ne pouvons donc pas statuer sur l'origine (génétique ou

mélange d'individus de différentes origines) de la diminution constatée dans la population moderne du nombre de lamelles à la base du bec, bien que nous ayons pu démontrer une telle évolution.

Une plus faible densité de lamelles pourrait entraîner des difficultés à se nourrir sur de petites graines telles que celles rencontrées naturellement par les colverts (ce qui est cohérent avec le faible taux de survie observé chez les colverts lâchés rapidement contraints à s'alimenter de graines naturelles, Chapitres 2 et 3). La modification observée de la morphologie du bec pourrait ainsi partiellement expliquer pourquoi les canards colverts tendent de plus en plus à s'alimenter d'agrainage ou dans les champs cultivés (Osborne et al. 2010). La diminution de la densité lamellaire pourrait alors localement présenter un avantage car le risque de colmatage des lamelles serait réduit tout en maintenant la capacité à s'alimenter (sur ces ressources artificielles). Dans ce cas, une sélection positive rapide s'exerce, ce qui pourrait expliquer que ce caractère ait été modifié rapidement, c'est-à-dire en une trentaine de générations (Fitzpatrick et al. 2010). Ce résultat suggère que l'introgession des gènes issus de captivité dans la population sauvage pourrait être plus importante que déterminée préalablement d'après les marqueurs neutres.

**CHAPITRE 6**

---

**6. DISCUSSION**

## Effet modéré des lâchers à ce jour

### *Domestication du colvert lâché*

La domestication des espèces animales est un processus qui implique le contrôle par l'Homme de la reproduction, de l'organisation du territoire et de l'alimentation en captivité d'une espèce (Myserud 2010). La domestication implique des changements morphologiques, comportementaux, physiologiques et de traits d'histoire de vie (Myserud 2010). Les canards colverts issus d'élevage sont le produit de nombreuses générations d'oiseaux gardés en captivité. Les présents travaux attestent leur différenciation génétique avec les oiseaux sauvages. De plus, la différence du nombre de lamelles du bec entre oiseaux sauvages et lâchés est certainement le résultat du relâchement des pressions de sélection naturelle. Même si aucune différence de comportement alimentaire *in natura* des colverts lâchés et sauvages n'a été mise en évidence, les résultats suggèrent une préférence pour l'agrainage ainsi qu'une condition corporelle plus faible et un gésier réduit chez les oiseaux lâchés. De plus, l'effet de la captivité semble se traduire par une inexpérience des colverts lâchés face aux prédateurs. Enfin, notre étude a mis en évidence une diminution de la variabilité génétique du CMH, ce qui suggère que les individus lâchés sont plus sensibles aux agents pathogènes naturels, que des générations en captivité n'ont sans doute jamais rencontrés. L'ensemble de ces éléments témoignent d'un degré de domestication avancé du colvert d'élevage.

### *Valeur sélective des colverts lâchés*

Nous émettons l'hypothèse que la domestication est certainement à l'origine d'effets en cascade entraînant une faible survie des colverts lâchés dans le milieu naturel. En effet, les modifications morphologiques en élevage entraînent une difficulté à s'alimenter dans le milieu naturel mise en évidence par une faible condition corporelle. Les individus en stress énergétique doivent alors s'exposer à la chasse en recherchant les sites d'agrainage, ou aux prédateurs en diminuant leur vigilance durant le nourrissage (Tamisier et Dehorter 1999). La domestication constitue ainsi vraisemblablement un handicap pour le colvert lâché. Des études complémentaires pourraient être envisagées pour savoir si la faible survie est le résultat de modification génétique ou de l'environnement dans lequel s'est développé le canard lâché. Pour cela, des œufs d'élevage pourraient être introduits dans des nids de canes sauvages. La survie et le comportement des canetons seraient ensuite comparés aux canetons sauvages élevés dans les mêmes conditions.

Outre une faible survie, les colverts lâchés semblent avoir des difficultés à se reproduire (seules 0,6% des 722 femelles lâchées marquées ont été observées avec des jeunes durant les deux saisons de suivi de ce travail en Camargue). Si un petit nombre de ces oiseaux est malgré tout capable de nicher en milieu naturel (Figure 5.3C), les colverts lâchés

ont globalement une faible valeur sélective dans la mesure où ils présentent une faible capacité à transmettre leurs gènes aux générations futures.

### *Introgression*

Nos études démontrent un taux d'hybridation significatif, même s'il reste faible. Le rétablissement, après lâcher, d'une vigoureuse sélection accentuée par la forte vulnérabilité des oiseaux à la chasse et à la prédation doivent suffire à désavantager fortement les allèles issus des individus lâchés, expliquant ainsi la faible introgression génétique observée. Il est également possible que ces individus se reproduisent fréquemment entre eux, comme l'atteste une étude de Cheng et al. (1979). Au cours de ces expérimentations, Cheng et ses collaborateurs ont mis en évidence que les colverts mâles s'apparient préférentiellement avec les femelles de leur propre souche, suggérant une barrière à la panmixie. Un certain degré d'hybridation est néanmoins possible car cette barrière n'est pas totale (Cheng et al. 1980), peut-être du fait d'un sex-ratio déséquilibré en faveur des mâles dans les populations de canards (Blums et Mednis 1996) : si les premiers mâles à s'accoupler sélectionnent les femelles de leur propre souche, quelques mâles surnuméraires pourraient s'hybrider avec des femelles d'une autre origine. Nos résultats mettent en évidence des croisements avérés entre colverts sauvages et lâchés, mais une introgression limitée. Ils sont donc concordants avec les travaux de Cheng et al. (1979). Le flux de gènes de la population lâchée vers la population sauvage est donc restreint par la forte sélection en milieu naturel, limitant les risques de rupture de la structure génétique de la population sauvage via un processus d'homogénéisation génétique par exemple (Olden et al. 2004).

### *Hétérogénéité individuelle*

En conséquence des faibles taux de survie et de reproduction des colverts lâchés, le renforcement de colverts introduit de l'hétérogénéité individuelle dans la population globale, alors formée schématiquement de deux compartiments : des individus nés dans le milieu naturel, issus d'individus déjà présents dans la population (soit des sauvages soit quelques individus eux-mêmes lâchés ou issus de lâchés) aux performances démographiques "standards", et des individus introduits récemment. Nous n'avons pas mis en évidence d'évolution de la survie des colverts sauvages au cours des trente dernières années et ce malgré l'augmentation du prélèvement en Camargue ces vingt dernières années. Les individus lâchés semblent plus prélevés à la chasse que les canards sauvages (Figure 5.3). Le renforcement aurait donc contribué à augmenter le prélèvement global des colverts sans que celui-ci n'affecte la survie des individus issus de la population sauvage.

Le cas du lâcher de colvert contraste ainsi avec le cas de la perdrix, où les lâchers sans arrêt de la chasse ne lèvent pas les menaces qui pèsent sur les individus sauvages (Bro et al. 2006). Peut-être est-ce attribuable à une vulnérabilité relative forte des perdrix sauvages à la

chasse alors que les colverts sauvages seraient relativement moins prélevés car fréquentant principalement les espaces protégés où ne s'exerce pas la chasse. Il est aussi probable que l'abondance de la population sauvage de colverts (par rapport à la population sauvage de perdrix) soit à l'origine de ces différences d'impact des lâchers entre les deux espèces.

Nos études argumentent donc en faveur de la présence de deux compartiments séparés, avec d'un côté les colverts sauvages prélevés en nombre constant, conduisant à une survie relativement stable sur 30 ans, se reproduisant principalement entre eux, et de l'autre côté les colverts lâchés, prélevés rapidement ou mourant avant la première saison de reproduction, et s'hybridant donc peu avec les canards sauvages.

### **Des effets possibles subsistent**

Les connaissances acquises et présentées dans cette thèse nous permettent d'envisager les conséquences des lâchers de colverts à plus long terme, et d'évaluer les risques associés si la pratique du renforcement de colverts d'élevage se poursuit avec la même ampleur.

#### *Réservoirs de pathogènes*

Nous avons confirmé que les élevages sont une source potentielle de pathogènes, et ils le resteront parce qu'ils constituent un habitat favorable au développement des parasites (Mennerat et al. 2011). La pratique des lâchers de gibier est une source potentielle pour la dispersion des pathogènes en général (Gortázar et al. 2007 ; Slota et al. 2011). Dans le cas du canard colvert, les virus Influenza A figurent parmi les agents pathogènes les plus surveillés pour leurs potentiels effets néfastes sur l'économie et la santé (Munster et al. 2007 ; Brochet et al. 2009). Cette étude confirme que les élevages de canards constituent une source potentielle majeure pour la dispersion des virus (Gauthier-Clerc et al. 2007). Cette dispersion est favorisée dans le cadre de l'élevage pour la chasse i) par la vente de canetons dans toute la France et parfois à l'étranger, ii) par les échanges de géniteurs entre élevages et, bien sûr, iii) par les lâchers dans le milieu naturel. D'autres agents peuvent également être diffusés et s'étendre par le système des élevages de gibier (Millán 2009). En particulier la diffusion de bactéries telles que des formes pathogènes d'*Escherichia coli* représente potentiellement une menace non seulement pour la population sauvage de colvert mais également pour d'autres espèces de canards ou les êtres humains (Ewers et al. 2009 ; Díaz-Sánchez, Sous presse).

#### *Perspectives génétiques*

Même si l'introggression mesurée aujourd'hui est faible, la divergence entre les individus sauvages et lâchés pourrait ne pas avoir atteint son état d'équilibre, ou être modifiée par des changements démographiques futurs de l'une ou l'autre des populations. De plus, il est possible que nos résultats ne présentent qu'une valeur minimale du taux d'introggression de

la population sauvage de canards colverts par les individus lâchés. Enfin, si les hybrides possèdent une valeur adaptative ne serait-ce que légèrement supérieure à celle des colverts lâchés (par effet d'hétérosis), ils pourraient augmenter le flux de gènes avec le temps, augmentant les risques pour la population sauvage de perdre des adaptations locales. En particulier la diminution des lamelles du bec couplée avec une modification de l'environnement pourraient bénéficier aux oiseaux lâchés ou à leur descendance : le développement des pratiques d'agraineage pourrait ainsi profiter aux oiseaux issus d'élevage en leur permettant, comparativement aux oiseaux sauvages, d'accroître leur taux de survie lors d'hiver rigoureux, et de participer de manière accrue à la reproduction au sein de la population naturelle.

Le défaut d'effets avérés des lâchers de colverts à ce jour n'est pas irrévocable. Nos études possèdent leurs limites méthodologiques (nombre et types de marqueurs utilisés) et géographiques. Des analyses par une équipe suédoise (J. Elmberg et P. Söderquist) regroupant les données présentées ici (France, Tchéquie) et des données suédoises et danoises est en cours, et utilisera un nombre important de marqueurs SNP développés récemment pour le colvert (Kraus et al. 2011). La multiplication des marqueurs et des sites amènera sans doute à une estimation plus précise du taux d'introgession.

### *Perspectives de gestion*

L'attention de ce travail porte sur les effets de la pratique des lâchers sur la population naturelle de canard colvert. Cependant, l'impact des pratiques corolaires sur le milieu reste à évaluer (voir par ex. Draycott et al. 2011). En effet, on pourrait s'attendre à une moins bonne pratique de gestion des marais là où la chasse s'exerce sur du gibier produit "hors sol", l'habitat n'étant plus qu'un support physique à la pratique de la chasse.

## **Recommandations**

### *Contexte économique et social*

Nous nous sommes principalement intéressés aux risques encourus par la population naturelle au cours de notre étude. Cependant, dans un contexte d'écologie appliquée, d'autres considérations en particulier éthiques et économiques entrent en jeu. Ce contexte doit être pris en compte pour établir des recommandations appropriées de gestion de l'espèce.

Le canard colvert est une espèce extrêmement proche des hommes, domestiquée depuis des milliers d'années. Ses caractéristiques esthétiques appréciées, en particulier pour les mâles, ont certainement contribué à sa propagation dans le monde entier (Fox 2009). Même si les colverts issus d'élevage ne diffèrent pas suffisamment des colverts sauvages pour établir des critères phénotypiques propres à l'un des deux groupes, ponctuellement,

certaines individus lâchés dans le milieu naturel présentent des aberrations. Ainsi peut-on lire que les lâchers ont provoqué "l'abâtardisation" de l'espèce (Manin 2005 ; Prompt et Guillaume 2011). La terminologie employée montre l'importance de ces notions dans notre représentation de l'espèce et sa valeur esthétique. C'est une forme de reflet de l'attachement des êtres humains pour la conservation de l'intégrité génétique et phénotypique du canard colvert (De Vries 2006). Elle est peut-être aussi le reflet du rejet des intérêts sous-jacents à la pratique des lâchers. Pour les aborder il faut prendre le temps d'évoquer le type de chasse soutenu par les lâchers de colverts. Actuellement, le lâcher de colverts répond à des attentes en termes de prélèvement, mais se confronte à la pratique de la "chasse juste" (Zink 2011).

L'attente en termes de prélèvement répond entre autres, pour l'éleveur et le gestionnaire de chasse, à des enjeux économiques. Les actionnaires qui paient pour pratiquer la chasse sur un domaine privé espèrent pouvoir profiter de tableaux de chasse à la hauteur de leur investissement. Les lâchers peuvent ainsi être pratiqués par les gestionnaires sans que leurs "actionnaires" en soient informés (clients qui paient pour chasser sur un domaine privé ; Mathevet 2000), afin d'augmenter la réputation de la chasse et maintenir son bénéfice économique. Cela expliquerait en partie le maintien de la pratique des lâchers malgré le dénigrement régulier dont elle fait l'objet de la part des chasseurs eux-mêmes. Une autre explication réside dans le fait que les chasseurs considèrent parfois qu'ils sont "obligés" de lâcher des oiseaux pour avoir un tableau de chasse correcte, notamment à l'ouverture de la chasse.

Le lâcher d'individus pour la chasse est une pratique décriée par de nombreux chasseurs, en particulier par les plus jeunes (Havet et al. 2007) qui revendiquent une chasse plus naturelle et plus "juste". Cette notion de justice sous-tend la possibilité pour le gibier de pouvoir s'échapper, la chasse "juste" accorde d'autre part plus de valeur au gibier sauvage, qu'au gibier d'élevage (Knox 2011). Personne ne revendiquera le fait qu'un oiseau issu d'un œuf incubé artificiellement, déplacé dans un élevage dès son éclosion, lâché à l'âge de sept semaines, nourri régulièrement par agrainage et tué le jour de l'ouverture sur l'étang sur lequel il a été lâché détient la même valeur qu'un oiseau né sous de hautes latitudes et prélevé lors de sa migration automnale. Comme le disait Aldo Leopold (1933 : p.394) : « La valeur du gibier est inversement proportionnelle à son "artificialisation" ». Le lâcher est décrié par certains chasseurs car il rend la chasse moins noble et n'est pas en harmonie avec ces racines (Sokos et al. 2008). Les chasses dites de tir, où le gibier est lâché juste avant l'acte de chasse, et où l'emphase est avant tout faite sur le nombre de "pièces" prélevées, en sont l'expression la plus flagrante (Sokos et al. 2008).

### *Recommandations*

Les lâchers ne sont sans doute pas évitables sans de profondes modifications des pratiques de chasse et une reconsidération éthique de cette question. Le renforcement de la population par les lâchers augmente les tableaux de chasse, essentiellement des domaines

où ils sont pratiqués, étant donné la dispersion quasiment nulle de ces oiseaux. Cette très faible dispersion contribue à réduire les risques associés au repeuplement. En l'absence de suivi de la pratique des lâchers, l'apparente stabilité des tendances démographiques stables pourrait masquer des modifications de la structure génétique de la population. Nous proposons donc à partir des résultats de ce travail quelques mesures visant à permettre d'évaluer en continu dans le futur les effets induits par cette pratique. Globalement, nos recommandations vont dans le sens du maintien d'une différenciation nette entre la population de colverts lâchés et la population sauvage.

### **Faut-il améliorer la souche génétique ?**

Dans un but de repeuplement, c'est à dire de soutien durable de la population sauvage, les chasseurs pourraient être tentés de développer de nouvelles souches d'élevage, fondées à partir d'oiseaux sauvages uniquement, à l'instar de certaines souches de faisans (Thémé et al. 2006). Cela permettrait d'augmenter la survie et la reproduction des colverts lâchés en milieu naturel, à la condition d'un arrêt ou d'une réduction momentanés du prélèvement (Bro et al. 2006). Mais les tendances démographiques des populations Ouest Européenne, ne justifient pas que soit mises en place ces politiques de repeuplement, les populations sauvages étant en mesure de supporter un prélèvement raisonnable (AEWA 2008). En outre, la production de tels canards colverts ne permettrait pas de répondre à une forte demande, en raison de la moins grande productivité des colverts sauvages en captivité (Stunden et al. 1999).

D'autre part, l'introduction de colverts sauvages dans les élevages pourrait favoriser certains pathogènes auxquels les canards d'élevage ne sont actuellement pas confrontés. De plus, quelques générations en captivité suffiraient à modifier le génotype des souches sauvages (Bryant et Reed 1999 ; Williams et Hoffman 2009). En augmentant la survie et la reproduction des colverts lâchés, sans que ceux ci soient réellement sauvages génétiquement, on augmenterait les risques d'introggression de gènes non natifs dans la population sauvage.

Dans la mesure où la grande majorité des individus sont actuellement lâchés pour être prélevés rapidement et non pour le repeuplement, nous recommandons de ne pas améliorer la valeur sélective de ses oiseaux en milieu naturel afin de se prémunir d'échanges plus importants avec la population sauvage (pathogènes, flux de gènes). La stérilisation des individus d'élevage, comme elle est déjà pratiquée pour le saumon (Cotter et al. 2000) pourrait également être une solution à envisager.

### **Baguage**

En France, l'arrêté du 12 mai 2006 (NOR : AGRG0600922A, Annexe 3) impose une identification des canards colverts âgés de plus de 20 jours avant toute cession, vente ou lâcher. Une instruction du ministre chargé de l'agriculture précise que les bagues apposées sur les oiseaux ne doivent en aucun cas être retirées à l'occasion de leur relâcher dans le milieu naturel. Cette règle n'est cependant pas suivie dans la pratique, où les oiseaux lâchés

ne sont quasiment jamais marqués. A partir de notre expérience, nous formulons deux hypothèses d'explication à cet état de fait. La première est que le baguage systématique est une contrainte importante pour les gestionnaires de chasse pratiquant des lâchers annuels sans que leurs actionnaires en soient avertis. Le gibier lâché bagué ne pourrait plus bénéficier du doute quant à son origine possiblement sauvage, ce qui diminuerait sa valeur cynégétique et donc la valeur de la chasse. La seconde raison concerne les contraintes que l'opération de baguage impose aux éleveurs, en termes financiers et logistiques, auxquelles s'ajouterait celle de la tenue d'un registre permettant la traçabilité des oiseaux (ce qui est l'objectif de la loi).

La stricte application de la loi permettrait d'évaluer la part des oiseaux lâchés dans les tableaux de chasse. La déclaration de ces tableaux de chasse auprès des services déconcentrés de l'état doit par ailleurs être généralisée en France, comme elle l'est dans plusieurs pays européens (Mooij 2005), afin de mieux connaître l'influence du prélèvement sur la dynamique des espèces (Elmberg et al. 2006 ; Mondain-Monval et al. 2009). Le baguage systématique permettrait en outre d'évaluer avec précision la part d'oiseaux lâchés capturés dans le cadre de programmes de baguage, limitant ainsi certains biais dans l'étude scientifique de cette espèce. Enfin, le baguage rendrait possible l'estimation séparée des paramètres démographiques entre oiseaux sauvages et issus de lâchers.

### **Suivi sanitaire des élevages**

Le suivi sanitaire doit être poursuivi selon les conditions définies par l'article 3 de l'arrêté du 12 mai 2006 cité ci-avant, par des prélèvements réguliers dans les élevages (Annexe 3). La propagation de pathogènes est l'un des risques prédominants que les lâchers de canards colverts font courir à la population sauvage, qui peut cependant être limité par des mesures vétérinaires appropriées (Cunningham 1996 ; UICN 1998).

### **Suivi génétique**

Nous proposons de mettre en place un suivi régulier du degré d'introgession de la population sauvage par les oiseaux lâchés, via le prélèvement d'ADN sur un échantillon représentatif de la population hivernante tous les cinq à dix ans. Ce prélèvement pourrait facilement être réalisé dans le cadre des opérations de baguage des colverts et autres canards. Une trentaine d'individus sur une dizaine d'espaces protégés où ne s'exercent pas de lâchers en France devraient suffire à détecter une éventuelle augmentation de l'introgession et prendre éventuellement les mesures de limitation des lâchers nécessaires. Ce suivi est complémentaire du suivi par le baguage car il permettrait de détecter la part d'oiseaux hybrides.

## Conclusion

L'idée selon laquelle les lâchers massifs de canards colverts auraient provoqué la disparition pure et simple du colvert sauvage est assez répandue parmi les chasseurs de gibier d'eau. Au contraire, nos résultats soutiennent globalement l'hypothèse que la pratique du lâcher massif de canards colverts en France et en Europe a eu des effets réels mais qu'on peut qualifier jusqu'à présent de "modérés" sur les populations sauvages. Cependant, dans le même temps, nos résultats doivent alerter quant aux conséquences de cette pratique si elle était poursuivie avec la même ampleur à long terme. Pour anticiper sur les risques identifiés, nous proposons que soient prises un certain nombre de mesures visant en particulier à mieux différencier colverts lâchés et sauvages.

Considérant d'une part les impacts limités des lâchers de canards colverts mis en évidence à ce jour et l'attrait économique de cette pratique, et d'autre part la discussion d'ordre éthique associés, il pourrait être souhaitable de débattre au niveau national afin de mieux gérer le cadre légal dans lequel ces lâchers peuvent être réalisés. Dans le contexte d'un tel débat, cette thèse éclaire sur les conséquences écologiques potentielles de la pratique des lâchers de colverts.

Le premier constat que fait celui qui s'intéresse de près à cette pratique est certainement l'absence de suivi au niveau administratif. Les introductions massives d'animaux en France sont rarement l'objet d'examen ou de suivis poussés. Ainsi, les échanges internationaux d'œufs de colverts destinés à être lâchés dans le milieu naturel, tout comme le nombre de lâchers de poissons pour repeupler les rivières, de faisans ou de perdrix pour la chasse ne sont pas enregistrés. Ces pratiques sont décriées également en Suède par Laikre et al. (2006) et se retrouvent sans doute dans l'ensemble des pays européens. Des registres au niveau national et européen devraient donc être établis et leur accès facilités. Ils participeraient à l'établissement d'une base solide pour évaluer les conséquences des lâchers d'individus captifs dans le milieu naturel. Cette démarche concourrait à la préservation de la diversité génétique, laquelle est une composante entière de la biodiversité (Hughes et al. 1997 ; Laikre et al. 2010b).

## **BIBLIOGRAPHIE**

---

Nombre de références : 248

Cette bibliographie n'inclut que les références du texte et pas celles des articles

- AEWA 2008. Report on the conservation status of migratory waterbirds in the Agreement area. Agreement on the conservation of African-Eurasian migratory waterbirds - Fourth meeting of the parties, Antananarivo, Madagascar.
- Allendorf, F.W., England, P.R., Luikart, G., Ritchie, P.A. & Ryman, N. 2006. Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 327-337.
- Angelici, F., Riga, F., Boitani, L. & Luiselli, L. 2000. Fate of captive-reared brown hares *Lepus europaeus* released at a mountain site in central Italy. *Wildlife Biology*, **6**, 173-178.
- Araki, H., Cooper, B. & Blouin, M.S. 2007. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science*, **318**, 100-103.
- Armstrong, D.P. & Seddon, P.J. 2008. Directions in reintroduction biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 20-25.
- Arroyo, B. & Beja, P. 2002. Impact of hunting management practices on biodiversity. Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos, Ciudad Real, Espagne.
- Baratti, M., Cordaro, M., Dessì-Fulgheri, F., Vannini, M. & Fratini, S. 2009. Molecular and ecological characterization of urban populations of the mallard (*Anas platyrhynchos* L.) in Italy. *Italian Journal of Zoology*, **76**, 330-339.
- Barbanera, F., Pergams, O.R., Guerrini, M., Forcina, G., Panayides, P. & Dini, F. 2010. Genetic consequences of intensive management in game birds. *Biological Conservation*, **143**, 1259-1268.
- Baskin, L.M. 2000. Reindeer husbandry/hunting in Russia in the past, present and future. *Polar Research*, **19**, 23-29.
- Batt, B.D.J. & Nelson, J.W. 1990. The role of hand-reared mallards in breeding waterfowl conservation. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*, **55**, 558-568.
- Beaumont, M., Barratt, E.M., Gottelli, D., Kitchener, A.C., Daniels, M.J., Pritchard, J.K. & Bruford, M.W. 2001. Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat. *Molecular Ecology*, **10**, 319-336.
- Bellrose, F., Scott, T., Hawkins, A. & Low, J. 1961. Sex ratios and age ratios in North American ducks. Illinois Nat. Hist. *Illinois Natural History Survey Bulletin*, **27**, 391-474.
- Bellrose, C.F. 1985. The adaptability of the mallard leads to its future. *Proceeding of the mallard symposium*, Bismarck, North Dakota, Etats-Unis.

- 
- Berthold, P. 2001. *Bird Migration: A General Survey*. Oxford University Press, Oxford, Royaume-Uni.
- Birdlife-International 2004. *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*. Birdlife International, Cambridge, Royaume-Uni.
- Biebach, I. & Keller, L.F. 2009. A strong genetic footprint of the re-introduction history of Alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Molecular Ecology*, **18**, 5046-5058.
- Bishop, C.D., Hudson, R. & Farriskel, J.L. 2007. Propagation and Culture of Freshwater Mussels. *Freshwater Bivalve Ecotoxicology* (eds J.L. Farris & J.H.V. Hassel), pp. 65-94. Society of Environmental Toxicology and Chemistry, Pensacola, Florida, Etats-Unis.
- Blanco-Aguiar, J.A., González-Jara, P., Ferrero, M.E., Sánchez-Barbudo, I., Virgó, E., Villafuerte, R. & Dávila, J.A. 2008. Assessment of restocking contributions to anthropogenic hybridization: the case of the Iberian red-legged partridge. *Animal Conservation*, **11**, 535-545.
- Blums, P. & Mednis, A. 1996. Secondary sex ratio in Anatinae. *Auk*, **113**, 505-511.
- Bowkett, A.E. 2009. Recent captive-breeding proposals and the return of the ark concept to global species conservation. *Conservation Biology*, **23**, 773-776.
- Boyd, H. 1957. The use of hand-reared ducks for supplementing wild populations. *The eighth annual report of the Wildfowl Trust 1954-1956* (eds P. Scott & H. Boyd), pp. 91-95. Country Life Limited, London, Royaume-Uni.
- Bragstad, K., Jørgensen, P., Handberg, K., Mellergaard, S., Corbet, S. & Fomsgaard, A. 2005. New avian influenza A virus subtype combination H5N7 identified in Danish mallard ducks. *Virus Research*, **109**, 181-190.
- Brakhage, G.K. 1953. Migration and mortality of ducks hand-reared and wild-trapped at Delta, Manitoba. *Journal of Wildlife Management*, **17**, 465-477.
- Brittas, R., Marcström, V., Kenward, R.E. & Karlbom, M. 1992. Survival and breeding success of reared and wild ring-necked pheasants in Sweden. *Journal of Wildlife Management*, **56**, 368-376.
- Bro, E., Mayot, P. & Mettaye, G. 2006. Opérations de repeuplement en perdrix sans arrêt de la chasse : quel impact sur les populations ? Quelques éléments de réflexion sur ce mode de gestion mixte. *Faune Sauvage*, **274**, 34-39.
- Brochet, A., Guillemain, M., Fritz, H., Gauthier-Clerc, M. & Green, A. 2009. The role of migratory ducks in the long-distance dispersal of native plants and the spread of exotic plants in Europe. *Ecography*, **32**, 919-928.
- Brownie, C., Anderson, D.R., Burnham, K.P. & Robson, D.S. 1985. *Statistical inference from*
-

- 
- band recovery data - a handbook*. US Fish and Wildlife Service, US Department of the Interior, Washington DC, Etats-Unis.
- Bryant, E.H. & Reed, D.H. 1999. Fitness decline under relaxed selection in captive populations. *Conservation Biology*, **13**, 665-669.
- Buechner, H.K. 1950. An evaluation of restocking with pen-reared bobwhite. *Journal of Wildlife Management*, **14**, 363-377.
- Buechner, H. 1960. The bighorn sheep in the United States, its past, present, and future. *Wildlife monographs*, **4**, 3-174.
- Burnham, K. 1993. A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data. *Marked individuals in the study of bird population* (eds J.-D. Lebreton & P. North), pp. 199-213. Birkhäuser, Basel, Suisse.
- Byers, S.M. & Cary, J.R. 1991. Discrimination of Mallard strains on the basis of morphology. *Journal of Wildlife Management*, **55**, 580-586.
- Callaghan, D. & Kirby, J. 1996. Releases of Anatidae for hunting and the effects on wetland biodiversity: a review and evaluation. *Game and Wildlife Biology*, **13**, 1049-1068.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation, 2nd Edition*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, Etats-Unis.
- Cheng, K.M., Shoffner, R.N., Phillips, R.E. & Lee, F.B. 1980. Reproductive performance in wild and game farm mallards. *Poultry Science*, **59**, 1970-1976.
- Cheng, K.M., Shoffner, R.N., Phillips, R.E. & Lee, F.B. 1979. Mate preference in wild and domesticated (game-farm) mallards: II. Pairing success. *Animal Behaviour*, **27**, 417-425.
- Cheng, K.M., Shoffner, R.N., Phillips, R.E. & Lee, F.B. 1978. Mate preference in wild and domesticated (game-farm) mallards (*Anas platyrhynchos*) : I. Initial preference. *Animal Behaviour*, **26**, 996-1003.
- Ciborowski, K.L., Consuegra, S., de Leániz, C.G., Wang, J., Beaumont, M.A. & Jordan, W.C. 2007. Stocking may increase mitochondrial DNA diversity but fails to halt the decline of endangered Atlantic salmon populations. *Conservation Genetics*, **8**, 1355-1367.
- Colla, S.R., Otterstatter, M.C., Gegear, R.J. & Thomson, J.D. 2006. Plight of the bumble bee: Pathogen spillover from commercial to wild populations. *Biological Conservation*, **129**, 461-467.
- Commission Européenne 2008. *Guide sur la chasse en application de la directive 79/409/CEE du Conseil concernant la conservation des oiseaux sauvages "La directive Oiseaux"*.
- Converse, K. & Kidd, G. 2001. Duck plague epizootics in the United States, 1967-1995.

- 
- Journal of Wildlife Diseases*, **37**, 347-357.
- Cotter, D., O'Donovan, V., O'Maoiléidigh, N., Rogan, G., Roche, N. & Wilkins, N.P. 2000. An evaluation of the use of triploid Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in minimising the impact of escaped farmed salmon on wild populations. *Aquaculture*, **186**, 61-75.
- Cunningham, A.A. 1996. Disease risks of wildlife translocations. *Conservation Biology*, **10**, 349-353.
- Crestanello, B., Pecchioli, E., Vernesi, C., Mona, S., Martínková, N., Janiga, M., Hauffe, H.C. & Bertorelle, G. 2009. The genetic impact of translocations and habitat fragmentation in chamois (*Rupicapra*) spp. *Journal of Heredity*, **100**, 691-708.
- De Vries, R. 2006. Genetic engineering and the integrity of animals. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, **19**, 469-493.
- Deceuninck, B. & Maillet, N. 2011. Synthèse des dénombrements d'anatidés et de foulques hivernants en France - mi-janvier 2010-. Ligue pour la Protection des Oiseaux, Wetlands International, Rochefort, France.
- Del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. 1992. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 1.* Lynx Edicions, Barcelona, Espagne.
- Delany, S. & Scott, D. 2006. *Waterbird Population Estimates - Fourth Edition.* Wetlands International, Wageningen, Pays-Bas.
- Delibes-Mateos, M., Ferreras, P. & Villafuerte, R. 2008. Rabbit populations and game management: the situation after 15 years of rabbit haemorrhagic disease in central-southern Spain. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 559-574.
- Denk, A., Gautschi, B., Carter, K. & Kempnaers, B. 2004. Seven polymorphic microsatellite loci for paternity assessment in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Molecular Ecology Notes*, **4**, 506-508.
- Denk, A. G. 2005. Male and female reproductive tactics in mallards (*Anas platyrhynchos* L.): sperm competition and cryptic female choice. Thèse de Doctorat, Max-Planck-Institut für Ornithologie, Allemagne.
- Derégnaucourt, S., Guyomarc'h, J.-C. & Belhamra, M. 2005. Comparison of migratory tendency in European quail *Coturnix c. coturnix*, domestic Japanese quail *Coturnix c. japonica* and their hybrids. *Ibis*, **147**, 25-36.
- Desforges, M.F. & Wood-Gush, D.G.M. 1975. A behavioural comparison of domestic and mallard ducks. Habituation and flight reactions. *Animal Behaviour*, **23**, 692-697.
- Devries, J.H., Brook, R.W., Howerter, D.W. & Anderson, M.G. 2008. Effects of spring body condition and age on reproduction in mallards (*Anas platyrhynchos*). *Auk*, **125**, 618-628.

- 
- DGIF 2007. An evaluation of captive-reared mallard releases in Virginia. Department of Game and Inland Fisheries, Mallard Release Committee, Virginia, Etats-Unis.
- Diamond, J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, **418**, 700-707.
- Díaz-Sánchez, S., Moriones, A., Casas, F. & Höfle, U. Sous presse. Prevalence of *Escherichia coli*, *Salmonella* sp. and *Campylobacter* sp. in the intestinal flora of farm-reared, restocked and wild red-legged partridges (*Alectoris rufa*): is restocking using farm-reared birds a risk? *European Journal of Wildlife Research*.
- Draycott, R.A.H., Woodburn, M.I.A., Carroll, J.P. & Sage, R.B. 2005. Effects of spring supplementary feeding on population density and breeding success of released pheasants *Phasianus colchicus* in Britain. *Wildlife Biology*, **11**, 177-182.
- Draycott, R., Hoodless, A., Cooke, M. & Sage, R. Sous Presse. The influence of pheasant releasing and associated management on farmland hedgerows and birds in England. *European Journal of Wildlife Research*.
- Dubovsky, J.A. & Kaminski, R.M. 1994. Potential reproductive consequences of winter-diet restriction in mallards. *Journal of Wildlife Management*, **58**, 780-786.
- Dufour, K., Ankney, C. & Weatherhead, P. 1993. Condition and vulnerability to hunting among mallards staging at Lake St. Clair, Ontario. *Journal of Wildlife Management*, **57**, 209-215.
- Dunn, J., Diefenbach, D. & Hartman, F. 1995. Survival and recovery distribution of wild and captive-reared mallards. *Transactions of the Northeast Section of the Wildlife Society*, **52**, 21-28.
- Duriez, O., Eraud, C., Barbraud, C. & Ferrand, Y. 2005. Factors affecting population dynamics of Eurasian woodcocks wintering in France: assessing the efficiency of a hunting-free reserve. *Biological Conservation*, **122**, 89-97.
- Elledge, A.E., Allen, L.R., Carlsson, B.-L., Wilton, A.N. & Leun, L.K.-P. 2008. An evaluation of genetic analyses, skull morphology and visual appearance for assessing dingo purity: implications for dingo conservation. *Wildlife Research*, **35**, 812-820.
- Elmberg, J., Nummi, P., Pöysä, H., Sjöberg, K., Gunnarsson, G., Clausen, P., Guillemain, M., Rodrigues, D. & Väänänen, V.-M. 2006. The scientific basis for new and sustainable management of migratory European ducks. *Wildlife Biology*, **12**, 121-127.
- Ewers, C., Guenther, S., Wieler, L.H. & Schierack, P. 2009. Mallard ducks - a waterfowl species with high risk of distributing *Escherichia coli* pathogenic for humans. *Environmental Microbiology Reports*, **1**, 510-517.
- Fitzpatrick, B.M., Johnson, J.R., Kump, D.K., Smith, J.J., Voss, S.R. & Shaffer, H.B. 2010. Rapid

- spread of invasive genes into a threatened native species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 3606-3610.
- FNC-ONCFS 2008. *Tout le gibier de France*. Hachette Livre, Paris, France.
- Fog, J. 1971. Survival and exploitation of Mallards (*Anas platyrhynchos*) released for shooting. *Danish Review of Game Biology*, **6**, 1-12.
- Fog, J. 1964. Dispersal and survival of released mallards (*Anas platyrhynchos* L.). *Danish Review of Game Biology*, **4**, 1-57.
- Fouque, C., Corda, E., Tesson, J.-L., Mondain-Monval, J.-Y., Barthe, C., Dej, F. & Birkan, M. 2004. Chronologie de la reproduction d'anatidés (Anatidae) et de la foulque macroule (*Fulica atra*) en France. *Game and Wildlife Science*, **21**, 1-39.
- Fournand, E. 1992. Etude du phénotype du canard colvert (*Anas platyrhynchos*) en Dombes. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Birieux, France.
- Fowler, A., Eadie, J. & Engilis, A. 2009. Identification of endangered Hawaiian ducks (*Anas wyvilliana*), introduced North American mallards (*A. platyrhynchos*) and their hybrids using multilocus genotypes. *Conservation Genetics*, **10**, 1747-1758.
- Fox, T.A.D. 2009. What makes a good alien? Dealing with the problems of non-native wildfowl. *British Birds*, **102**, 660-679.
- Frankham, R. 1995. Conservation genetics. *Annual Review of Genetics*, **29**, 305-327.
- Frankham, R., Ballou, J. & Briscoe, D. 2004. *A primer of conservation genetics*. Cambridge Univ Press, Cambridge, Royaume-Uni.
- Gauthier-Clerc, M., Lebarbenchon, C. & Thomas, F. 2007. Recent expansion of highly pathogenic avian influenza H5N1: a critical review. *Ibis*, **149**, 202-214.
- Gilissen, N., Haanstra, L., Delany, S., Boere, G. & Hagemeyer, W. 2002. *Numbers and distribution of wintering waterbirds in the Western Palearctic and Southwest Asia in 1997, 1998 and 1999: Results from the International Waterbird Census*. Wetlands International Global Series No. 11, Wageningen, Pays-Bas.
- Giudice, J.H. 2003. Survival and recovery of Mallards and Gadwalls banded in eastern Washington, 1981- 1998. *Journal of Field Ornithology*, **74**, 1-11.
- Guémené, D., Kansaku, N. & Zadworny, D. 2001. L'expression du comportement d'incubation chez la dinde et sa maîtrise en élevage. *INRA Productions Animales*, **14**, 147-160.
- Goodenough, A. 2010. Are the ecological impacts of alien species misrepresented? A review of the "native good, alien bad" philosophy. *Community Ecology*, **11**, 13-21.

- Gortázar, C., Villafuerte, R. & Martín, M. 2000. Success of traditional restocking of red-legged partridge for hunting purposes in areas of low density of northeast Spain. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, **46**, 23-30.
- Gortázar, C., Ferroglio, E., Höfle, U., Frölich, K. & Vicente, J. 2007. Diseases shared between wildlife and livestock: a European perspective. *European Journal of Wildlife Research*, **53**, 241-256.
- Guay, P.-J. & Iwaniuk, A.N. 2008. Captive breeding reduces brain volume in waterfowl (Anseriformes). *Condor*, **110**, 276-284.
- Guillemain, M., Corbin, J. & Fritz, H. 1999. Interruptions of terrestrial feeding as way to decrease the non-digestible fraction of the bolus: field observations and laboratory experiments in Mallard. *Wildfowl*, **50**, 123-132.
- Guillemain, M., Fritz, H., Guillon, N. & Simon, G. 2002. Ecomorphology and coexistence in dabbling ducks: the role of lamellar density and body length. *Oikos*, **98**, 547-551.
- Guillemain, M., Dehorter, O., Johnson, A. & Simon, G. 2005. A test of the wintering strategy hypothesis with teal (*Anas crecca*) ringed in the Camargue, southern France. *Journal of Ornithology*, **146**, 184-187.
- Guillemain, M., Lepley, M., Massez, G., Caizargues, A., Rodrigues, D. & Figueiredo, M. 2008a. Addendum: Eurasian Teal *Anas crecca* nasal saddle loss in the Camargue, France. *Bird Study*, **55**, 135-138.
- Guillemain, M., Mondain-Monval, J.-Y., Weissenbacher, E., Brochet, A.-L. & Olivier, A. 2008b. Hunting bag and distance from nearest day-roost in Camargue ducks. *Wildlife Biology*, **14**, 379-385.
- Guillemain, M. 2010. Determinants of bird ring return: a questionnaire to duck hunters. *Wildlife Biology*, **16**, 440-444.
- Gunnarsson, G., Elmberg, J., Dessborn, L., Jonzén, N., Pöysä, H. & Valkama, J. 2008. Survival estimates, mortality patterns, and population growth of Fennoscandian mallards *Anas platyrhynchos*. *Annales Zoologici Fennici*, **45**, 483-495.
- Gunnarsson, G., Elmberg, J. & Waldenström, J. 2011. Trends in body mass of ducks over time: the hypotheses in Guillemain et al. revisited. *AMBIO*, **40**, 338-340.
- Gurd, D.B. 2007. Predicting resource partitioning and community organization of filter-feeding dabbling ducks from functional morphology. *American Naturalist*, **169**, 334-343.
- Géroutet 1999. *Les palmipèdes d'Europe*. Delachaux et Niestlé.
- Halliday, T. 1980. The extinction of the passenger pigeon *Ectopistes migratorius* and its relevance to contemporary conservation. *Biological Conservation*, **17**, 157-162.

- Harradine, J. 1985. Duck shooting in the United Kingdom. *Wildfowl*, **36**, 81-94.
- Havet, P., Perrin-Houdon, J. & Rolland, A.-L. 2007. Les difficultés d'insertion des jeunes dans la chasse. *Faune Sauvage*, **277**, 36-38.
- Havlin, J. 1991. Ringing results in hand-reared *Anas platyrhynchos*. *Folia Zoologica*, **40**, 153-165.
- Heath, D.D., Heath, J.W., Bryden, C.A., Johnson, R.M. & Fox, C.W. 2003. Rapid evolution of egg size in captive salmon. *Science*, **299**, 1738-1740.
- van Heezik, Y., Seddon, P.J. & Maloney, R.F. 1999. Helping reintroduced houbara bustards avoid predation: effective anti-predator training and the predictive value of pre-release behaviour. *Animal Conservation*, **2**, 155-163.
- Hegde, S.G., Nason, J.D., Clegg, J.M. & Ellstrand, N.C. 2006. The evolution of California's wild radish has resulted in the extinction of its progenitors. *Evolution*, **60**, 1187-1197.
- Heitmeyer, M. 1988. Changes in the visceral morphology of wintering female mallards (*Anas platyrhynchos*). *Canadian Journal of Zoology*, **66**, 2015-2018.
- Heitmeyer, M.E., Fredrickson, L.H. & Humburg, D.D. 1993. Further evidence of biases associated with hunter-killed mallards. *Journal of Wildlife Management*, **57**, 733-740.
- Hepp, G.R., Blohm, R.J., Reynolds, R.E., Hines, J.E. & Nichols, J.D. 1986. Physiological condition of autumn-banded mallards and its relationship to hunting vulnerability. *Journal of Wildlife Management*, **50**, 177-183.
- Hodder, K. & Bullock, J. 1997. Translocations of native species in the UK: implications for biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, **34**, 547-565.
- Houde, A., Fraser, D. & Hutchings, J. 2010. Reduced anti-predator responses in multi-generational hybrids of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Conservation Genetics*, **11**, 785-794.
- Huang, Y., Tu, J., Cheng, X., Tang, B., Hu, X., Liu, Z., Feng, J., Lou, Y., Lin, L., Xu, K., Zhao, Y. & Li, N. 2005. Characterization of 35 novel microsatellite DNA markers from the duck (*Anas platyrhynchos*) genome and cross-amplification in other birds. *Genetics Selection Evolution*, **37**, 455-472.
- Hughes, J.B., Daily, G.C. & Ehrlich, P.R. 1997. Population diversity: its extent and extinction. *Science*, **278**, 689-692.
- Hulme, P.E. 2011. Addressing the threat to biodiversity from botanic gardens. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 168-174.
- Hůda, J., Hanzal, V., Kunitzká, E. & Plaňanská, J. 2001. Chov kachny divoké v honitbách

- Rybářství Třeboň (L'élevage de canards sauvages dans sur les terrains de chasse de Trebon Pêche). *Pernatá zvěř 2001, Pernatá zvěř*, République Tchèque.
- Ings, T.C., Ward, N.L. & Chittka, L. 2006. Can commercially imported bumble bees out-compete their native conspecifics? *Journal of Applied Ecology*, **43**, 940-948.
- Jourdain, E., Gauthier-Clerc, M., Bicol, D. & Sabatier, P. 2007. Bird migration routes and risk for pathogen dispersion into western Mediterranean wetlands. *Emerging Infectious Diseases*, **13**, 365-372.
- Jourdain, E., Gunnarsson, G., Wahlgren, J., Latorre-Margalef, N., Bröjer, C., Sahlin, S., Svensson, L., Waldenström, J., Lundkvist, Åk. & Olsen, B. 2010. Influenza virus in a natural host, the mallard: experimental infection data. *PLoS ONE*, **5**, e8935.
- Kayser, Y., Gauthier-Clerc, M., Béchet, A., Poulin, B., Massez, G., Chérain, Y., Paoli, J., Sadoul, N., Vialet, E., Paulus, G., Vincent-Martin, N., Pilard, P. & Isenmann, P. 2008. Comptendu ornithologique camarguais pour les années 2001-2006. *Revue d'Ecologie*, **63**, 299-349.
- Keawcharoen, J., Van Riel, D., Van Amerongen, G., Bestebroer, T., Beyer, W., Van Lavieren, R., Osterhaus, A., Fouchier, R. & Kuiken, T. 2008. Wild ducks as long-distance vectors of highly pathogenic avian influenza virus (H5N1). *Emerging Infectious Diseases*, **14**, 600-607.
- Kehoe, F.P., Ankney, C.D. & Alisauskas, R.T. 1988. Effects of dietary fiber and diet diversity on digestive organs of captive mallards (*Anas platyrhynchos*). *Canadian Journal of Zoology*, **66**, 1597-1602.
- Keller, M., Kollmann, J. & Edwards, P. 2000. Genetic introgression from distant provenances reduces fitness in local weed populations. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 647-659.
- Kendall, W.L. & Bjorkland, R. 2001. Using open robust design models to estimate temporary emigration from capture-recapture data. *Biometrics*, **57**, 1113-1122.
- Kidd, A.G., Bowman, J., Lesbarrères, D. & Schulte-Hostedde, A.I. 2009. Hybridization between escaped domestic and wild American mink (*Neovison vison*). *Molecular Ecology*, **18**, 1175-1186.
- Kirby, J.S. 1995. Winter population estimates for selected waterfowl species in Britain. *Biological Conservation*, **73**, 189-198.
- Knox, W.M. 2011. The antler religion. *Wildlife Society Bulletin*, **35**, 45-48.
- Kostow, K. 2009. Factors that contribute to the ecological risks of salmon and steelhead hatchery programs and some mitigating strategies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **19**, 9-31.

- Kraaijeveld-Smit, F.J.L., Griffiths, R.A., Moore, R.D. & Beebee, T.J.C. 2006. Captive breeding and the fitness of reintroduced species: a test of the responses to predators in a threatened amphibian. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 360-365.
- Kraus, R. 2011. The role of mallard (*Anas platyrhynchos*) in the spread of avian influenza: genomics, population genetics, and flyways. Thèse de Doctorat, Wageningen University, Pays-Bas.
- Kulikova, I.V., Zhuravlev, Y.N., McCracken, K.G. & Haukos, D.A. 2004. Asymmetric hybridization and sex-biased gene flow between eastern spot-billed ducks (*Anas zonorhyncha*) and mallards (*A. platyrhynchos*) in the russian far east. *Auk*, **121**, 930-949.
- Kwok, H.-K. 2007. Changes of a forest bird community in Hong Kong of China in 10 years. *Acta Ecologica Sinica*, **27**, 3993-4001.
- Laikre, L., Allendorf, F.W., Aroner, L.C., Baker, C.S., Gregovich, D.P., Hansen, M.M., Jackson, J.A., Kendall, K.C., Mckelvey, K., Neel, M.C., Olivieri, I., Ryman, N., Schwartz, M.K., Bull, R.S., Stetz, J.B., Tallmon, D.A., Taylor, B.L., Vojta, C.D., Waller, D.M. & Waples, R.S. 2010b. Neglect of genetic diversity in implementation of the convention on biological diversity. *Conservation Biology*, **24**, 86-88.
- Laikre, L., Palmé, A., Josefsson, M., Utter, F. & Ryman, N. 2006. Release of alien populations in Sweden. *AMBIO*, **35**, 255-261.
- Laikre, L., Schwartz, M.K., Waples, R.S., Ryman, N. & the GeM Working Group 2010a. Compromising genetic diversity in the wild: unmonitored large-scale release of plants and animals. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 520-529.
- Lande, R. & Shannon, S. 1996. The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution*, **50**, 434-437.
- Latch, E.K., Harveson, L.A., King, J.S., Hobson, M.D. & Rhodes-Jr., O.E. 2006. Assessing hybridization in wildlife populations using molecular markers: a case study in wild turkeys. *Journal of Wildlife Management*, **70**, 485-492.
- Latorre-Margalef, N., Gunnarsson, G., Munster, V.J., Fouchier, R.A., Osterhaus, A.D., ElMBERG, J., Olsen, B., Wallensten, A., Haemig, P.D., Fransson, T., Brudin, L. & Waldenström, J. 2009. Effects of influenza A virus infection on migrating mallard ducks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 1029-1036.
- Lebarbenchon, C., Brown, S.P., Poulin, R., Gauthier-clerc, M. & Thomas, F. 2008. Evolution of pathogens in a man-made world. *Molecular Ecology*, **17**, 475-484.
- Lebarbenchon, C., Chang, C.-M., Grandhomme, V., Dietrich, M., Kayser, Y., Elguero, E., Renaud, F., Thomas, F., van der Werf, S. & Gauthier-Clerc, M. 2010. Avian influenza circulation in the Camargue (South of France) during the 2006-07 season. *Avian diseases*, **54**, 446-449.

- 
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **62**, 67-118.
- Lebreton, J.-D. 2005. Dynamical and statistical models for exploited populations. *Aust. N. Z. J. Stat.*, **47**, 49-63.
- Lebreton, J.-D. 2011. The impact of global change on terrestrial Vertebrates. *Comptes Rendus Biologies*, **334**, 360-369.
- Lee, F. & Kruse, A. 1973. High survival and homing rate of hand-reared wild-strain mallards. *Journal of Wildlife Management*, **37**, 154-159.
- Legagneux, P. 2007. Compromis entre alimentation et risque de prédation chez les canards hivernants: une approche multi-échelles. Thèse de Doctorat, Université Louis Pasteur de Strasbourg, France.
- Legagneux, P., Inchausti, P., Bourguemestre, F., Latraube, F. & Bretagnolle, V. 2009. Effect of predation risk, body size, and habitat characteristics on emigration decisions in mallards. *Behavioral Ecology*, **20**, 186-194.
- Leopold, A. 1933. *Game Management*. University of Wisconsin Press, New York, New York, Etats-Unis.
- Lesobre, L., Lacroix, F., Caizergues, A., Hingrat, Y., Chalah, T. & Saint Jalme, M. 2009. Conservation genetics of Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata undulata*): population structure and its implications for the reinforcement of wild populations. *Conservation Genetics*, **11**, 1489-1497.
- Letty, J., Hivert, J., Queney, G., Aubineau, J., Monnerot, M. & Marchandeu, S. 2003. Evaluation de l'introgression génétique suite à un renforcement de population chez le lapin de garenne. *Les Actes du BRG*, **4**, 101-114.
- Li, H.-F., Zhu, W.-Q., Song, W.-T., Shu, J.-T., Han, W. & Chen, K.-W. 2010. Origin and genetic diversity of Chinese domestic ducks. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **57**, 634-640.
- Lindberg, M.S., Kendall, W.L., Hines, J.E. & Anderson, M.G. 2001. Combining band recovery data and Pollock's robust design to model temporary and permanent emigration. *Biometrics*, **57**, 273-281.
- Lindberg, M. Sous Presse. A review of designs for capture-mark-recapture studies in discrete time. *Journal of Ornithology*.
- Lindberg, M.S., Lebreton, J.-d. & Boomer, G.S. En Révision. Effects of individual heterogeneity on harvest dynamics of waterfowl. *Journal of Wildlife Management*.
-

- Liukkonen-Anttila, T., Saartoala, R. & Hissa, R. 2000. Impact of hand-rearing on morphology and physiology of the capercaillie (*Tetrao urogallus*). *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **125**, 211-221.
- Lynch, M. & O'Hely, M. 2001. Captive breeding and the genetic fitness of natural populations. *Conservation Genetics*, **2**, 363-378.
- Maak, S., Wimmers, K., Weigend, S. & Neumann, K. 2003. Isolation and characterization of 18 microsatellites in the Peking duck (*Anas platyrhynchos*) and their application in other waterfowl species. *Molecular Ecology Notes*, **3**, 224-227.
- Mallet, J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 229-237.
- Manin, C. 2005. Etudes des anomalies dans la biométrie et le phénotype du canard colvert *Anas platyrhynchos* 1976-1981 1993-1994. Rapport de Master, Université Claude Bernard Lyon 1, France.
- Mank, J.E., Carlson, J.E. & Brittingham, M.C. 2004. A century of hybridization: decreasing genetic distance between american black ducks and mallards. *Conservation Genetics*, **5**, 395-403.
- Martínez-Abraín, A., Regan, H.M., Viedma, C., Villuendas, E., Bartolomé, M.A., Gómez, J.A. & Oro, D. 2011. Cost-effectiveness of translocation options for a threatened waterbird. *Conservation Biology*, **25**, 726-735.
- Massemin-Challet, S., Gendner, J.-P., Samtmann, S., Pichegru, L., Wulgué, A. & Le Maho, Y. 2006. The effect of migration strategy and food availability on White Stork *Ciconia ciconia* breeding success. *Ibis*, **148**, 503-508.
- Massez, G. 2010. Le renard roux. *Mammifères de Camargue* (eds F. Poitevin, A. Olivier, P. Bayle & O. Scher), pp. 100-102. Regard du vivant et Parc naturel régional de Camargue, France.
- Mathevet, R. 2000. Usages des zones humides camarguaises: enjeux et dynamique des interactions environnement-usagers-territoire. Thèse de Doctorat, Université Lyon 3, France.
- Mathevet, R. & Mesléard, F. 2002. The origins and functioning of the private wildfowling lease system in a major Mediterranean wetland: the Camargue (Rhône river delta, southern France). *Land Use Policy*, **19**, 277-286.
- Mathews, F., Orros, M., McLaren, G., Gelling, M. & Foster, R. 2005. Keeping fit on the ark: assessing the suitability of captive-bred animals for release. *Biological Conservation*, **121**, 569-577.
- Matson, T.K., Goldizen, A.W. & Jarman, P.J. 2004. Factors affecting the success of

- translocations of the black-faced impala in Namibia. *Biological Conservation*, **116**, 359-365.
- Mayot, P. 2006. Facultés de reproduction en nature de différentes souches de faisans. *Faune Sauvage*, **274**, 56-60.
- McGinnity, P., Prodöhl, P., Ferguson, A., Hynes, R., Maoiléidigh, N.O., Baker, N., Cotter, D., O'Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J. & Cross, T. 2003. Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**, 2443-2450.
- McGinnity, P., Jennings, E., deEyto, E., Allott, N., Samuelsson, P., Rogan, G., Whelan, K. & Cross, T. 2009. Impact of naturally spawning captive-bred Atlantic salmon on wild populations: depressed recruitment and increased risk of climate-mediated extinction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 3601-3610.
- Mennerat, A., Nilsen, F., Ebert, D. & Skorping, A. 2010. Intensive farming: evolutionary implications for parasites and pathogens. *Evolutionary Biology*, **37**, 59-67.
- Millán, J. 2009. Diseases of the red-legged partridge (*Alectoris rufa* L.): a review. *Wildlife Biology in Practice*, **1**, 70-88.
- Miller, M.R. 1975. Gut morphology of Mallards in relation to diet quality. *Journal of Wildlife Management*, **39**, 168-173.
- Mondain-Monval, J.-Y. & Girard, O. 2000. Le Canard Colvert, la Sarcelle d'Hiver et autres canards de surface. *Faune Sauvage*, **251**, 124-139.
- Mondain-Monval, J.-Y., Olivier, A. & Le Bihan, A. 2009. Recent trends in the numbers of hunters and the harvest of wildfowl in the Camargue, France: preliminary results. *Wildfowl*, **Special Issue 2**, 192-201.
- Mooij, J.H. 2005. Protection and use of waterbirds in the European Union. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung*, **30**, 49-76.
- Morton, A., Routledge, R., Peet, C. & Ladwig, A. 2004. Sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infection rates on juvenile pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum (*Oncorhynchus keta*) salmon in the nearshore marine environment of British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**, 147-157.
- Munster, V.J., Baas, C., Lexmond, P., Waldenström, J., Wallensten, A., Fransson, T., Rimmelzwaan, G.F., Beyer, W.E.P., Schutten, M., Olsen, B., Osterhaus, A.D.M.E. & Fouchier, R.A.M. 2007. Spatial, temporal, and species variation in prevalence of influenza A viruses in wild migratory birds. *PLoS Pathogens*, **3**, e61.
- Musil, D.D. & Connelly, J.W. 2009. Survival and reproduction of pen-reared vs translocated

- wild pheasants *Phasianus colchicus*. *Wildlife Biology*, **15**, 80-88.
- Musilová, Z., Musil, P., Poláková, S. & Fuchs, R. 2009. Wintering ducks in the Czech Republic: Changes in their population trends and distribution. *Wildfowl*, **Special Issue 2**, 74-85.
- Mysterud, A. 2010. Still walking on the wild side? Management actions as steps towards 'semi-domestication' of hunted ungulates. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 920-925.
- Navarro-Gonzalez, N., Serrano, E., Casas-Díaz, E., Velarde, R., Marco, I., Rossi, L. & Lavín, S. 2010. Game restocking and the introduction of sarcoptic mange in wild rabbit in north-eastern Spain. *Animal Conservation*, **13**, 586-591.
- Nichols, J.D. 1991. Responses of North American duck populations to exploitation. *Bird population studies: relevance to conservation and management* (eds C.M. Perrins, J.D. Lebreton & G.J.M. Hiron), pp. 498-525. Oxford University Press, Oxford, Royaume-Uni.
- Nilsson, L. 2008. Special issue - Changes of numbers and distribution of wintering waterfowl in Sweden during forty years, 1967-2006. *Ornis Svecica*, **18**, 135-226.
- Noer, H., Søndergaard, M. & Jørgensen, t.B. 2008. Releases of Mallard in Denmark and effects on lake phosphorus levels. *Indfangning, udsætning og jagt på fasan, agerhøne og gråand i Danmark. - Rapport fra arbejdsgruppe nedsat af rådet*, Vildtforvaltningsrådet, Danmark.
- Norén, K., Dalén, L., Kvaloy, K. & Angerbjörn, A. 2005. Detection of farm fox and hybrid genotypes among wild arctic foxes in Scandinavia. *Conservation Genetics*, **6**, 885-894.
- Nudds, T., Sjöberg, K. & Lundberg, P. 1994. Ecomorphological relationships among Palearctic dabbling ducks on Baltic coastal wetlands and a comparison with the Neartic. *Oikos*, **69**, 295-303.
- Olden, J.D., Poff, N.L., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 18-24.
- Osborne, C.E., Swift, B.L. & Baldassarre, G.A. 2010. Fate of captive-reared and released mallards on eastern Long Island, New York. *Human-Wildlife Interactions*, **4**, 266-274.
- Otterstatter, M.C. & Thomson, J.D. 2008. Does pathogen spillover from commercially reared bumble bees threaten wild pollinators. *PLoS ONE*, **3**, e2771.
- Pérez-Arteaga, A., Gaston, K.J. & Kershaw, M. 2002. Population trends and priority conservation sites for Mexican Duck *Anas diazi*. *Bird Conservation International*, **12**, 35-52.
- Pérez-Buitrago, N., García, M.A., Sabat, A., Delgado, J., Álvarez, A., McMillan, O. & Funk, S.M. 2008. Do headstart programs work? Survival and body condition in headstarted Mona

- Island iguanas *Cyclura cornuta stejnegeri*. *Endangered Species Research*, **6**, 55-65.
- Piñeyro-Nelson, A., Heerwaarden, J.V., Perales, H.R., Serratos-Hernández, J.A., Rangel, A., Hufford, M.B., Gepts, P., Garay-Arroyo, A., Rivera-Bustamante, R. & Álvarez Buylia, E.R. 2009. Transgenes in Mexican maize: molecular evidence and methodological considerations for GMO detection in landrace populations. *Molecular Ecology*, **18**, 750-761.
- Pitra, C., D'Aloia, M.-A., Lieckfeldt, D. & Combreau, O. 2004. Genetic variation across the current range of the Asian houbara bustard (*Chlamydotis undulata macqueenii*). *Conservation Genetics*, **5**, 205-215.
- Pollock, K. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management*, **46**, 752-757.
- Pöysä, H. 1983. Morphology-mediated niche organization in a guild of dabbling ducks. *Ornis Scandinavica*, **14**, 317-326.
- Price, T. 2002. Domesticated birds as a model for the genetics of speciation by sexual selection. *Genetica*, **116**, 311-327.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. & Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**, 945-959.
- Prompt, E. & Guillerme, N. 2011. Les étangs piscicoles, un équilibre dynamique. Conservatoire Rhône Alpes des Espaces Naturels, Lyon, France.
- Putaala, A. & Hissa, R. 1998. Breeding dispersal and demography of wild and hand reared grey partridges *Perdix perdix* in Finland. *Wildlife Biology*, **4**, 137-145.
- Randi, E. 2005. Management of wild ungulate populations in Italy: captive-breeding, hybridisation and genetic consequences of translocations. *Veterinary Research Communications*, **29**, 71-75.
- Rantanen, E.M., Buner, F., Riordan, P., Sotherton, N. & Macdonald, D.W. 2010a. Vigilance, time budgets and predation risk in reintroduced captive-bred grey partridges *Perdix perdix*. *Applied Animal Behaviour Science*, **127**, 43-50.
- Rantanen, E.M., Buner, F., Riordan, P., Sotherton, N. & Macdonald, D.W. 2010b. Habitat preferences and survival in wildlife reintroductions: an ecological trap in reintroduced grey partridges. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 1357-1364.
- Reynolds, E., Blohm, J., Nichols, D. & Hines, E. 1995. Spring-summer survival rates of yearling versus adult mallard females. *Journal of Wildlife Management*, **59**, 691-696.
- Rhymer, J.M., Williams, M.J. & Braun, M.J. 1994. Mitochondrial analysis of gene flow between New Zealand mallards (*Anas platyrhynchos*) and grey ducks (*A. superciliosa*).

- Auk*, **111**, 970-978.
- Rhymer, J.M. & Simberloff, D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 83-109.
- Robert, A. 2009. Captive breeding genetics and reintroduction success. *Biological Conservation*, **142**, 2915-2922.
- Roche, E.A., Cuthbert, F.J. & Arnold, T.W. 2008. Relative fitness of wild and captive-reared piping plovers: Does egg salvage contribute to recovery of the endangered Great Lakes population? *Biological Conservation*, **141**, 3079-3088.
- Sacks, B.N., Moore, M., Statham, M.J. & Wittmer, H.U. 2011. A restricted hybrid zone between native and introduced red fox (*Vulpes vulpes*) populations suggests reproductive barriers and competitive exclusion. *Molecular Ecology*, **20**, 326-341.
- Sage, R., Putaala, A., Pradell-Ruiz, V., Greenall, T., Woodburn, M. & Draycott, R. 2003. Incubation success of released hand-reared pheasants *Phasianus colchicus* compared with wild ones. *Wildlife Biology*, **9**, 179-184.
- Saltonstall, K. 2002. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 2445-2449.
- Sandercock, B.K., Nilsen, E.B., Brøseth, H. & Pedersen, H.C. 2011. Is hunting mortality additive or compensatory to natural mortality? Effects of experimental harvest on the survival and cause-specific mortality of willow ptarmigan. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 244-258.
- Sarrazin, F., Bagnolini, C., Pinna, J.-L., Danchin, E. & Clobert, J. 1994. High survival estimates of griffon vultures (*Gyps fulvus fulvus*) in a reintroduced population. *Auk*, **111**, 853-862.
- Scandura, M., Iacolina, L. & Apollonio, M. 2011. Genetic diversity in the European wild boar *Sus scrofa*: phylogeography, population structure and wild x domestic hybridization. *Mammal Review*, **41**, 125-137.
- Sellers, R.A. 1973. Mallard releases in understocked prairie pothole habitat. *Journal of Wildlife Management*, **37**, 10-22.
- Skjelseth, S., Ringsby, T.H., Tufto, J., Jensen, H. & Saether, B.-E. 2007. Dispersal of introduced house sparrows *Passer domesticus*: an experiment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 1763-1771.
- Slota, K.E., Hill, A.E., Keefe, T.J., Bowen, R.A., Miller, R.S. & Pabilonia, K.L. 2011. Human-bird interactions in the United States upland gamebird industry and the potential for zoonotic disease transmission. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, **11**, 1115-1123.

- Smith, D.B. & Rohwer, F.C. 1997. Perceptions of releases of captive-reared mallards with emphasis on an intensive program in Maryland. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*, **62**, 403-411.
- Smith, R.K., Pullin, A.S., Stewart, G.B. & Sutherland, W.J. 2010. Effectiveness of predator removal for enhancing bird populations. *Conservation Biology*, **24**, 820-829.
- Sokos, C.K., Birtsas, P.K. & Tsachalidis, E.P. 2008. The aims of galliforms release and choice of techniques. *Wildlife Biology*, **14**, 412-422.
- Søndergaard, M., Wiberg-Larsen, P. & Noer, H. 2006. Miljøpåvirkninger af søer som følge af udsaetning af gråand. Danmarks Miljøundersøgelser, Vildtforvaltningsrådet, Danmark.
- Sorenson, M.D. & Fleischer, R.C. 1996. Multiple independent transpositions of mitochondrial DNA control region sequences to the nucleus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **93**, 15239-15243.
- Sorenson, M.D., Ast, J.C., Dimcheff, D.E., Yuri, T. & Mindell, D.P. 1999. Primers for a PCR-Based Approach to Mitochondrial Genome Sequencing in Birds and Other Vertebrates. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **12**, 105-114.
- Soutiere, E.C. 1989. Survival rates of hand-reared mallards released on 2 private farms. *Journal of Wildlife Management*, **53**, 114-118.
- Spear, D. & Chown, S.L. 2009. Non-indigenous ungulates as a threat to biodiversity. *Journal of Zoology*, **279**, 1-17.
- Stanton, J.D., Soutiere, E.C. & Lancia, R.A. 1992. Survival and reproduction of game-farm female mallards at Remington farms, Maryland. *Wildlife Society Bulletin*, **20**, 182-188.
- Storch, I. 2007. *Grouse: status survey and conservation action plan 2006-2010*. IUCN and Fordingbridge, Gland, Suisse.
- Stunden, C.E., Bluhm, C.K., Cheng, K.M. & Rajamahendran, R. 1999. Factors affecting reproductive performance in captive mallard ducks. *Theriogenology*, **435-446**, 52.
- Tamisier, A. & Dehorter, O. 1999. Le milieu et les espèces. *Camargue, canards et foulques. Fonctionnement et devenir d'un prestigieux quartier d'hiver*, pp. 42-53. Centre Ornithologique du Gard, Nîmes, France.
- Tamisier, A. & Grillas, P. 1994. A review of habitat changes in the Camargue: an assessment of the direct effects of the loss of biological diversity on the wintering waterfowl community. *Biological Conservation*, **70**, 39-47.
- Tanabe, Y. 1995. History and phylogeny of Japanese native animals and strategies for their effective use. *The Third Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries, Japan (MAFF) International Workshop on Genetic Resources - Animal Genetic Resources: Efficient*

- 
- Conservation and Effective Use*, pp. 17-36. Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat, Tsukuba, Japon.
- Tavecchia, G., Viedma, C., Martínez-Abraín, A., Bartolomé, M.-A., Gómez, J.A. & Oro, D. 2009. Maximizing re-introduction success: Assessing the immediate cost of release in a threatened waterfowl. *Biological Conservation*, **142**, 3005-3012.
- Teeter, K.C., Payseur, B.A., Harris, L.W., Bakewell, M.A., Thibodeau, L.M., O'Brien, J.E., Krenz, J.G., Sans-Fuentes, M.A., Nachman, M.W. & Tucker, P.K. 2008. Genome-wide patterns of gene flow across a house mouse hybrid zone. *Genome Research*, **18**, 67-76.
- Thémé, A., Vannesson, R. & Mayot, P. 2006. Le conservatoire des souches de faisan commun à l'ONCFS. Des oiseaux de qualité pour des opérations de repeuplement. *Faune Sauvage*, **274**, 64-69.
- Trut, L.N. 1999. Early canid domestication: the farm-fox experiment. *American Scientist*, **87**, 160-169.
- Tufto, J. 2001. Effects of releasing maladapted individuals: a demographic-evolutionary model. *American Naturalist*, **158**, 331-340.
- IUCN 1987. *IUCN position statement on translocation of living organisms: introductions, reintroductions and re-stocking*. IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group, Gland, Suisse.
- IUCN 1998. *Lignes directrices relatives aux réintroductions*. Groupe spécialistes de la réintroduction de la Commission de la sauvegarde des espèces de l'IUCN, Gland, Suisse.
- USFWS 2011. Waterfowl Population Status, 2011. U.S. Department of the Interior, Etats-Unis.
- USFWS 2003. Review of captive-reared mallard regulations on shooting preserves. Division of Migratory Bird Management, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington DC, Etats-Unis.
- Venkatesh, M., Koya, S.I. & Wafar, M. 2008. Re-introduction and supplementation of species of Acropora and Pocillopora into the lagoons of Lakshadweep Islands, India. *Global re-introduction perspectives, re-introduction case-studies from around the globe* (eds P.S. Soorae), pp. 1-3. IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group, Abu Dhabi, Emirats Arabes Unis.
- Villanúa, D., Pérez-Rodríguez, L., Casas, F., Alzaga, V., Acevedo, P., Viñuela, J. & Gortázar, C. 2008. Sanitary risks of red-legged partridge releases: introduction of parasites. *European Journal of Wildlife Research*, **54**, 199-204.
- Villers, A., Millon, A., Jiguet, F., Lett, J.-M., Attie, C., Morales, M.B. & Bretagnolle, V. 2010. Migration of wild and captive-bred Little Bustards *Tetrax tetrax*: releasing birds from

- 
- Spain threatens attempts to conserve declining French populations. *Ibis*, **152**, 254-261.
- Vitousek, P., Mooney, H., Lubchenco, J. & Melillo, J. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **277**, 494-499.
- Wardell, J. & Harrison, J. 1964. The use of hand-reared mallard to augment a wild population. *Transactions of the VIth Congress of the International Union of Game Biologists*, pp. 285-291. The Nature Conservancy, London, Royaume-Uni.
- Watson, M., Aebischer, N.J., Potts, G.R. & Ewald, J.A. 2007. The relative effects of raptor predation and shooting on overwinter mortality of grey partridges in the United Kingdom. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 972-982.
- Webb, J.H., Hay, D.W., Cunningham, P.D. & Youngson, A.F. 1991. The spawning behaviour of escaped farmed and wild adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a northern Scottish river. *Aquaculture*, **98**, 97-110.
- Whyte, R.J. & Bolen, E.G. 1984. Impact of winter stress on Mallard body composition. *Condor*, **86**, 477-482.
- Williams, B., Nichols, J. & Conroy, M. 2002. *Analysis and management of animal populations: modeling, estimation, and decision making*. Academic Press, San Diego, Etats-Unis.
- Williams, C.L., Brust, R.C., Fendley, T.T., Tiller, G.R. & Rhodes, O.E. 2005. A comparison of hybridization between mottled ducks (*Anas fulvigula*) and mallards (*A. platyrhynchos*) in Florida and South Carolina using microsatellite DNA analysis. *Conservation Genetics*, **6**, 445-453.
- Williams, S.E. & Hoffman, E.A. 2009. Minimizing genetic adaptation in captive breeding programs: A review. *Biological Conservation*, **142**, 2388-2400.
- Winkler, K.A., Pamminger-Lahnsteiner, B., Wanzenböck, J. & Weiss, S. 2011. Hybridization and restricted gene flow between native and introduced stocks of Alpine whitefish (*Coregonus* sp.) across multiple environments. *Molecular Ecology*, **20**, 456-472.
- Wollebæk, J., Heggenes, J. & Rod, K.H. 2010. Disentangling stocking introgression and natural migration in brown trout: survival success and recruitment failure in populations with semi-supportive breeding. *Freshwater Biology*, **55**, 2626-2638.
- Yerkes, T. & Bluhm, C. 1998. Return rates and reproductive output of captive-reared female mallards. *Journal of Wildlife Management*, **62**, 192-198.
- Zink, R.M. 2011. When hunters tell other hunters what is ethical: A response to Knox. *Wildlife Society Bulletin*, **35**, 52-53.
-

## **PUBLICATIONS**

---

**1. Conspecifics can be aliens too: a review of effects of restocking practices in vertebrates**

**Champagnon J., Elmberg J., Gauthier-Clerc M., Lebreton J.-D. & Guillemain M.**

*Article en révision pour Journal for Nature Conservation*

**2. Consequences of massive bird releases for hunting purposes : Mallard  
*Anas platyrhynchos* in the Camargue, southern France**

**Champagnon J.**, Guillemain M., Gauthier-Clerc M., Lebreton J.-D. & Elmberg J.

*Publié dans Wildfowl (2009) Special Issue 2 : 184–191*

### **3. Restricted genetic impact of massive restocking on wild mallard**

**Champagnon J., Crochet P.-A., Kreisinger J., Čížková D., Gauthier-Clerc M., Massez G., Söderquist P., Albrecht T. & Guillemain M.**

*Article en révision pour Animal Conservation*

**4. Duck's not dead : Evaluating the effect of stocking with captive reared individuals on genetic integrity of wild mallard population**

Čížková D., Javůrková V., **Champagnon J.** & Kreisinger J.

*Article soumis à Evolutionary Applications le 05/10/2011*

**5. Low survival after release into the wild : assessing “the burden of captivity” on Mallard physiology and behaviour**

**Champagnon J., Guillemain M., Elmberg J., Massez G., Cavallo F. & Gauthier-Clerc M.**

*Article sous presse et publié en ligne dans European Journal of Wildlife Research*

## **6. Combining robust estimates of survival and emigration reveals hunters' unintentional directional selection in mallards**

Legagneux P., **Champagnon J.**, Souchay G, Inchausti P., Bretagnolle V., Bourguemestre F., Van Ingen L. & Guillemain M.

*Article soumis à Journal of Wildlife Management le 22/11/2011*

## **7. Is it Worth Being a Fat Duck? Teal and Mallard Annual Survival Rates at a Thirty Years Interval**

Devineau O., **Champagnon J.**, Guillemain M., Lair P., Lebreton J.-D., Massez G. & Gauthier-Clerc M.

*Article en révision pour Journal of Wildlife Management*

## **8. High Influenza A virus infection rates in Mallards reared for hunting in the Camargue (South of France)**

Vittecoq M., Grandhomme V., **Champagnon J.**, Guillemain M., Renaud F., Thomas F., Gauthier-Clerc M. & van der Werf S.

*Article en préparation pour PLoS Pathogens*

**9. Wintering French Mallard and Teal are heavier and in better body condition than 30 years ago : effects of a changing environment?**

Guillemain M., Elmberg J., Gauthier-Clerc M., Massez G., Hearn R., **Champagnon J.** & Simon G.

*Article publié dans AMBIO (2010) 39 : 170-180*

**10. Changes in Mallard *Anas platyrhynchos* bill morphology after thirty years of supplemental stocking**

**Champagnon J., Guillemain M., Elmberg J., Folkesson K. & Gauthier-Clerc M.**

*Article publié dans Bird Study (2010) 57 : 344-351*

## **ANNEXES**

---

### ***Méthode de Lâcher***

En France, la méthode d'élevage consiste à produire des canards au phénotype sauvage par une sélection rigoureuse des caractéristiques du groupe des reproducteurs (couleur du bec, poids, aspect général + plastron chez les mâles). Les œufs éclosent en couveuse, une cane produisant de 20 à 60 œufs. Après éclosion, une part importante des canetons sont vendus aux éleveurs à l'âge d'un jour ou bien directement aux gestionnaires de chasse. Il existe deux principales méthodes de lâchers selon le type de chasse :

- Les chasses à la journée sont aussi appelées « chasse de tir » ou « chasses commerciales ». Les canards sont élevés sur place dès réception à l'âge de 1 jour lorsqu'ils ne sont pas produits sur place. Les oiseaux sont nourris pendant tout l'hiver. Ce type de chasse est peu fréquent et semble avoir diminué dans les années 1980 en Camargue (Mathevet 2000, p.258). Cependant, les lâchers y sont plus massifs (plusieurs milliers d'individus par an sur le domaine).

- Les chasses privées ou communales où les oiseaux sont achetés à l'âge de 5 à 12 semaines entre mi-juin et début août, ils sont non volants, et en général agrainés seulement jusqu'à l'ouverture de la chasse (fin août). L'objectif principal est d'avoir des canards présents à l'ouverture de la chasse au canard (troisième dimanche d'août).

On compte approximativement cinq élevages produisant plus de 80 000 colverts chacun chaque année dans le pays. Les échanges entre les différents producteurs sont courants et une part représentant jusqu'à 25% part à l'exportation (Belgique, Espagne, Allemagne, Danemark, Hollande voir Maroc ou Qatar exceptionnellement).

# Impact of harvest on survival of captive-reared Mallard released for hunting purposes

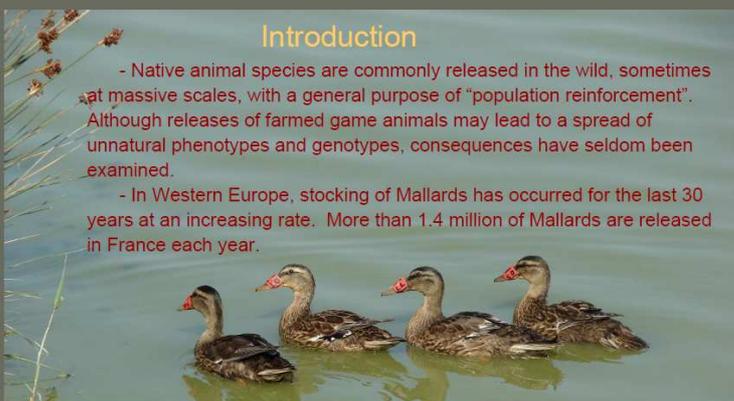


Jocelyn CHAMPAGNON<sup>1,2,3</sup>, Matthieu GUILLEMAIN<sup>1</sup>, Grégoire MASSEZ<sup>4</sup>, François CAVALLO<sup>1</sup>, Michel GAUTHIER-CLERC<sup>2</sup> and Jean-Dominique LEBRETON<sup>3</sup>

jocelyn.champagnon@oncfs.gouv.fr

## Introduction

- Native animal species are commonly released in the wild, sometimes at massive scales, with a general purpose of "population reinforcement". Although releases of farmed game animals may lead to a spread of unnatural phenotypes and genotypes, consequences have seldom been examined.
- In Western Europe, stocking of Mallards has occurred for the last 30 years at an increasing rate. More than 1.4 million of Mallards are released in France each year.



## Objective



Evaluation of the impact of hunting on survival of these birds using marking-resightings-recoveries of individually tagged birds

## Methods

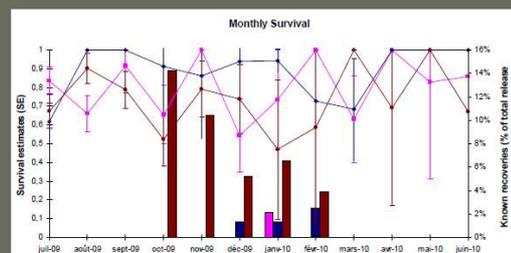
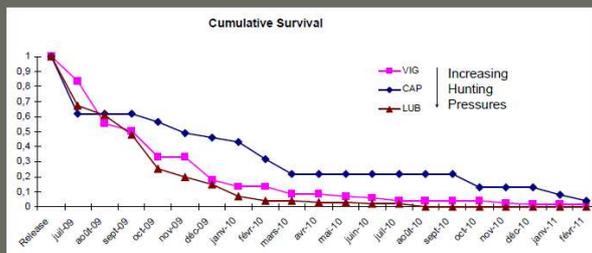
Female Mallards were released on 3 sites (VIG, CAP, LUB) in Camargue (Rhône Delta, Southern France) submitted to different hunting pressures (Table 1). Tagged ducks were followed weekly from release 19 June 2009 until February 2011. All recoveries took place close to the release pond ( $d_{max}=4km$ ) during the first hunting season.

Cumulative survival and monthly survival curves derived from analyses of dead recoveries and resightings by time dependent capture-recapture model in E-SURGE

	N released	%recovered from hunting	Hunting Pressures*
VIG	140	2.1%	0.0
CAP	79	5.1%	3.1
LUB	77	40.3%	2.1.1
TOTAL	296	12.8%	

NOTE. - \*Number of hunters on release site by month / 100 ha

## Results



## Discussion

-The annual survival estimates of released females for the first year is low on the 3 sites irrespective to hunting pressures (VIG:  $\hat{\theta}=0.06$ , CAP:  $\hat{\theta}=0.22$ , LUB:  $\hat{\theta}=0.02$ ) compared to the literature for wild female Mallards ( $N$  studies=49;  $\hat{\theta}=0.59\pm 0.09$  ( $\pm SD$ ); range 0.42-0.96; Devineau *et al.*, in prep.)

-These results suggest that a large part of the released Mallards shot during their first hunting season would not have survived anyway (that is, hunting mortality was almost 100% compensatory to natural mortality for released individuals).

<sup>1</sup> Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice, Le Sambuc, 13200 Arles, France

<sup>2</sup> Centre de Recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc 13200 Arles, France

<sup>3</sup> Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

<sup>4</sup> Marais du Vigueirat, 13200 Arles, France

Poster présenté à deux colloques au Nebraska, Etats-Unis, en mars 2011; organisés respectivement par l'Association of Field Ornithologists - Cooper Ornithological Society - Wilson Ornithological Society (AFO/COS/WOS) et la Waterbird society and North American Crane Working Group.

**Arrêté du 12 mai 2006**

**fixant les mesures sanitaires applicables aux élevages de gibier à plumes destiné à être lâché dans le milieu naturel et au lâcher de ce gibier**

**NOR : AGRG0600922A**

*JO du 13 mai 2006*

Le ministre de l'agriculture et de la pêche,

Vu le code rural ;

Vu le code de l'environnement ;

Vu l'arrêté du 26 juin 1987 fixant la liste des espèces de gibier dont la chasse est autorisée ;

Vu l'arrêté du 5 juin 2000 relatif au registre d'élevage ;

Vu l'arrêté du 24 octobre 2005 pris pour l'application de l'article L.221-1 du code rural ;

Vu l'avis de l'Agence française de sécurité sanitaire des aliments en date du 11 mai 2006 ;

Sur proposition du directeur général de l'alimentation,

ARRÊTE :

**Article 1**

Le présent arrêté détermine les conditions sanitaires dans lesquelles doivent être pratiqués l'élevage et le lâcher dans le milieu naturel du gibier à plumes.

**Article 2**

Au sens du présent arrêté, on entend par « gibier à plumes » les oiseaux appartenant aux espèces dont la chasse est autorisée conformément à l'arrêté du 26 juin 1987 susvisé.

**Article 3**

Tout détenteur de canards colverts doit régulièrement faire procéder à des prélèvements sur ses oiseaux en vue d'analyses de laboratoire. Ces prélèvements ne sont pas nécessaires dès lors que les oiseaux sont protégés des contacts directs et indirects avec les oiseaux vivant à l'état sauvage au moyen de dispositifs adaptés. Une instruction du ministre chargé de l'agriculture précise les modalités de mise en oeuvre du présent article.

**Article 4**

Tout détenteur de canards colverts âgés de plus de vingt jours doit, préalablement à toute cession, vente ou lâcher, les identifier à l'aide d'une marque portant son numéro d'immatriculation. Une fois apposée, cette marque doit être maintenue en permanence sur l'animal. Une instruction du ministre chargé de l'agriculture précise les modalités de mise en oeuvre du présent article.

**Article 5**

Tout détenteur de gibier à plumes doit porter sur son registre d'élevage toute information relative aux mouvements d'entrée et de sortie des oiseaux. Une instruction du ministre chargé de l'agriculture précise les modalités de mise en oeuvre du présent article.

**Article 6**

Tout lâcher de gibier à plumes dans le milieu naturel doit faire l'objet d'un enregistrement documentaire dans les conditions précisées par une instruction du ministre chargé de l'agriculture.

**Article 7**

Le directeur général de l'alimentation au ministère de l'agriculture et de la pêche et les préfets sont chargés, chacun en ce qui le concerne, de l'exécution du présent arrêté, qui sera publié au Journal officiel de la République française.

Fait à Paris, le 12 mai 2006.

Dominique Bussereau

### **Participation aux Colloques**

**Champagnon, J.,** Guillemain, M., Gauthier-Clerc, M., Lebreton, J.-D. 2011. Ecological consequences of massive duck releases for hunting purposes. Conservation Sciences in the Mediterranean Region. Oral communication, Arles, France (Dec. 2011).

**Champagnon, J.,** Guillemain, M., Gauthier-Clerc, M., Elmberg, J., Cavallo, F. & Massez., G. 2011. Survival probability and morphological adaptation of captive-reared Mallard *Anas platyrhynchos* after release into the wild. Association of Field Ornithologists - Cooper Ornithological Society - Wilson Ornithological Society (AFO/COS/WOS). Présentation orale, Kearney, USA (Mars 2011)

**Champagnon, J.,** Guillemain, M., Massez., G., Cavallo, F., Gauthier-Clerc, M. & Lebreton, J.-D. 2011. Impact of harvest on survival of captive-reared Mallard released for hunting purposes. AFO/COS/WOS. Poster, Kearney, USA (Mars 2011).

**Champagnon, J.,** Guillemain, M., Elmberg, J., Folkesson, K. & Gauthier-Clerc, M. 2011. Do restocking programs result in maladapted populations? Mallard bill morphology after 30 years of massive releases. Waterbird society and North American Crane Working Group. Présentation orale, Grand Island, USA (Mars 2011).

**Champagnon, J.,** Guillemain, M., Gauthier-Clerc, M., Lebreton, J.-D. & Massez.,G. Le renforcement massif d'une espèce d'oiseau d'eau pour la chasse dans les zones humides françaises : le canard colvert. Société Française d'Ecologie. Présentation orale, Paris, France (Nov. 2010).

**Champagnon, J.,** Guillemain, M., Elmberg, J., Folkesson, K. & Gauthier-Clerc, M. 2009. Do stocking programs result in maladapted populations? Mallard bill morphology after 30 years of massive releases. North American Duck Symposium. Poster, Toronto, Canada (Août 2009; poster présenté par Matthieu Guillemain).

**Champagnon, J.,** Guillemain, M., Elmberg, J., Folkesson, K. & Gauthier-Clerc, M. 2009. Large-scale introductions alter average bill morphology in Mallard (*Anas platyrhynchos*). Ecology & Behaviour Meeting. Présentation orale, Lyon, France (Avril 2009).

**Champagnon, J.,** Guillemain, M., Gauthier-Clerc, M., Lebreton, J.-D. & Elmberg, J. 2009. Consequences of massive bird releases for hunting purposes, the Mallard *Anas platyrhynchos* in Camargue, southern France. Pan-European Duck symposium (PEDS). Poster, Arles, France (Mars 2009).

**Champagnon, J.,** Guillemain, M., Gauthier-Clerc, M. & Lebreton, J.-D. 2009. Conséquences des introductions d'individus dans les populations d'oiseaux d'eau exploitées : l'exemple du Canard colvert, *Anas platyrhynchos*. Réveil du Dodo. Présentation orale, Montpellier, France (Mars 2009).